

Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten.

Von

Hans Fitting.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

Orientierende Beobachtungen über die Blühvorgänge bei den verschiedensten Familien haben mir gezeigt, daß hier noch mancherlei entwicklungsphysiologisch interessante Probleme ihrer Lösung harren. Eines derselben soll Gegenstand dieser Arbeit sein. Bekanntlich fallen bei sehr vielen Blumen die Petalen oder auch die verwachsenen Kronen, die Staubgefäße und manchmal die Griffel völlig frisch und turgeszent ohne zuvorige Verfärbung und ohne vorhergegangene Welkerscheinungen ab, wenn die Blütendauer zu Ende ist. So verhalten sich, um nur einige Beispiele zu erwähnen, die Blüten vieler Rosaceen, Ranunculaceen, Geraniaceen, Cistaceen, Boraginaceen, Scrophulariaceen und Labiaten. Im Frühjahr 1909 beobachtete ich nun bei *Geranium pyrenaicum*, daß die Petala, auch an unbestäubten Blüten, manchmal vorzeitig sich loslösen, ehe sie (im Vergleiche mit anderen Blüten) ausgewachsen sind und ehe die Blüten das letzte Stadium ihrer Entwicklung erreicht haben. Aus der blütenbiologischen Literatur habe ich gesehen, daß ich nicht der Erste gewesen bin, der diese Beobachtung gemacht hat. A. Schulz (1902, S. 555) nämlich fügt seiner Beschreibung des Blühvorganges von *Geranium pusillum* folgende Anmerkung bei: „An heiteren, heißen Tagen fallen die Kronenblätter mancher dieser [unbestäubten] Blüthen ab, bevor sie völlig ausgewachsen sind und die Griffel ihre Entwicklung vollendet haben. Es ist dies eine auch bei anderen Gewächsen mit empfindlichen Kronenblättern vorhandene Erscheinung.“ Es erhoben sich nun hier viele inter-

essante Fragen als dankbare Aufgaben experimenteller Forschung: Unter welchen Bedingungen tritt die vorzeitige Ablösung der Kronblätter ein? Welcher Mechanismus ruft sie hervor? Zu welchen Vorgängen ist dieser Ablösungsprozeß seinem Wesen nach zu rechnen? Hat er eine biologische Bedeutung? Ist er, auch in anderen Familien, weiter verbreitet?

Diese und ähnliche Probleme haben mich in den beiden letzten Sommern eingehend beschäftigt. Dabei kam es mir weniger darauf an, die Untersuchung auf eine möglichst große Artenzahl auszudehnen, als nach Ermittlung besonders günstiger Versuchsobjekte die prinzipiell wichtigen Fragen durch eingehende Versuche so weit wie möglich zu klären. Immer wieder nämlich machte ich die Erfahrung, daß bei jeder Art eine zuvorige genaue Ermittlung der normalen Blühvorgänge unerläßlich ist, will man sich vor Scheinergebnissen schützen. Dieser Umstand erschwerte die Arbeit, da die Blühvorgänge für die allerwenigsten Pflanzen genauer bekannt sind.

Als ganz besonders günstige Versuchsobjekte erwiesen sich aus den verschiedensten Gründen die im botanischen Garten vom Frühjahr bis zum Herbst in größter Menge vorhandenen Blüten eben des *Geranium pyrenaicum*, bei dem mir die vorzeitige Entblätterung zuerst aufgefallen war. Es gelang leicht, die an dieser Pflanze gewonnenen Ergebnisse an Blüten aus anderen Familien zu erweitern und zu vertiefen, dabei auch einige merkwürdige, teilweise schon weit zurückliegende Literaturangaben in richtiger Weise zu interpretieren.

Abschnitt I. Der normale Blühvorgang bei *Geranium pyrenaicum*.

Seine Kenntnis ist für das Verständnis der Arbeit unerläßlich¹⁾.

Bei mittleren Temperaturen (20—22°) verläuft er etwa so: Wenn am Morgen die Sonne auf die Stöcke fällt, öffnen sich die Knospen, während die zuvor gekrümmten Blütenstiele sich gerade strecken. Steigt die Temperatur nicht zu hoch, so dauern die Blüten 1½ bis 2 Tage.

Am ersten Tage verstäuben bei den morgens zum ersten Male aufgegangenen Blüten die Antheren, womit folgende Bewegungsvorgänge der Staubgefäße verbunden sind. In der Knospe sind die Stamina bogenförmig nach außen und abwärts gekrümmt. Nachdem die Blüte aufgegangen, richten sich zunächst, aber nicht immer gleichzeitig, die fünf episepalen Staubgefäße auf, die Antheren öffnend, danach die fünf epipetalen. Am

1) Bei A. Schulz (1902) findet man eine sehr genaue Beschreibung für einige andere Arten.

Abend des ersten Tages stehen alle Filamente aufrecht. In diesem Zustande schließt sich die Blüte vor dem Eintritt der Nacht, um sich am nächsten Morgen wieder zu öffnen. Im Laufe dieses zweiten Vormittags spreizen die Griffel auseinander, die zuvor fest aneinander lagen, worauf die Petalen am Nachmittage abzufallen pflegen. Hiernach schließt sich der Kelch langsam und richten sich die Griffel wieder auf, sich zusammenneigend. Die Antheren fallen gewöhnlich ab, ehe die Griffel spreizen.

Man kann also fünf Etappen des Blühvorganges unterscheiden:

I. Etappe. Öffnung des Perianths bis zum Beginne der Staubgefäßaufrichtung. Dauer ca. 1 Stunde oder länger.

II. Etappe. Aufrichtung und Verstäubung der episepalen Staubgefäße, dauert 3—5 Stunden.

III. Etappe. Aufrichtung und Stäubung der epipetalen Stamina. Dauer: je nach dem Zeitpunkte des Beginns; falls mittags beginnend bis gegen Abend dauernd.

IV. Etappe. Von Beendigung der Staubgefäßbewegung bis zum Beginne der Bewegung der Griffel. Dauer: 4—8 Stunden.

V. Etappe. Spreizen der Griffel bis zum Abfallen der Petalen. Dauer: einige bis viele Stunden.

Es wäre aber falsch, wenn man glauben würde, daß nur des Morgens Blütenknospen zum ersten Male aufgehen. Viele öffnen sich auch im Laufe des Tages bis zum Nachmittag. Die Blüten schließen sich abends also in ganz verschiedenen Stadien der Anthese, und zwar in der Regel um so schneller, je jünger sie sind.

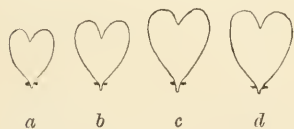


Fig. 1.

Kronblätter von *G. pyrenaicum*.
 a von einer halb offenen Knospe,
 b von einer Blüte mit 5 aufrecht.
 Staubgef., c von einer solchen
 mit 10 aufrecht. Staubgef., d von
 einer solchen mit spreiz. Griffeln.

Nat. Größe.

Betrachtet man nun die Petalen während des Blühvorganges, so findet man, daß sie von Beginn desselben an noch stark wachsen, wie die Bilder zeigen (Fig. 1).

Auf die Geschwindigkeit des Ablaufes der Blühvorgänge haben selbstverständlich die Außenumstände einen sehr großen Einfluß. An heißen und sonnigen Hochsommertagen können diese Vorgänge sich auf einen Tag zusammendrängen, umgekehrt bei kühlem Regenwetter nicht selten mehr als zwei Tage in Anspruch nehmen. Darauf muß man achten, wenn man mit der Pflanze arbeiten will.

Abschnitt II. Vorzeitige Entblätterung von Blüten durch chemische Einflüsse.

A. Erste Versuche mit *Geranium pyrenaicum* und ihre Analyse.

Es kommt also, wie erwähnt, vor, daß die Blüten sich vorzeitig entblättern. Diese Erscheinung beobachtete ich zum ersten Male an Blüten von *Geranium pyrenaicum*, die ich im Mai 1909 zu bestimmtem Zwecke in das von der Sonne durchglühte Gewächshäuschen des Straßburger Instituts gestellt hatte, habe sie dann später bei der gleichen Art an heißen Tagen auch in unserem Garten gefunden, unter ähnlichen Bedingungen also wie A. Schulz bei *G. pusillum*. Zunächst war es natürlich nötig, den Vorgang selbst genauer kennen zu lernen. Dies geschah durch Versuche folgender Art:

Blütensprosse von *G. pyrenaicum*, morgens unter Wasser im Garten abgeschnitten, stellte ich vor das Ostfenster des Laboratoriums in die Sonne. Die Hälfte der alsdann sich öffnenden Blüten kam nach Markierung der gleichaltrigen in den Laboratoriumswärmeschrank (31—32°), die andere blieb zur Kontrolle vor dem Laboratoriumsfenster in 19—21°. Da später noch viele ähnliche Versuche mitgeteilt werden, kann ich mich wohl hier auf die Ergebnisse beschränken.

So oft diese Versuche auch wiederholt wurden, stets beobachtete ich folgende Tatsachen:

1. Bringt man die Blüten in den Dunkelraum des Laboratoriumswärmeschrankes und zwar in eine Temperatur von 31—32°, so entblättern sie sich sämtlich viel früher als normalerweise und ehe das letzte Blühstadium erreicht worden ist.

2. Diese vorzeitige Entblätterung erfolgt auffallend bald nach Versuchsbeginn und zwar um so schneller, je älter die Blüten sind.

3. Blüten, in denen die Griffel bereits spreizen, lassen die Petalen schon nach 10—25 Minuten fallen.

4. In Blüten, deren Griffel noch nicht spreizen, deren Stamina aber schon sämtlich aufgerichtet sind, fallen die Petalen nach 1—2 Stunden.

5. Sind erst fünf Staubgefäße aufgerichtet, so vergehen bis zur Entblätterung 2—3 Stunden.

6. Sind zu Versuchsbeginn alle Staubgefäße noch gesenkt oder die Knospen noch geschlossen, so dauert es 3—5 Stunden, bis das Perianth fällt.

7. Je jünger die Blüten noch sind, um so leichter läßt sich feststellen, daß die Blütenblätter vorzeitig fallen, ehe sie ausgewachsen sind (vgl. die Fig. 2).

8. Dieser vorzeitige Ablösungsvorgang tritt, wie ersichtlich, auch bei denjenigen Blüten ein, die noch unentwickelte Griffel haben. Er kann also nicht durch eine etwaige Selbstbestäubung der Blüten veranlaßt sein. —

Welche Bedingungen sind nun aber dazu nötig, um die vorzeitige Entblätterung zu veranlassen? Die Untersuchung lehrte ganz unerwarteterweise zunächst chemische Einflüsse als wirksam kennen.

Vor allem drängte sich natürlich der Gedanke auf, daß dieser Vorgang vielleicht die Folge davon sei, daß die Blüten durch das Abschneiden geschädigt werden. Indes trat die Entblätterung auch an Topfpflanzen ein und blieb an abgeschnittenen Stengeln aus, die selbst 12—14 Tage ohne Erneuerung der Schnittflächen vor dem Laboratoriumsfenster gehalten wurden.

Auch Wassermangel oder vorübergehende Welkvorgänge können nicht Schuld an der vorzeitigen Entblätterung sein: selbst an Blütensprossen, die ich vorübergehend oder dauernd stark welk werden ließ, blieb die Erscheinung aus. Die Blüten sind sogar so unempfindlich gegen Wassermangel, daß sie an Sprossen, die man in Gläschen ohne Wasser vor dem Laboratorium aufstellt, noch tagelang normal auf- und abblühen, nachdem das Laub schon völlig vertrocknet ist. Ja Welken hat im Gegenteil sogar einen hemmenden Einfluß auf die vorzeitige Entblätterung: stellt man ziemlich stark gewelkte Blüten in den Wärmeschränk, so tritt der Vorgang nicht mehr ein.

So müssen also andere Umstände maßgebend sein. Als solche kamen bei meinen Versuchen zunächst in Betracht: 1. Wärme, 2. Verdunkelung, 3. Luftfeuchtigkeit. Alle Versuche, die ich zur Prüfung dieser Bedingungen teils im Laboratorium, teils in dem wärmsten Gartengewächshause anstellte, lieferten wochenlang so völlig widersprechende Ergebnisse, daß mit Sicherheit geschlossen werden konnte, es müsse noch ein anderer, unbekannter Faktor beteiligt sein. Als solcher wurde nach mannigfach variierten methodischen Versuchen endlich die Laboratoriumsluft erkannt.

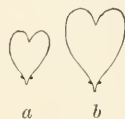


Fig. 2.

Kronblätter durch Laboratoriumsluft abgestoßen. *a* von einer in der Laboratoriumsluft aufgegangen. Knospe, *b* von einer Blüte mit spreiz. Griffeln. Nat. GröÙe.

B. Vorzeitige Entblätterung durch Laboratoriumsluft.

a) Versuche mit *Geranium pyrenaicum*. Während der vorerwähnten Versuche wurde die allgemeine Versuchsmethodik so weit verbessert, daß sie exaktere Messungen erlaubte. Es sei darüber folgendes hier bemerkt.

Frühmorgens wurde eine große Menge Blütenprosse gesammelt. Im Hofe des Instituts, wo die Laboratoriumsluft nicht schädigend wirken konnte, suchte ich die geeignet erscheinenden Blüten aus. Jede solche Blüte wurde für sich mit einem ca. 10 cm langen Stengelstück abgeschnitten und nach Entfernung sämtlicher Laubblätter, Blütenknospen und aller abgeblühten Blüten mit gleichaltrigen gruppenweise zusammen in Gläschen sortiert. Solche Gruppen bildete ich zunächst immer fünf: 1. Knospen dem Aufblühen nahe, 2. Blüten mit noch gekrümmten Staubgefäßen, 3. Blüten mit 4—5 aufwärts gerichteten episealen Staubgefäßen, 4. solche, bei denen alle Staubgefäße gerade gestreckt sind, die Griffel aber noch nicht spreizen, 5. Blüten mit spreizenden Griffeln. Diese Zubereitungsarbeiten nahmen 2—3 Stunden in Anspruch, wenn ich, wie fast stets, viele Blüten brauchte. Die abgeschnittenen und sortierten Blüten ließ ich bis zum Versuchsbeginne an schattiger Stelle außerhalb des Laboratoriums stehen. Eine Neusortierung innerhalb der Gruppen vor den Versuchen ermöglichte eine noch schärfere Auswahl gleich alter, gleich weit entwickelter Blüten. —

Ich teile nun zunächst einige Versuche mit, bei denen folgende Faktorengruppen auf ihren Einfluß geprüft wurden: a) Laboratoriumsluft, b) Dunkelheit, c) Laboratoriumsluft und Dunkelheit, d) außer beiden noch die Wärme. Sie lassen den Einfluß der Laboratoriumsluft klar erkennen. Zur Verdunkelung dienten Blechrezipienten, die wochenlang im Hofe des Instituts gelüftet worden waren. Der erste Versuch mit einem noch nicht zuvor gelüfteten Rezipienten hatte ein anderes Ergebnis als alle späteren mit gelüfteten. Er sei deshalb zuerst angeführt.

Versuch 1.

Geranium pyrenaicum. 24. V. 1909. Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen.

Versuchsbeginn 11⁴⁵.

Schattig vor Laborator.	Sonne vor Laborator.	Dunkel vor Laborator.	Hell im Laborat.	Dunkel im Laborator.	Wärmeschrank im Lab. dunkel
26 °		26 °	27 °		32 °
Blüten 17	Blüten 17	Blüten 18	Blüten 17	Blüten 17	Blüten 18
	1 ⁰⁰ 1			1 ⁰⁰ —	12 ³⁵ 1
2 ³⁰ 2		2 ³⁰ 16	2 ³⁰ 14	2 ³⁰ 12 ¹)	1 ⁰⁰ —
		4 ⁰⁰ 17	4 ⁰⁰ alle	4 ⁰⁰ alle	2 ³⁰ alle ¹)
7 ⁰⁰ —	7 ⁰⁰ —				
25. V. 8 ⁰⁰ —	25. V. 8 ⁰⁰ —				

[Ann. 1 s. S. 193]

Aus diesem Versuche könnte man geneigt sein, zu schließen, daß die Verdunkelung ein sehr wichtiger Faktor sei. Die folgenden Protokolle zeigen aber, daß diese Annahme falsch ist.

Versuch 2.

Geranium pyrenaicum. 25. V. 1909. Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen.

11⁵⁵ Versuchsbeginn.

Schattig vor Laborator.	Sonne vor Laborator.	Dunkel vor Laborator.	Hell im Laborat.	Dunkel im Laborator.	Wärmeschrank im Lab. dunkel
26 °		26 °	25 °		32 °
Blüten	Blüten	Blüten	Blüten	Blüten	Blüten
17	17	18	18	18	18
					1 ¹⁵ —
					2 ⁰⁰ 6
			2 ³⁰ 1		
			2 ⁴⁰ 2		2 ⁴⁰ 17
			3 ⁰⁰ 3		3 ⁰⁰ alle
			3 ¹⁵ —	3 ¹⁵ 2	
			4 ⁰⁰ 16	4 ⁰⁰ 10	
			4 ³⁰ —	4 ³⁰ 15	
			6 ³⁰ alle	6 ³⁰ alle	

fallen erst im Laufe des 26. V.

Der Versuch wurde öfters mit gleichem Erfolge wiederholt und auch mit älteren Blüten noch gemacht. Beispiel:

Versuch 3.

Geranium pyrenaicum. 2. VI. 1909. Blüten, bei denen die Griffel anfangen zu spreizen.

9²⁰ Versuchsbeginn.

Dunkel vor Labor.	Hell im Labor.	Dunkel im Labor.	Wärmeschr. im Labor.
25 °	25 °		dunkel. 31 °
Blüten	Blüten	Blüten	Blüten
7	8	8	8
	9 ⁵⁵ 1		9 ³⁷ 2
	10 ¹⁵ 6	10 ¹⁵ 7	9 ⁵⁵ 4
Abends noch nicht entblättert	10 ²⁵ alle	10 ²⁵ 7	10 ¹⁵ 7
		11 ⁰⁰ alle	10 ²⁵ alle

1) [Anmerk. z. Tabelle 1, S. 192.] Zwischen 1⁰⁰ und 2³⁰ wurde bei diesem Versuche nicht beobachtet. Die Zahlen geben jedesmal die Gesamtmenge der entblätterten Blüten an. Blüten, bei denen ein Petalum gefallen ist, sind stets als „entblättert“ gezählt. Meist folgen die anderen sehr schnell dem ersten.

Verdunkelung hat also keinen Einfluß auf die Entblätterung, auch nicht, wie besondere oft wiederholte Versuche zeigten, wenn man die Blüten ganz früh am Morgen oder nach längerer Besonnung verdunkelt.

Die Petalen fallen aber in allen diesen Versuchen bei Gegenwart von Laboratoriumsluft, gleichgültig ob hell oder dunkel gehalten, und zwar bei Zimmertemperatur, oft nur wenig langsamer vorzeitig als bei 31°. Dies gilt, scheint's, namentlich für die älteren Blüten. Schon daraus darf man schließen, daß im Wärmeschränk ebenfalls die Laboratoriumsluft, nicht die Wärme maßgebend ist. Wir werden später sehen, daß dies wirklich so ist.

Welcher Faktor der Laboratoriumsluft aber ist wirksam? Daß weder Lufttrockenheit noch Luftfeuchtigkeit maßgebend ist, lehrten Versuche wie der folgende.

Versuch 4.

Geranium pyrenaicum. 15. VI. 1909. Alle Staubgefäße aufrecht. 10⁴⁵ Versuchsbeginn.
Je 17 Blüten.

Schattig vor Laborator. 20°	In feucht. Raum schattig vor Laborator.	Hell im Laborat.	Feucht. Raum hell im Laborat.	Wärmeschränk im Laborator. 31°
				11 ²⁵ 1
				11 ⁴⁰ 5
			12 ⁰⁰ 1	12 ⁰⁰ 10
		12 ³⁰ 3	12 ³⁰ —	12 ³⁰ 13
		12 ⁴⁵ 5	12 ⁵⁵ 3	12 ⁴⁵ alle
		12 ⁵⁵ 8	2 ³⁰ 11	
		2 ³⁰ 15	2 ⁴⁵ 14	
		2 ⁴⁵ 16	3 ³⁰ 15	
Abends 0	Abends 0	3 ⁴⁵ alle	3 ⁴⁵ alle	

Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist also ohne Einfluß, hindert aber in Verbindung mit Laboratoriumsluft weder die vorzeitige Entblätterung noch ihre Geschwindigkeit.

Sonach können nur gasartige Verunreinigungen der Laboratoriumsluft in Betracht kommen, und zwar nach Lage der Umstände allein das Leuchtgas. Spuren seiner Verbrennungsprodukte nämlich können nicht das maßgebende sein; denn die Blüten entblätterten sich auch in Laboratoriumsräumen vorzeitig, in denen seit Monaten kein Leuchtgas gebrannt hatte. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Überlegungen erbringen die folgenden eindeutigen Versuche.

Versuch 5.

Geranium pyrenaicum, 7. VI. 1909. Alle Staubgefäße geradegestreckt. Je 20 Blüten.
10⁵⁷ Versuchsbeginn.

Schattig vor Laborat. 20 °	Schattig im feucht. Raum vor Labor.	Ebenso mit Leuchtgas	Schattig im trocknen Raum u. Leuchtgas	Hell im Laborat. 23 °	Wärmeschrank im Lab. dunkel 35 °
		11 ³⁰ 0		11 ³⁰ 0	11 ³⁰ 3
		11 ⁴⁵ 1			11 ⁴⁵ 5
		12 ⁰⁰ 6		12 ⁰⁰ 4	12 ⁰⁰ 9
		12 ³⁵ 8	12 ²⁰ 5	12 ³⁵ 7	12 ³⁵ 18
		12 ⁵⁵ 15	12 ³⁵ 7	12 ⁵⁵ 8	12 ⁵⁵ alle
		1 ³⁰ 19	1 ²⁰ 16	1 ³⁰ 13	
		2 ³⁰ alle	2 ³⁰ alle	2 ³⁰ 17	
7 ⁰⁰ —	7 ⁰⁰ —				

Versuch 6.

Geranium pyrenaicum, 6. VI. 1909. 5 Staubgefäße aufrecht. Je 17 Blüten.
12⁰⁵ Versuchsbeginn.

Schattig vor Laborat. 27 °	Schattig in feucht. Raum vor Laborat.	Ebenso mit Leuchtgas	Hell im Laborat. 26 °	Wärmeschrank im Labor. dunkel 35 °
		12 ⁵⁰ 4	12 ⁵⁰ 3	12 ⁵⁰ 8
		1 ¹⁰ 12	1 ¹⁰ 4	1 ¹⁰ 13
		1 ⁵⁰ alle	1 ⁵⁰ 6	1 ⁵⁰ alle
			2 ²⁵ 9	
	3 ⁰⁰ 2		3 ⁰⁰ 13	
			4 ⁰⁰ 15	
5 ⁰⁰ 0	5 ⁰⁰ 2		5 ⁰⁰ 16	
7 ⁰⁰ 10	7 ⁰⁰ 12			

Die Leuchtgasatmosphäre wurde in einer 5 Liter haltenden Glasglocke erzeugt, die vor den Versuchen oft ausgewaschen und lange gelüftet worden war. Kontrollversuche zeigten, daß die Blüten unter dieser Glocke ohne Leuchtgas nicht vorzeitig sich entblätterten. Das Leuchtgas wurde aus der Gasleitung in unbestimmter, aber nicht sehr großer Menge entnommen.

Man sieht aus diesen Protokollen schon:

1. Leuchtgas bewirkt vorzeitige Entblätterung.
2. Leuchtgasatmosphäre wirkt etwas intensiver als die Laboratoriumsluft.
3. Der Einfluß des Leuchtgases wird in feuchten Räumen nicht aufgehoben oder abgeschwächt.

Durch mannigfaltige Variation der Leuchtgasversuche kann ich diesen Ergebnissen noch folgende hinzufügen:

4. Zwar wirkt das Gas, wenn man von sehr kleinen Gaszusätzen zur Luft ausgeht, um so intensiver, je mehr Gas man nimmt.

5. Aber die Entblätterungsgeschwindigkeit wird gegenüber gewöhnlicher Laboratoriumsluft doch nur verhältnismäßig wenig vergrößert.

6. So fallen selbst bei viel Leuchtgasgegenwart die Petalen in Zimmertemperatur

bei Blüten mit spreizend. Griffeln . .	nach 30 Min. bis 2 Std.			
" " " allen aufrecht. Staubgef.	" 45 "	" "	3 "	
" " " 8 " "	" 1 $\frac{1}{2}$ "	" "	3 "	
" " " keinen " "	" 3 "	" "	6 "	

7. Demgegenüber ist es äußerst auffallend, wie verhältnismäßig schnell die Blüten sich entblättern, wenn man sie in eine an Leuchtgasspuren selbst sehr arme, also sehr „reine“ Laboratoriumsluft bringt.

Wie empfindlich die Blüten sogar gegen unmerkliche Leuchtgasspuren sind, ersieht man beispielsweise aus folgendem Versuche:

Versuch 7.

Geranium pyrenaicum. 10. VI. 1910.

In meinem sehr großen Laboratoriumszimmer war während der ganzen Nacht gelüftet worden, morgens 7 Uhr wurden die Fenster geschlossen; große Ventilationsflächen in der Wand aber, durch die dauernd eine kräftige Luftzirkulation stattfand, blieben offen. Gas wurde nicht gebrannt.

11⁴⁵ stellte ich 14 Blüten (mit aufrechten Stamina) in das Zimmer.

Es entblätterten sich 12⁴⁵ 2, 1⁰⁰ + 1; 2³⁰ waren schon alle Petalen gefallen.

Kontrollblüten vor dem Fenster dieses Zimmers blieben bis zum nächsten Tage frisch.

Die eminente Empfindlichkeit gegen Leuchtgas sieht man auch aus Versuch 1, wo die Blüten sich in einem Blechrezipienten aus dem Institut entblätterten, der vorher nicht gelüftet worden war.

So sind die Blüten von *Geranium pyrenaicum* ein ganz hervorragendes Reagens auf Laboratoriumsluft, ein Reagens, mit dem man schon in ganz wenigen Stunden diese Luft auf ihre Reinheit prüfen kann.

b) Versuche mit anderen Formen.

Sie hatten nur den Zweck, festzustellen, ob die Laboratoriumsluft (d. h. das Leuchtgas) nach kürzerer Zeit bei anderen Pflanzen ähnliche Wirkungen hat. Wie bei den ersten Versuchen mit *G.*

pyrenaicum verwendete ich den Laboratoriums-Wärmeschrank und eine Temperatur von 31—32°. Mit den Versuchspflanzen verglichen wurden Kontrollpflanzen, die in der reinen Luft des später zu beschreibenden Thermostaten bei der gleichen Temperatur sich befanden. Geprüft wurden wieder ganz verschieden alte Blüten.

Bei der Familie der Geraniaceen fand ich die vorzeitige Entblätterung in Laboratoriumsluft sehr weit verbreitet. Verglichen mit entsprechend alten Stadien von *G. pyrenaicum* ließen ihre Petalen fallen:

etwa ebenso rasch oder etwas schneller: *Geranium dissectum*, *pratense*; *Erodium cicutarium*, *E. Botrys*;

etwas langsamer: *G. sanguineum*, *pusillum*, *nodosum*, *molle*, *Robertianum*, *phacum*, *aconitifolium*, *cristatum*; *Erodium Manescavi*;

noch etwas später: *G. ibericum*, *macrorrhizum*, *maculatum* und *Pelargonium zonale*.

Wiederum entblätterten sich alle Blüten vorzeitig; selbst aus den Knospen fielen nach genügend langer Einwirkung der Laboratoriumsluft die Blätter heraus.

Keinen ausgesprochenen und schnellen Einfluß der Laboratoriumsluft während einer Versuchsdauer von 1—2 Tagen konnte ich wahrnehmen bei *Ranunculus bulbosus*, *Prunus Padus*, *Syringa*, *Cardamine pratensis*, *Cistus* sp., *Veronica chamaedrys*, *Chelidonium majus*, *Potentilla opaca*, *Paulownia imperialis*, *Rosa* sp., *Verbascum Lychnitis*, *thapsiforme*, *Linum perenne*, *usitatissimum* und *alpinum*. Ein geringer Einfluß ist vielleicht bei *Philadelphus coronarius* vorhanden. Hier würden nicht bloß die Petalen, sondern auch die Staubgefäße vorzeitig sich lösen. Trotz dieser negativen Resultate (auch mit größeren Mengen von Leuchtgas bei *Linum perenne* und *Philadelphus coronarius*) zweifle ich nicht einen Augenblick daran, daß sich bei genügender Ausdauer noch viele Pflanzen finden lassen, bei denen das Leuchtgas und die Laboratoriumsluft in ähnlicher Weise wie bei Geraniaceen die Loslösung von Blütenteilen in unausgewachsenem oder ausgewachsenem Zustande veranlassen werden.

C. Vorzeitige Entblätterung durch Kohlensäure.

a) Versuche mit *Geranium pyrenaicum*.

Selbstverständlich kann Leuchtgas nicht die Ursache dafür sein, daß die Blütenblätter von *G. pyrenaicum* und anderen Arten häufig im Freien vorzeitig fallen. Es müssen also offenbar noch andere Faktoren diese Erscheinung auszulösen imstande sein. Die weitere Analyse hatte natürlich zur Voraussetzung, daß die Versuche außerhalb des Laboratoriums fortgesetzt wurden. Als „Freiluftlaboratorium“ diente mir der Hof des Institutes. Bei diesen Versuchen, von denen in den nächsten Abschnitten die Rede sein wird, fiel es mir nun 1909 auf, daß manchmal größere Mengen von Blüten sich vorzeitig entblätterten, die längere Zeit unter einer Glasglocke, abgeschlossen von der Außenluft gestanden hatten.

Diese Beobachtung¹⁾ drängte die Frage auf, ob etwa Sauerstoffmangel oder größere Mengen von Kohlensäure wirksam sind. Diese im Jahre 1910 ausgeführten Versuche zeigten sehr auffallende und merkwürdige Ergebnisse.

Die Partiärpression des Sauerstoffs habe ich durch Verdünnung der Luft mit Wasserstoff aus Griesheimer Bomben variiert. Als Gasräume dienten 1½ Liter fassende, gut gelüftete Glasglocken, die zuvor mit *Geranium*-Blüten auf ihre Reinheit geprüft worden waren. Mannigfach abgeänderte Versuche hatten völlig negative Resultate. Weder hat die vorübergehende oder dauernde Verminderung oder Erhöhung der Sauerstoffpression oder die Ausschließung des Sauerstoffs irgend welchen Einfluß auf die Entblätterung der Blüten, noch die plötzliche „Luftveränderung“ bei Überführung in gewöhnliche Luft, nachdem die Versuche 3 bis 4 Stunden gedauert haben.

Ganz anders verhielt es sich mit der Kohlensäure. Gleich bei den ersten Versuchen, bei denen die Hälfte der Luft durch Kohlensäure ersetzt wurde, trat vorzeitige Entblätterung ein und zwar in geradezu verblüffend schneller Weise! Verwandt wurde die Kohlensäure des Handels, die in Stahlflaschen komprimiert ist. Das Gas wurde mit Luft wieder in den 1½ Liter haltenden Glasglocken gemischt, nachdem es eine Waschflasche mit Kalilauge, eine solche mit Kalpermanganat und endlich eine mit Wasser passiert hatte. Ich teile hier einige der ersten Versuche mit.

Versuch 8.

Geranium pyrenaicum. 13. VI. 1910. Temp. 22°.

- a) 12 Blüten, Griffel spreizend:
- | | |
|--------|-----------------------------|
| 7 Min. | 12 Min. nach Versuchsbeginn |
| 0 | alle entblättert. |
- b) 10 Blüten ebenso:
- | | | |
|--------|--------|------------------|
| 5 Min. | 7 Min. | 10 Min. |
| 0 | + 4 | + 6 entblättert. |
- c) 12 Blüten, alle Staubgefäße aufrecht:
- | | | |
|--------|---------|------------------|
| 8 Min. | 11 Min. | 13 Min. |
| 2 | + 8 | + 2 entblättert. |
- d) 12 Blüten, 5 Staubgefäße aufrecht:
- | | | |
|---------|---------|------------------|
| 10 Min. | 15 Min. | 20 Min. |
| 0 | + 9 | + 3 entblättert. |

1) Im Sommer 1910 habe ich sehr oft, aber vergeblich versucht, diese Wirkung abgeschlossener Luft wieder hervorzurufen. Sollten die betreffenden Glocken 1909 nicht lange genug gelüftet worden sein?

- e) 12 Blüten, alle Staubgefäße gesenkt:
 25 Min. 30 Min. 35 Min. 40 Min.
 1 + 4 + 3 + 3 entblättert.
- f) 12 im Aufblühen begriffene Knospen:
 40 Min. später
 4 + 0

Die Reaktion tritt also sehr viel schneller als in Leuchtgas ein, aber insofern ähnlich, als junge Blüten längere Zeit bis zur Entblätterung brauchen als alte, dem normalen Abblühen nähere.

Natürlich bedurfte es noch eines exakten Beweises, daß bei diesen Versuchen wirklich die Kohlensäure der wirksame Faktor ist. Es konnten ja auch Verunreinigungen durch Gase in Betracht kommen. Jedenfalls aber können es nicht kleine Mengen von Leuchtgas sein; denn diese würden, wie wir schon gesehen haben, sehr viel langsamer ihre Wirkung entfaltet haben.

Zunächst nun erwies sich solche Kohlensäure, die ich im Kippschen Apparate aus Marmor mit reiner Salzsäure hergestellt hatte, nach entsprechender Waschung nicht weniger wirksam. Daß in diesem Falle nicht die letzten Spuren von Salzsäure eine Wirksamkeit der Kohlensäure vortäuschen, ist aus dem negativen Ausfall vieler Versuche mit geringen Mengen von Salzsäuredämpfen zu schließen.

Daß tatsächlich allein die Kohlensäure der veranlassende Faktor ist, das geht endlich am schlagendsten aus der Wirksamkeit der „physiologisch“ hergestellten Kohlensäure in unserer Expirationsluft hervor. Die Expirationsluft wurde unter Wasser durch ein Glasrohr ausgeatmet und in einer Glasglocke von 1½ Liter Fassungsvermögen gesammelt. Um die CO₂ möglichst anzureichern, wurde das zum Versuche verwendete Luftquantum mehrfach hintereinander aus- und eingeatmet.

Versuch 9.

Geranium pyrenaicum. VII. 1910. Temp. 20°.

- a) 10 Blüten, alle Staubgefäße aufrecht.
 4²² Versuchsbeginn:
 Entblättert nach 18 Min. 4; 20 Min. + 1; 22 Min. + 3; später + 0.
- b) 10 Blüten, ebenso:
 Entblättert nach 15 Min 1; 20 Min. + 5; später + 0
- Aber auch die einmal expirierte Atemluft ist wirksam:

Versuch 9 a.

- 10 Blüten, wie in Versuch 9:
 Entblättert nach 10 Min. 2; 12 Min. + 3; später + 0.

Ebenso verliefen andere solche Versuche.

Ihr wichtigstes Ergebnis ist neben dem Nachweis, daß Kohlensäure die Blüten vorzeitig entblättert, die Erkenntnis, daß selbst schon geringe Mengen von Kohlensäure, so auch durch „Atmungs-luft“ verunreinigte (Laboratoriums-)Luft, in kurzer Zeit große Wirkungen tun können! Schon in solcher Luft würde man z. B. keine Untersuchungen über die Schlafbewegungen der *Geranium*-Blüten machen können, weil diese Blüten hier vorzeitig ihre Petalen verlieren.

Die Expirationsluft des Menschen enthält nach Hammarsten (Physiol. Chemie, 7. Aufl., 1910, S. 11) im Mittel 4,38 % Kohlensäure. Warum in ihr einige Blüten sich nicht vorzeitig entblättern, das werden wir gleich sehen.

Wie groß ist nun aber die Empfindlichkeit der Blüten gegen Kohlensäure und bei welchem CO_2 -Gehalt der Luft ist die Entblätterungsgeschwindigkeit am größten? Daß hier eine Abhängigkeit von der Kohlensäuremenge besteht, sieht man schon aus einem Vergleiche der Versuche 8, 9 und 9 a, weiter auch aus folgenden Zahlen.

Versuch 10.

Geranium pyrenaicum. VII. 1910. Temp. 22°.

12 Blüten, alle Staubgefäße noch gesenkt.

a) Ungefähr $\frac{2}{3}$ CO_2 und $\frac{1}{3}$ Luft gemischt:

25 Min. nach Versuchsbeginn 8, 35 Min. + 4 entblättert.

b) Ungefähr $\frac{1}{5}$ CO_2 und $\frac{4}{5}$ Luft gemischt:

Nach 25 Min.	45 Min.	später
2	+ 3	+ 0 entblättert.

Ermittlung der kleinsten, noch wirksamen Kohlensäuremengen.

Es kam mir nur auf eine Orientierung an. Die ziemlich rohe Versuchsmethodik konnte nicht mehr leisten, ließ aber das Wesentliche klar genug hervortreten. Ich verfuhr so, daß ich die Blüten wieder in die $1\frac{1}{2}$ Liter-haltigen Glasglocken unter den Einfluß entsprechender Gasgemische brachte.

Die Gasmischung stellte ich so her: Auf die Außenfläche der im Lichten ca. 19 cm hohen und 10 cm weiten zylindrischen Glocken mit ebenen Grundflächen brachte ich mit Ölstift eine Zentimeterskala an. Hierauf wurden unter Wasser die entsprechenden CO_2 - und Luftmengen eingefüllt und durch Schütteln und mehrfaches Stürzen gemischt. Die Glocken waren nach Einfüllung des Gases natürlich mit Deckeln geschlossen worden. Die Blüten kamen in einem Gläschen in das Gasgemisch. Durch die mit dem Einbringen

Ich begnüge mich wieder mit der Mitteilung einiger Protokolle.

Versuch 11. Je 10 Blüten. 20°.

Versuch 12. Je 8 Blüten. 22°.

B. Blüten mit aufrechten Staubgefäßen.

Versuch 13. Je 10 Blüten. 18°.

Versuch 14. Je 10 Blüten. 17°.

C. Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen.

Versuch 15. Je 10 Blüten. 23°.

Versuch 16. Je 10 Blüten. 19^o.

[illegible]

D. Blüten mit nur gekrümmten Staubgefäßen.

Versuch 17. Je 10 Blüten. 22°.

	27	47	60 Min.	Sa.
10 cm CO ₂	1	+ 1	+ 1	3
2 cm „				0
2 cm „				0

Diese Versuche sind wohl ohne genauere Erklärungen verständlich. Die Zeit ist vom Versuchsbeginn an gerechnet. Die unter den Zeitangaben stehenden Zahlen geben die Zahl der entblätternen Blüten an. Die Summazahl soll anzeigen, wie viele Blüten überhaupt, beim Ende der Versuche, wenn dieselben auch noch so lange fortgesetzt wurden, entblättern waren.

Die wichtigsten Ergebnisse dieser Versuche sind folgende:

1. Je jünger die Blüten, um so geringer ist, in der landläufigen Weise ausgedrückt, die „Empfindlichkeit“ gegen CO₂. Eben auf-gegangene Blüten entblättern sich noch kaum in 10 cm CO₂, Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen durchschnittlich schon in Luft mit 5—10 cm CO₂, Blüten mit allen aufrechten Staubgefäßen schon in Luft mit 2 cm CO₂, solche mit spreizenden Griffeln gar schon teilweise bei nur 1 cm CO₂-Gehalt¹⁾.

Bei diesen Versuchen entspricht 1 cm CO₂ in Prozenten ausgedrückt etwa 4—5 %, 2 cm 8—10 % CO₂ usw.

2. Sehr bemerkenswert ist ferner die Tatsache, daß solche Blüten, die nicht kürzere Zeit nach Überführung in die CO₂-haltige Luft sich entblättern, ihre Petalen auch dann behalten, wenn sie in dieser Atmosphäre sich weiter entwickeln: Sie bleiben in diesem Falle frisch, um sich schließlich, nachdem die Griffel längere Zeit empfängnisfähig gewesen, in normaler Weise, also nicht vorzeitig, zu entblättern. Es tritt sonach offenbar sehr schnell eine Art Gewöhnung an die Kohlensäure ein, ganz im Gegensatz zum Leuchtgas.

Zahlreiche Versuche zeigten mir, daß es dabei ganz gleichgültig ist, ob die Glocken im Dunkeln oder im Lichte stehen.

1) Daß die „Empfindlichkeit“ mit dem Alter der Blüten zunimmt, ließ sich viel einfacher und eleganter durch Versuche mit Expirationsluft nachweisen. Dabei verwendete ich jedesmal nach tiefem Atemholen die Luft eines einmaligen Expiriums. Diese enthält etwa (vgl. S. 200) 4,4 % CO₂. Das Ergebnis ist folgendes:

I.	Blüten mit spreiz. Griffeln.	Es entblättern sich von	10 : 10, 8 : 7, 8 : 7.
II.	„ „ aufrecht. Staubgef.	„ „ „ „	10 : 7, 10 : 10, 10 : 5, 10 : 8.
III.	„ 7—8 „ „	„ „ „ „	10 : 0, 10 : 3.
IV.	„ 5 „ „	„ „ „ „	10 : 1, 10 : 0.

3. Eine Starre machte sich bei allen diesen Versuchen trotz Verwendung großer CO_2 -Mengen also nicht bemerkbar.

Ermittlung der maximalen Fallgeschwindigkeiten.

Auch dazu habe ich in ähnlich roher Weise orientierende Versuche gemacht, unter Berücksichtigung der weiteren Frage, bei welchem Kohlensäuregehalte der Luft die maximale Entblätterungsgeschwindigkeit bei den verschiedenen Entwicklungsstadien der Blüten erreicht wird. Da ich keinen Anspruch darauf mache, aus meinen Protokollen irgend welche „Gesetze“ abzuleiten, so will ich mich, im Interesse der Kürze der Arbeit, darauf beschränken, die Resultate mitzuteilen.

Die maximale Fallgeschwindigkeit beträgt bei Zimmertemperatur etwa:

				Die Hauptmenge fiel bei:
I.	bei Blüten mit spreiz. Griffeln	3—12 Min.		5—8 Min.
II.	„ „ „ aufrecht. Staubgef.	4—14 „		8—12 „
III.	„ „ „ 8 „	9—27 „		12—14 „
IV.	„ „ „ 5 „	10—40 „		15—17 „
V.	„ „ „ gesenkten	18—150 „		25—35 „

Die maximale Fallgeschwindigkeit wird erreicht ungefähr:

I.	bei Blüt. m. spreiz. Griffeln	in Luft m. 2 cm od. 2—5 cm CO_2
II.	„ „ „ aufrecht. Staubgef.	„ „ „ 5—10 „ CO_2
III.	„ „ „ 8 „	„ „ „ „ etw. wen. als 10 cm CO_2
IV.	„ „ „ 5 „	„ „ „ „ um 10 cm CO_2
V.	„ „ „ gesenkten	„ „ „ „ etw. mehr als 10 cm CO_2 .

Die Zunahme der „Empfindlichkeit“ gegen Kohlensäure mit dem Alter der Blüten spricht sich also auch darin aus, daß die maximale Fallgeschwindigkeit bei einem kleineren Kohlensäuregehalte der Luft erreicht wird.

Einfluß von konzentrierter Kohlensäure.

Auch zu diesen Versuchen verwendete ich die Bombenkohlensäure. Freilich ist diese Säure nicht ganz rein. Wie mir Herr Professor Thiele gütigst mitteilte, enthält sie in der Regel nach seinen eigenen Prüfungen gegen 7 % Luft. Eine weitere Reinigung erwies sich für meine Zwecke als unnötig. Als ich Blüten unter Wasser in diese Säure brachte, beobachtete ich nämlich folgendes:

Blüten mit spreiz. Griffeln: alle entblättern sich
 " " aufrecht. Staubgefäßen: nur wenige " "
 nämlich von 10 : 2, von 10 : 2, von 10 : 5;

Blüten mit 5 aufrecht. Staubgefäßen: noch weniger entblättern sich
 nämlich von 10 : 2, von 10 : 0, von 10 : 0, von 10 : 1,

selbst bei langer Versuchsdauer.

Bei so hohen Kohlensäurekonzentrationen tritt also offenbar schnell Starre ein; ob unter dem Einflusse der Säure oder des Sauerstoffmangels, das ist durch meine Versuche noch nicht entschieden. Doch spricht der gleiche Ausfall von weiteren Versuchen, bei denen ich Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen in ein Gasgemisch aus halb Wasserstoff, halb Bombenkohlensäure brachte, durchaus zugunsten der letzteren Annahme. Daß es eine Starre bei Sauerstoffmangel gibt, werde ich später durch andere Versuche zeigen.

b) Versuche mit anderen Formen.

Von großem Interesse schien die Frage, ob eine so merkwürdige Empfindlichkeit der Blüten gegen Kohlensäure weiter verbreitet ist. Ich beschränkte mich dabei auf ganz rohe Versuche, indem ich die Blüten in ein Gemisch von $\frac{1}{2}$ Luft, $\frac{1}{2}$ CO₂ oder $\frac{1}{3}$ Luft, $\frac{2}{3}$ CO₂ brachte. Dabei fanden sich ohne langes Suchen viele Pflanzen mit solcher Empfindlichkeit und darunter eine Anzahl, welche *Geranium pyrenaicum* ganz ungeheuer an Entblätterungsschnelligkeit übertrifft! Alle Blüten wurden für die Versuche in ähnlicher Weise zugerichtet wie bei *G. pyrenaicum* (vgl. S. 192).

Zunächst seien die Versuche mit anderen Geraniaceen angeführt. Von solchen habe ich nur verhältnismäßig wenige geprüft.

Wie *G. pyrenaicum* verhält sich *G. dissectum*, auch bezüglich Entblätterungsgeschwindigkeit.

Nur die Blüten im letzten Stadium mit spreizenden Griffeln reagierten bei: *G. pratense*. Beispiel: 8 Blüten 20°. $\frac{1}{2}$ CO₂ $\frac{1}{2}$ Luft = 30 Min. 2, 34 Min. + 2, 37 Min. + 4; *G. Robertianum*: Reaktionszeit 10–25 Min.; *G. sanguineum* ähnlich wie *G. pratense*, doch reagierten auch noch ältere Blüten mit nicht spreizenden Griffeln.

Gar nicht reagierten *G. molle* und *G. pusillum* oder selbst von den ältesten Blüten nur ganz vereinzelte.

Glänzende Objekte, wenigstens an trüben Tagen, sind dagegen viele Erodien.

1. *Erodium Manescavi*. Reagiert im ersten Blühstadium (Staubgef. stäuben) wie im zweiten (Griffel empfängnisfähig); z. B.:

15 Blüten mit spreiz. Griffeln	$\frac{2}{3}$ CO ₂	$\frac{1}{3}$ Luft	=	2	3	3 $\frac{1}{2}$	4	5 Min.
				2	+ 4	+ 5	+ 1	+ 3
14 Blüten mit stäub. Staubgef.	$\frac{1}{2}$ CO ₂	$\frac{1}{2}$ Luft	=	6	8	9	10	11 Min.
				3	+ 5	+ 3	+ 2	+ 1

2. *E. moschatum* ähnlich wie vorige Art. Jüngere Blüten brauchen etwas längere Zeit.

3. *E. gruinum* ältere Blüten mit empfängnisfähigen Griffeln wie *E. Manescari*.

4. *E. Ciconium* entblättert sich noch geschwinder als die vorigen. An älteren Blüten beginnt die Reaktion schon nach $\frac{3}{4}$ —1 Min.!

5. *Pelargonium* verschiedene rot- und violettblühende Rassen. Blüten mit spreizenden Griffeln beginnen nach 25 Min. sich zu entblättern. Nach 1 Stunde ist schon die große Mehrzahl von ihnen entblättert. Bei einigen Rassen fallen auch die Petalen bei Blüten, deren Griffel noch nicht spreizen.

Hervorragende Resultate erzielte ich nun aber weiter bei *Linum*, *Helianthemum*, *Borago*, *Verbascum*.

6. *Linum perenne*.

Beispiel: 20 Blüten $\frac{1}{2}$ CO₂ $\frac{1}{2}$ Luft

1	1 ¹⁵	1 ³⁰	2	2 ³⁰	8	9	13 Min.
4	+ 2	+ 5	+ 2	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1

7. *Linum usitatissimum*.

Beispiel: 21 Blüten $\frac{2}{3}$ CO₂ $\frac{1}{3}$ Luft

1 ³⁰	2 ⁰⁰	2 ³⁰	3 ³⁰	5 ³⁰ Min.
2	+ 9	+ 5	+ 1	+ 4

12 Blüten, davon 9 junge, kurz zuvor erblühte.

1 ³⁰	2	7	10 Min.
1	+ 5	+ 5	+ 1

8. *Linum alpinum*. Reagiert langsamer als die beiden vorigen Arten.

Beispiel: 14 Bltn. $\frac{1}{2}$ CO₂ $\frac{1}{2}$ Luft

3	5	7	9	13 Min.
1	+ 7	+ 3	+ 1	+ 1

9. *Linum maritimum* und *L. flavum* reagieren nicht, oder doch nur deren älteste Blüten undeutlich.

10. *Helianthemum vulgare*. Selbst ganz junge Blüten reagieren prompt.

Beispiel: 13 Blüten $\frac{2}{3}$ CO₂, $\frac{1}{3}$ Luft

4	5	6 ³⁰	7 ³⁰	8	9 Min.
1	+ 6	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1

11. *Borago officinalis*. Ältere Blüten werfen die Kronen schon ab nach 1—2 Minuten. Bei jungen dauert es bis zu 30 oder 40 Minuten, ehe die letzten gefallen sind. Es ist nicht ganz leicht, die Blüten nach dem Alter zu sortieren. Nimmt man eine größere Zahl, so beginnt das Abfallen der Kronen ungefähr nach 1—1 $\frac{1}{2}$ Minuten und verteilt sich auf eine verschiedenen lange Zeit.

Beispiel: 10 Blüten $\frac{3}{4}$ CO₂ $\frac{1}{4}$ Luft

1 ³⁰	2 ¹⁵	2 ⁴⁵	4 ¹⁵	8	10	13	18 Min.
1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1

12. *Verbascum thapsiforme*. Bei den *Verbascum*-Blüten muß man die Vorsichtsmaßregeln ergreifen, die sich aus dem Abschnitte IV ergeben. Diese Pflanze übertrifft alle die übrigen an Reaktionsgeschwindigkeit. Die ersten Blüten fallen schon nach 30 Sekunden, die Mehrzahl in 1—3 Minuten. Wiederrum fallen zuerst die Kronen der

älteren Blüten¹⁾. Doch auch bei jungen²⁾ beginnt die Reaktion manchmal schon nach 1 Minute, bei der Mehrzahl von ihnen meist erst nach 4—7 Minuten. Eben erst erblühte entblättern sich entweder gar nicht oder erst nach längerer Zeit.

13. *V. Lychnitis* ähnlich wie vorige Art. Reaktionszeit bei Blüten im I.²⁾ wie II.¹⁾ Blühstadium im Mittel 1—5 Minuten.

14. *V. nigrum* ergab keine positiven Resultate.

Keinen Einfluß der Kohlensäure nahm ich wahr bei *Papaver Rhoeas*, *P. somniferum*, *Eschholtzia californica*, *Chelidonium*, *Cerinthe major*, *Veronica spicata*, *V. longifolia*; ein ganz geringer macht sich vielleicht geltend bei *Philadelphus coronarius*, *Lysimachia vulgaris*, wahrscheinlich bei *Anagallis arvensis*. Doch bedürfen diese Arten weiterer Untersuchung.

Das Reaktionsvermögen gegen Kohlensäure ist also augenscheinlich bei den Blütenpflanzen sehr weit verbreitet und zwar nicht nur bei Chori-, sondern auch bei Sympetalen. Am interessantesten scheinen mir dabei die fabelhaft kleinen Reaktionszeiten, die sich bei Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien fanden: wie 30 Sekunden bei *Verbascum thapsiforme*, 1—2 Minuten bei *Linum perenne* und *usitatissimum*, *Erodium ciconium*, *Borago officinalis* und *Verbascum Lychnitis*, und zwar bei Blüten, die ohne CO₂-Einwirkung noch stundenlang oder tagelang sich erhalten hätten! Aber auch die „Empfindlichkeit“ gegen CO₂ scheint bei diesen Formen nicht geringer zu sein als bei *G. pyrenaicum*. Wenigstens habe ich bei *Linum perenne* und bei *Erodium Manescavi*, den einzigen daraufhin untersuchten Formen, auch so kleine CO₂-Mengen wirksam gefunden, wie sie in unserer Atmungsluft enthalten sind (4—5 ‰).

D. Vorzeitige Entblätterung durch andere Chemikalien.

Bei *Geranium pyrenaicum* habe ich noch einige andere Chemikalien geprüft. Sehr wirksam war zunächst Tabaksrauch, auch schon in ganz kleinen Quantitäten. Schon daraus ist ersichtlich, daß dieser Rauch nicht wegen seines Gehaltes an CO₂ wirkt. Noch deutlicher tritt dies hervor durch die Wirkungsart des Rauches. Selbst bei Anwesenheit sehr kleiner Quantitäten tritt im Gegensatze zu CO₂ keine Gewöhnung der Blüten ein. Wie bei Gegenwart ganz geringer Leuchtgasmengen entblättern sich nämlich alle Blüten, selbst ganz junge, wenn auch erst nach 4—6 Stunden. Auch die Reaktionszeiten im Tabaksrauch gleichen denen im Leuchtgas.

1) mit aufwärts gekrümmten unteren Staubgef. { vergl. dazu
2) mit noch geraden unteren Staubgef. { Abschnitt IV

Ferner entblättern sich die Blüten vorzeitig in Chloroform- und Ätherdämpfen. Doch müssen die Partiärpressungen der Dämpfe ziemlich hoch sein. Wiederum fallen die Petalen je nach dem Alter der Blüten verschieden schnell. Die Reaktionszeiten sind im ganzen etwa so lang wie in Leuchtgas. Ob bei Verwendung von wenig Dämpfen die Reaktion wie in CO_2 infolge von Gewöhnung oder von Anästhesie ausbleibt, läßt sich natürlich nicht leicht entscheiden.

Eine geringe Wirksamkeit kommt auch Salzsäuredämpfen zu, aber nur, wenn sie in sehr großer Menge verwendet werden. Ich habe die Reaktion hier nur bei folgender Versuchsanordnung beobachtet: Die Blüten blieben den Dämpfen ausgesetzt, bis die Stiele anfangen zu welken; nach Übertragung in Luft erfolgte früher oder später die Entblätterung. Ich gebe von meinen zahlreichen, gleich abgelaufenen Versuchen ein Beispiel.

Versuch 18. *Geranium pyrenaicum*.

10 Blüten mit aufrecht. Staubgef. HCl-Dämpfen 23 Min. lang ausgesetzt, dann in Luft. Entblätterung erfolgte:

	27	40	42	43	75	76	95 Min. nach Versuchsbeginn
bei 1	1	1	1	2	1	2	2 Blüten.

Auch bei einigen Blüten von *Borago* scheint HCl wirksam.

Keinen Einfluß auf die *Geranium*-Blüten beobachtete ich bei Verwendung von Ammoniakdämpfen, selbst bis zur und über die Schädlichkeitsgrenze angewendet, ebenso wenig in Terpentin-dämpfen.

Man sieht also: Durch sehr verschiedenartige Chemikalien, wie Leuchtgas, Äther, Chloroform, Tabaksrauch, Salzsäuredampf, besonders aber durch Kohlensäure kann man Blüten (der verschiedensten Pflanzen) schnell zur vorzeitigen Entblätterung bringen.

Abschnitt III. Vorzeitige Entblätterung durch thermische Einflüsse.

Gewiß könnte man sich vorstellen, daß die Blüten der Geranien an heißen Sommertagen deshalb manchmal vorzeitig sich entblättern, weil die CO_2 -Produktion in den Blütenteilen vorübergehend abnorm gesteigert wird. Doch hat es vorläufig keinen Zweck, solchen Überlegungen nachzugehen. Denn schon vor meinen Kohlensäureversuchen habe ich die Entdeckung gemacht, daß die Petalen auch durch thermische Einflüsse zu vorzeitigem Falle gebracht werden

können. An solche war ja neben photischen vor allem zu denken. Von beiden Faktoren habe ich zunächst noch einmal den Einfluß des Lichtes, und zwar gleich bei der ersten Analyse der Entblätterungsbedingungen, genauer untersucht. Weder plötzliche Verdunkelung, noch plötzliche Besonnung zuvor verdunkelter oder beschatteter Blüten hatte eine Wirkung. Dagegen trat Fall der Petalen schon nach kurzer Zeit, nach 10—20 Min., ein, wenn mit der Besonnung eine Erwärmung, auf etwas über 40 °, verbunden wurde oder wenn ich die Blüten im Dunkeln oder im diffusen Lichte entsprechend hoch erwärmte. Schon diese Versuche bewiesen, daß allein von beiden Faktoren die Erwärmung wirksam ist, vorausgesetzt daß nicht bei diesen ersten Versuchen (im Gewächshäuschen des Instituts) noch Spuren von Leuchtgas als störend in Betracht zu ziehen waren. Die weitere Untersuchung hat diese letztere Annahme völlig entkräftet.

Daß aber bei dem Einflusse der Erwärmung auf die Blüten Besonderheiten vorliegen müßten, zeigte folgende weitere Beobachtung: Bringt man Blüten aus 23—24 ° in das Gartenwarmhaus (32—33 °), so fallen sie nicht vorzeitig; vorzeitige Entblätterung tritt dagegen bei Temperaturen von 39—42 ° ein. Offenbar also ist nicht schlechthin eine Erwärmung, sondern eine Erwärmung um oder auf eine bestimmte Gradzahl oder eine plötzliche Erwärmung erst wirksam. Zugleich zeigt dieser Versuch ganz schlagend, daß im Laboratoriumswärmeschrank mit 31—33 ° nicht die Wärme, sondern die Laboratoriumsluft die Petalen zu Falle bringt.

Um den Einfluß der Wärme auf die Blüten genauer zu studieren, hatte ich natürlich wieder die Laboratoriumsluft auszuschalten. Leider standen mir elektrische Thermostaten nicht zur Verfügung. Jedoch gelang es in meinem „Freiluft“-laboratorium, dem Institutshof, trotz Gasheizung der Wärmekästen die Leuchtgasverunreinigungen auszuschließen:

Die Thermostatenkästen oder Eimer wurden nicht auf Fußgestelle oder Dreifüße gestellt, sondern auf rings geschlossene, an sie luftdicht angelötete Blechmäntel. Der Brenner kam durch einen Schieber in den vom Mantel umgrenzten Raum unter die Thermostaten. Die Verbrennungsprodukte des Gases und etwaige unverbrannte Leuchtgas-spuren fanden einen Ausweg durch einen senkrecht aufsteigenden, 1,60—2 m hohen Schornstein, der im oberen Teile des Blechmantels angelötet war. Brennt das Gas, so ist der Luftstrom durch den Schornstein groß genug, um alle schlechte Luft so weit aus dem Bereiche des Thermostaten zu entführen, daß „Schädigungen“ der Blüten höchst selten vorkamen. Als Thermostaten benutzte ich teils einen doppelwandigen Blecheimer (vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, 1904, S. 95, II. Aufl), in den ich auf eine

Kristallisierschale eine tubulierte Glasglocke von ca. 2 Liter Fassungsvermögen stellen konnte, teils einen größeren doppelwandigen Zinkkasten mit rechteckigen Wänden, natürlich nach zuvoriger gründlicher Lüftung. Als eigentliche Versuchsräume dienten meist Glasglocken, nach außen durch Wasser völlig abgeschlossen. Um auch die letzten Spuren schlechter Luft auszuschließen, verfuhr ich nun so: Die entfernt vom Thermostaten mit ganz reiner Luft gefüllten und in die wasserhaltigen Kristallisierschalen gestellten Glocken wurden zunächst in der Erwärmungsvorrichtung bis auf die gewünschte Höhe erwärmt, die Temperaturen im Innern der Glocken dabei durch ein Thermometer kontrolliert, das mit einem mehrfach ausgekochten Kork luftdicht in dem Tubulus befestigt war. Hierauf wurden die Blüten unter die Glocken gebracht und zwar entweder durch Öffnung des Versuchsraumes im Thermostaten oder, wie in den ersten Versuchen stets, in einiger Entfernung vom Wärmekasten, oder nach Abstellung des Gases.

Ich komme nun zu den Versuchen. Zunächst war es offenbar nötig, einen Einblick in die Abhängigkeit des ganzen Blühvorganges von verschiedenen Temperaturen zu gewinnen. Zu dem Zwecke habe ich verschieden alte Blüten und zwar fünf Gruppen zu je 12 gleichaltrigen Blüten gleichzeitig in den Thermostaten, bei den ersten Versuchen in etwa 30°, dann in immer höhere Temperaturen gebracht. Damit verglichen wurden entsprechend alte Blüten, die ins Laboratorium oder in den Laboratoriumswärmeschrank gestellt worden waren.

Die folgende Tabelle gibt einen kurzen Überblick über diese Versuchsreihen. Es ist, in Stunden, angegeben, wann jedesmal die ersten, die Hälfte (fett gedruckt) und die letzten Blüten sich entblätterten.

I. Versuche in reiner Luft im Institutshofe.

	Vers. 19. 31. VII. 09 30,8—31,5°			Vers. 20. 29. VII. 09 33,8—34,5°			Vers. 21. 28. VII. 09 36,5—37°		
Knospen	8 ⁰⁰	?	?	9 ¹⁵	?	?	9 ¹⁵	—	—
alle Staubgef. gekr.	5 ⁴⁰	6²⁵	?	6 ³⁰	9¹⁵	?	5 ⁴⁰	9¹⁵	—
5 „ aufrecht	2 ⁴⁰	5⁴⁰	6 ²⁵	3 ³⁰	6⁰⁰	8 ¹⁵	4 ³²	5²⁰	8 ³⁵
alle „ „	1 ¹⁰	2¹⁰	5 ⁴⁰	0 ⁴⁵	1⁴⁰	8 ¹⁵	0 ⁴⁵	1⁰⁵	?
Griffel spreiz. . .	0 ⁵⁰	1²⁵	4 ⁴⁰	0 ³⁰	0³⁸	1 ⁰⁰	0 ⁰⁷	0³⁵	1 ⁰⁰
	Vers. 22. 2. VIII. 09 39,5°			Vers. 23. 3. VIII. 09 39,5°			Vers. 24. 4. VIII. 09 40°		
Knospen	—	—	—	—	—	—	—	—	—
alle Staubgef. gekr.	4 ¹⁰	—	—	8 ⁰⁸	—	—	—	—	—
5 „ aufrecht	1 ⁰⁰	—	—	6 ¹⁵	—	—	0 ⁵¹	1¹¹	—
alle „ „	0 ¹⁵	0²⁸	1 ¹⁹	0 ¹⁰	0³⁷	—	0 ⁰⁸	0³¹	0 ⁵¹
Griffel spreiz. . .	0 ⁰⁸	0²⁴	0 ³⁸	nicht geprüft			0 ⁰⁸	0¹³	0 ⁴⁰

Ein wagerechter Strich bedeutet, daß Entblätterung für die betr. Anzahl überhaupt ausblieb.

II. Versuche

in Laboratoriumsluft bei höherer Temperatur als 30 °.

	Vers. 25. 31. VII. 09 30,8—31,5 °			Vers. 26. 28. VII. 09 32 °			Vers. 27. 29. VII. 09 33,8—34,5 °		
Knospen	3 ⁰⁵	4 ²⁰	5 ⁰⁵	3 ²⁰	4 ¹⁰	7 ¹⁵	3 ³⁰	4 ¹⁰	5 ³⁰
alle Staubgef. gekr.	2 ⁴⁰	2 ⁵⁰	3 ³⁵	?	ca. 3	4 ¹⁰	3 ⁰⁰	3 ³⁰	4 ⁰⁰
5 „ aufrecht	1 ⁵⁰	2 ⁰⁵	2 ⁴⁰	1 ⁴⁰	?	3 ²⁰	1 ⁴⁵	2 ¹⁵	3 ⁰⁰
alle „ „	0 ³⁵	1 ¹⁰	1 ⁵⁰	0 ³⁵	1 ⁰⁰	3 ²⁰	0 ⁴⁵	1 ¹⁵	1 ⁴⁵
Griffel spreiz. . .	?	0 ³⁵	1 ²⁰	0 ³⁵	?	0 ⁴⁵	0 ²⁰	0 ³⁰	0 ⁴⁵

	Vers. 28. 2. VIII. 09 39,3 °			Vers. 29. 3. VIII. 09 39,3 °			Vers. 30. 4. VIII. 09 40,5—41 °		
Knospen	2 ⁸⁸	4 ²⁸	—	nicht geprüft			2 ¹²	3 ¹³	?
alle Staubgef. gekr.	2 ⁰³	2 ⁴⁸	4 ²⁸	3 ⁰³	4 ⁰³	8 ⁰³	1 ²¹	1 ³³	2 ⁰⁵
5 „ aufrecht	?	1 ⁰⁰	?	1 ³⁸	2 ⁰⁸	2 ⁴³	1 ⁰⁸	1 ¹³	1 ³⁸
alle „ „	0 ¹⁷	0 ²⁹	1 ²⁰	0 ³²	0 ³⁷	1 ⁵⁸	0 ²⁰	0 ²⁸	1 ⁰⁸
Griffel spreiz. . .	0 ⁰⁸	0 ¹⁹	0 ³⁸	nicht geprüft			0 ⁰⁷	0 ²⁴	0 ³⁰

III. Versuche in Laboratoriumsluft unter 30 °.

	Vers. 31. 28. VII. 09 22 °			Vers. 32. 29. VII. 09 22 °			Vers. 33. 2. VIII. 09 23 °		
Knospen	nicht geprüft			6 ¹⁰	8 ⁰⁵	8 ³⁰	4 ⁴⁰	5 ²⁵	?
alle Staubgef. gekr.	4 ⁰⁵	4 ⁴⁵	5 ²⁰	5 ¹⁵	6 ²⁰	8 ⁰⁰	3 ⁴⁸	4 ³³	6 ⁰⁸
5 „ aufrecht	3 ²⁰	4 ⁰⁰	5 ²⁰	2 ⁴⁵	4 ¹⁵	6 ¹⁵	2 ³⁸	3 ⁰⁰	3 ²⁸
alle „ „	nicht geprüft			1 ⁰⁰	2 ⁵⁰	3 ¹⁵	0 ⁵²	1 ¹⁷	2 ³⁸
Griffel spreiz. . .	„ „			?	1 ⁰⁰	1 ⁴⁵	0 ³⁰	1 ⁰²	1 ²¹

Was zunächst den Einfluß der Erwärmung auf die Blüten in Laboratoriumsluft betrifft, so sieht man, daß die Blüten jeden Alters sich um so schneller entblättern, je höher (innerhalb der gezogenen Grenzen) die Temperatur ist. Die Zunahme der Entblätterungs-Geschwindigkeit scheint ungefähr van't Hoff's bekannter Regel zu entsprechen.

Auch in reiner Luft beeinflußt Zunahme der Temperatur die Blütendauer. Untersucht man die Blüten gleich nach der Entblätterung, so zeigt sich, daß dieser Vorgang im Gegensatz zur Laboratoriumsluft erst dann einzutreten pflegt, wenn die Staubgefäße sich sämtlich aufgerichtet und die Griffel begonnen haben, ein wenig zu spreizen. Die Petalen fallen bei allen diesen Versuchen, vielleicht abgesehen von den ältesten Blüten bei den höchsten Temperaturen, überhaupt nicht oder kaum vorzeitig. Nachdem ich gefunden, daß

auch höherer Kohlensäuregehalt der Luft die Petalen vorzeitig zu Falle bringen kann, habe ich die Versuche oftmals noch so wiederholt, daß ich nur eine Gruppe von 10 bis 12 Blüten in den Wärmekasten brachte und daß ich damit eine zweite gleich alter Blüten verglich, die sich bei gleich hoher Temperatur im Viktoriahaus des Gartens befanden¹⁾. Alle Gruppen jüngerer Blüten bis zu solchen mit 6—7 aufrechten Staubgefäßen entblätterten sich nun freilich in beiden Versuchsräumen meist mehrere Stunden später als in obigen Versuchen, aber ebenfalls ehe die Griffel völlig spreizten. Die Beschaffenheit der Griffel berechtigt aber nicht zur Annahme, daß die Petalen immer noch ein wenig vorzeitig fallen: In so hohen Temperaturen nämlich bewegen sich die Griffel, auch bei kastrierten Blüten, überhaupt nicht mehr völlig auseinander.

So läßt sich also aus den mitgeteilten Protokollen sagen:

1. Erwärmung der Blüten in reiner Luft verkürzt den ganzen Blühvorgang und zwar bei älteren Blüten (mit spreiz. Griffeln oder allen Staubgefäßen aufrecht) bis zu 40°, bei jüngeren bis zu etwa 30—32° (vielleicht noch wenig bis 34°).

2. Erwärmung jüngerer Blüten aber auf 37° oder auf 39—40° verspätet oder verhindert bei der Mehrzahl oder bei allen die Entblätterung, offenbar weil schließlich Wärmestarre eintritt.

3. Die Starre dürfte bei solchen Temperaturen aber erst sehr spät, nach mehr als 4—5 Stunden sich geltend machen, da Blüten gleichen Alters in gleich hoch erwärmter Laboratoriumsluft noch sämtlich sich in dieser Zeit entblättern.

4. Vergleicht man die Entblätterungszeiten für 39—40° in reiner und Laboratoriumsluft bei den Blütengruppen, deren Petalen überhaupt noch fallen, so ergibt sich, daß hier die Temperatur und nicht mehr die Laboratoriumsluft die Fallgeschwindigkeit beherrscht.

5. Alle mitgeteilten Versuche fanden nicht in dampfgesättigtem Raume statt. Mit Rücksicht auf das Weitere ist es aber wichtig, ausdrücklich hervorzuheben, daß nach sehr zahlreichen (30) Parallelversuchen in nicht dampfgesättigten und in dampfgesättigten Räumen bei verschiedenen Temperaturen der Wassergehalt der Luft die Ergebnisse unbeeinflusst läßt.

Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen ist es nun höchst auffallend, wie rapid, und zwar vorzeitig, die Petalen der Blüten bei Erwärmung auf über 40° fallen. Solche Versuche im dampf-

1) Dieses Haus erwärmt sich bei sonnigem Sommerwetter auf über 40°!

gesättigten Glockenraum des Eimerthermostaten habe ich etwa 225 mit gegen 2700 Blüten jeden Alters gemacht. Zu jedem Versuche dienten 12 Blüten.

Es scheint mir ausreichend, nach den Protokollen die erhaltenen Mittelwerte mitzuteilen, zusammen mit den entsprechenden Zahlen für 35—40°, ebenfalls nach zahlreichen Versuchen.

	35—36°	37—38°	39—40°	41—43°	44—46°	47—49°	49—51°
I. Blüten m. spreiz. Griffel	11—60	8—30	4—6	∠ 3	∠ 2½	?	0?
II. „ allé Stbgef. aufr.	30—85	30—60	5—30	3—4	3 45—46°	3	4—5
III. „ 8 „ „		38—39°	38—39°	5	4	—	—
IV. „ 5 „ „	4½—8 St.	—	—	5—6	4	—	—
V. „ alle „ gesenkt	6—mehr als 9 St.	—	—	7—10	6—10	—	—
VI. halb geöffnete Knospen		— (vereinz.)		nur vereinzelte	10—20 vereinz.		

Zum Verständnis der Tabelle diene Folgendes: In jedem Versuche wurde bestimmt, wann die ersten, wann mehr als die Hälfte und wann die letzten Blüten sich entblätterten. Die Zeiten für mehr als die Hälfte wurden zur Berechnung der mitgeteilten Mittelwerte verwendet¹⁾.

Diese Werte sind, wo nichts anderes vermerkt, in Minuten angegeben. Die Außentemperaturen betrugen bei allen Versuchen zwischen 18 und 24°.

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. Die Blüten entblättern sich erst dann vorzeitig, wenn man sie in eine Temperatur über 40° bringt. Von dieser Regel machen nur, scheint's, eine Ausnahme die ältesten Blüten: So entblättern sich von denen mit aufrechten Staubgefäßen manche, wohl die

1) Ich hätte die Berechnung natürlich auch anders vornehmen können, vielleicht mehr zur Befriedigung mathematisch denkender Köpfe. Bei einigem Nachsinnen sieht man aber leicht ein, daß bei den mancherlei Fehlerquellen (Inkonstanz der Außentemperaturen, der Belichtung, des Vorlebens der Blüten, der Lebensdauer selbst der in einer Gruppe vereinigten Blüten) und der hierdurch sowie durch Verschiedenheiten im Reaktionsvermögen bedingten Variationen der Reaktionszeiten und ihrer Mittelwerte „schönere“ Zahlen nicht erzielt worden wären. Man fängt, scheint mir, an, gelegentlich außer acht zu lassen, daß die Genauigkeit der Berechnungsmethoden doch immer in richtigem Verhältnis zur Feinheit der Versuchs- und Meßmethodik stehen muß. Was würde man dazu sagen, wenn die Hausfrau auf dem Wochenmarkte beim Überschlagn des mittleren Preises einer Ware die feinsten Berechnungsmethoden der Statistik anwenden würde! Auch ist ein Hinweis darauf heute wohl kaum unnötig, daß die Zahlen meiner Tabelle zu künftigen Berechnungen von physiologischen Gesetzmäßigkeiten noch ganz ungeeignet sind.

ältesten, schon in 38—40 ° vorzeitig; von denen mit spreizenden Griffeln, wie man nach der Reaktionsgeschwindigkeit wohl wird annehmen dürfen, alle vorzeitig bei 39—40 °, einige auch schon bei 37—38 °.

2. Besonderes Interesse bieten die Blüten mittleren Alters, z. B. mit 5 aufrechten Staubgefäßen: bei 35—36 ° Beschleunigung des ganzen Blühvorganges, bei 38—39 ° Starre, bei 41—43 ° aber vorzeitige Entblätterung bereits nach 5—6, bei 44—46 ° nach 4 Minuten, bei 47—49 ° wieder Starre. Man sieht hier deutlich: nur in einer Temperatur von 41—47 °, bei älteren Blüten mit aufrechten Staubgefäßen von 40—50 °, fallen die Petalen vorzeitig.

3. Die Blüten jeden Lebensalters entblättern sich am schnellsten bei 44—46 °; die Reaktionszeit kann hier bis unter 2½ Minuten herabgedrückt werden. Das sind aber Temperaturen, die bei längerer Dauer, wie ich früher zeigte (S. 211), Starre, und wie wir nach sonstigen Erfahrungen annehmen dürfen, eine Schädigung der Versuchsobjekte zur Folge haben würden.

4. Wie bei der Einwirkung der CO₂ oder des Leuchtgases sind die Reaktionszeiten bei verschieden alten Blüten verschieden: je jünger die Blüten, um so länger sind diese Zeiten. Halb offene Knospen entblättern sich bei keiner Temperatur vorzeitig, von verhältnismäßig wenigen Exemplaren abgesehen. Auch bei den Blüten mit gesenkten Staubgefäßen gibt es solche, die nicht reagieren.

5. Beachtenswert sind auch die Ergebnisse bei Temperaturen über 47 °: Jüngere Blüten fallen bei solchen Temperaturen in der Regel nicht mehr, wohl aber noch die älteren mit aufrechten Staubgefäßen. Es tritt also offenbar in solcher Wärme sehr schnell Starre ein, die nur noch den schneller reagierenden älteren Blüten die Entblätterung erlaubt. In 49—51 ° scheinen aber selbst bei diesen Blüten die die Starre bewirkenden Veränderungen vielleicht schon den Ablauf der Entblätterungsreaktion störend zu beeinflussen. In der Regel war nämlich alsdann die Reaktionszeit etwas größer (4—5 Min.) als in 44—47 °. Häufig blieb auch jede Reaktion aus.

Daß es tatsächlich die Wärmestarre ist, welche die Reaktion jüngerer Blüten bei ca. 47 ° hindert, werde ich in einem späteren Abschnitte zeigen. —

Auf die Reaktionsgeschwindigkeit hat nun aber der Feuchtigkeitsgehalt des Versuchsraumes großen Einfluß. Bisher wurde bei Dampfsättigung gearbeitet. In trockener Wärme macht sich eine

auffallende Verspätung der Reaktion geltend. Dafür nur einige Beispiele.

Versuch 34.

Geranium pyrenaicum. 4. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

Blüten mit aufrechten Staubgefäßen.

a) 10 Blüten in feuchter Luft, 41—42°:

3 Min.	4 Min.	5 Min.
2	+ 6	+ 2

b) 12 Blüten im Wärmestromkasten, Luft trocken, 41—42°:

8 Min.	11 Min.	21 Min.	31 Min.	41 Min.
1	+ 2	+ 5	+ 2	+ 2

c) 8 Blüten ebenso wie b, 40,5—42°:

4 Min.	8 Min.
1	+ 4

Versuch 35.

4. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen.

a) 10 Blüten in feuchtem Raum, 45°:

4 Min.	5 Min.
6	+ 4

b) 10 Blüten in trockenem Raum, 45°:

5 Min.	10 Min.	15 Min.	22 Min.
0	+ 1	+ 0	+ 0

c) 10 Blüten in etwas weniger trockner Luft, 45°:

3 Min.	1 Min.	6 Min.	9 Min.
0	+ 0	+ 5	+ 4

d) 10 Blüten in dampfgesättigtem Raum wie bei a, 46°:

4 Min.
10

Versuch 36.

5. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

10 Blüten, Griffel nicht spreizend, alle Staubgefäße aufrecht.

a) 10 Blüten in verhältnismäßig trockner Luft, 45°:

4 Min.	6 Min.	9 Min.
0	+ 0	+ 7

b) 10 Blüten in sehr feuchtem Raum, 45°:

3 Min.	4 Min.
8	+ 2

c) 10 Blüten wie a, 45°:

3 Min.	4 Min.	10 Min.	20 Min.	30 Min.
0	+ 3	+ 2	+ 0	+ 2

d) 10 Blüten wie b, 45°:

3 Min.	4 Min.
9	+ 1

- e) 10 Blüten im Laboratoriums-Wärmeschrank in zieml. trockner Luft, 45°:
 3 Min. 4 Min. 7 Min.
 0 + 0 + 7
- f) 10 Blüten im Laboratoriums-Wärmeschrank, aber in feuchtem Raum:
 4 Min.
 10

Versuch 37.

/ 5. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

5 aufrechte Staubgefäße.

- a) 6 Blüten in dem Laboratoriums-Wärmeschrank, aber in feuchtem Raum, 45°:
 5 Min.
 6
- b) 6 Blüten in feuchtem Raum ohne Laboratoriumsluft, 45°:
 5 Min.
 6
- c) 6 Blüten in ziemlich trockner Luft, 44—45°:
 5 Min. 8 Min. 10 Min. 15 Min.
 0 + 2 + 2 + 0

Dampfgesättigte Luft beschleunigt also die vorzeitige Entblätterung bedeutend. Ja in verhältnismäßig trockener Luft fallen nicht immer die Petalen aller Blüten, namentlich bei 44—46°. Ich vermute, daß dieses Ausbleiben der Reaktion Folge der längeren Reaktionszeit in trockener Luft ist in Verbindung mit der zunehmenden Starre.

Wodurch es bedingt wird, daß die Reaktionszeit so auffällig von dem Wassergehalt der Luft abhängt, kann ich nicht sicher sagen. Soviel scheint mir jedenfalls aus den eben mitgeteilten Versuchen hervorzugehen, daß die Luftfeuchtigkeit nur ein die Entblätterung begünstigender, aber nicht der veranlassende Faktor ist: auch in der trockenen Luft besteht ja die Tendenz zum Fall der Petalen, wenn die Wärme genügend groß ist.

Freilich habe ich die Frage noch nicht klargelegt, ob nicht trotz aller Vorsichtsmaßregeln doch Spuren von Laboratoriumsluft in den Wärmeversuchen der eigentlich wirksame Faktor sind. Gegen diese Annahme sprechen aber schon die letzten Versuche. Bei ihnen entblätterten sich die Blüten *ceteris paribus* in Laboratoriumsluft ebenso schnell wie in reiner Luft. Am schlagendsten beweisen aber den ausschließlichen Einfluß der Wärme Entblätterungsversuche in angewärmtem Wasser, die ich weit entfernt von allen Gasleitungen anstellen konnte. Diese Methode hat zudem den Vorteil, daß die Temperatur viel konstanter gehalten werden kann als in Luft.

Denn bei jeder Öffnung des Luftraums ist ein kleiner Temperaturfall unausbleiblich.

Die Ergebnisse der Versuche lassen sich in eine Tabelle zusammenfassen. Die Temperatur betrug in allen 44–45°. Die erste Zahlenreihe gibt immer die Zeit in Sekunden vom Versuchsbeginn, die zweite die Zahl der entblätterten Blüten. Die Gesamtzahl der letzteren beträgt 629. Alle Versuche fanden im Mai und Juni 1910 statt.

I. Blüten mit spreiz. Griffeln. 58 Blüten.

30	60	75	90	105	120	135	150	165	Sek.
5	7	5	8	11	13	6	2	1	

II. Alle Staubgefäße aufrecht. 129 Blüten.

75	90	105	120	135	150	165	180	195	210	225	240	Sek.
1	10	6	31	19	22	15	14	6	2	1	2	

III. 8 Staubgefäße aufrecht. 55 Blüten.

120	135	150	165	180	195	210	265	300	Sek.
8	16	15	6	3	3	2	1	1	

IV. 5 Staubgefäße aufrecht. 322 Blüten.

60	90	120	135	150	165	180	195	210	225	240	255	270	285	300	315	330	360	390	[Sek.
1	1	10	9	41	44	59	46	38	17	15	16	6	5	5	2	2	1	1	
3 nicht entblättert.																			

V. 2–3 Staubgefäße aufrecht. 20 Blüten.

180	195	210	240	255	270	300	330	Sek.
2	1	5	4	1	1	3	2	
1 nicht entblättert.								

VI. Alle Staubgefäße gesenkt. 45 Blüten.

150	180	210	240	270	285	300	315	330	345	360	375	390	405	450	Sek.
2	4	4	3	7	1	6	1	3	3	3	1	1	1	1	
4 nicht entblättert.															

Die Hauptmengen der Blüten entblätterten sich

in Gruppe I zwischen 75 und 135 Sek.

„	„	II	„	105	„	180	„
„	„	III	„	120	„	150	„
„	„	IV	„	135	„	255	„
„	„	V	„	195	„	240	„
„	„	IV	„	210	„	315	„

Im Wasser entblättern sich die Blüten also noch ein wenig schneller als in gleich warmer, dampfgesättigter Luft.

Auch die Temperaturen zwischen 47 und 50° habe ich noch geprüft:

A. Alle Staubgefäße aufrecht.

1. 47,5—48°. 24 Blüten:

90 105 120 135 150 165 180 195 220 240 Sek.

1 1 1 3 5 4 2 3 1 1 Sa. 22, nicht 2.

2. 48—48,5°. 33 Blüten:

90 105 120 135 150 165 180 195 210 225 245 270 315 360 Sek.

1 1 4 3 2 2 1 1 1 1 1 1 1 1 Sa. 21, nicht 12.

3. 48,6—49°. 25 Blüten:

120 150 160 170 180 195 210 240 Sek.

1 1 1 2 1 1 1 2 Sa. 10, nicht 15.

4. 49,1—49,5°. 15 Blüten:

90 120 195 Sek.

1 1 1 Sa. 3, nicht 12.

B. 5 Staubgefäße aufrecht.

1. 46—47°. 15 Blüten:

165 195 210 225 240 265 285 315 Sek.

1 1 2 2 3 1 1 2 Sa. 13, nicht 2.

2. 47,1—47,5°. 14 Blüten:

120 135 150 165 180 210 300 315 330 Sek.

1 1 1 1 1 2 1 1 1 Sa. 10, nicht 4.

3. 47,6—48°. 20 Blüten:

180 270 Sek.

1 1 Sa. 2, nicht 18.

Also auch in Wasser tritt die Starre etwas früher bei jüngeren als bei älteren Blüten ein.

Endlich habe ich durch solche Versuche noch sicherzustellen gesucht, ob bei Temperaturen in der Nähe der Starre wirklich die Reaktionszeit wieder, wenn auch wenig, verlängert wird (vgl. S. 213). Ich begnüge mich, die Zahlen für Blüten mit aufrechten Staubgefäßen anzugeben.

1. 44—45°. 58 Blüten:

75 90 105 120 135 150 165 180 240 Sek.

1 7 5 24 10 6 2 2 1

2. 48—49,5°. 100 Blüten:

90 105 120 135 150 165 180 195 210 225 240 270 315 360 Sek.

3 2 7 7 8 7 6 5 3 2 4 1 1 1

nicht gefallen 43.

Vergleicht man diese Zahlen mit den vorher für 44—45° mitgeteilten, so sieht man keinen deutlichen Unterschied. Sonach läge also das Optimum der Entblätterungsgeschwindigkeit dem Maximum äußerst nahe oder fiele gar mit ihm zusammen.

Mit allen diesen Versuchen scheint mir exakt bewiesen, daß tatsächlich die Erwärmung es ist, welche die vorzeitige Entblätterung veranlaßt.

Versuche mit anderen Formen.

Natürlich habe ich mich auch hier wieder mit rohen Orientierungsversuchen begnügt. Als Versuchsraum diente stets ein dampfgesättigter Raum bei 40—45°. Hauptergebnis dieser Versuche ist: Der Einfluß der Wärme ist weit verbreitet. Es gibt Formen, bei denen die Entblätterung noch viel rascher, geradezu verblüffend schnell eintritt.

Die untersuchten Geranien lassen sich in folgende Gruppen bringen:

- I. Wärme ohne Einfluß.
 1. *G. nodosum*, 2. *G. macrorrhizum*, 3. *G. ibericum*, 4. *G. Robertianum*, 5. *G. cristatum*. Selbst alte Blüten werden kürzere Zeit nach Erwärmung nicht entblättert.
- II. Wärme entblättert nur die Blüten mit spreizenden Griffeln:
 1. *G. pratense*. Reaktionszeit bei 44—45° 4—15 Min.
 2. *G. maculatum*. Reaktionszeit bei 44—45° 5—10 Min.
- III. Wärme entblättert auch die Blüten, die kurz vor dem Spreizen der Griffel stehen:
 1. *G. molle*. Reaktionszeit bei 44—45° 4—15 Min.
 2. *G. phaeum*. Ebenso.
 3. *G. dissectum*. Reaktionszeit bei 44—45° 3—4 Min. für Blüten mit spreiz. Griffeln.
- IV. Wie *pyrenaicum* verhalten sich:
 1. *G. sanguineum*. Reaktionszeit aber viel länger. Für Blüten mit spreiz. Griffeln ca. 5—10 Min. bei 42—43°.
 2. *G. aconitifolium*. Ähnlich wie vorige.
 3. *G. pusillum*. Wie vorige. Reaktionszeit für ältere Blüten bei 43—45° 4—10 Min., für jüngere 5—25 Min. Blüten, deren Antheren noch geschlossen sind, entblättern sich nicht.

Hervorragende Versuchsobjekte sind Arten der Gattung *Erodium*:

Erodium Manescavi-Blüten mit empfängnisfähigen Griffeln entblättern sich bei 41—43° meist in 1—4 Min. Von jüngeren Blüten mit noch nicht spreizenden Griffeln entblättert sich wenigstens ein Teil, wohl die älteren nach 5—12 Min.

E. moschatum. Ähnlich wie vorige Art.

E. gruinum und *Botrys*. Reaktionszeit bei 42—44° nur 1½—3 Min!

Bei anderen Familien habe ich folgende Beobachtungen gemacht:

Linum perenne und *usitatissimum* entblättern sich rapid bei Erwärmung auf 43—44°, je nach Alter verschieden schnell; ältere schon nach 30 Sek. bis 1½ Min., jüngere nach 2—6 Min. Einige der letzteren lassen die Petalen nicht fallen. Doch entblättern sich auch Blüten, die eben erst aufgeblüht sind.

Linum alpinum. Reaktionszeit etwas länger als bei vorigen. Bei älteren Blüten ist sie in 42—44° 4—8 Min.

Linum flavum reagiert nicht.

Helianthemum vulgare. Reaktionszeit, auch bei jungen erst erblühten Blüten in $43-46^{\circ}$ $1\frac{1}{2}-7$ Min.

Borago officinalis. Blüten proterandrisch. Sowohl unter den jüngeren wie unter den älteren gibt es Blüten, die geradezu verblüffend schnell nach Erwärmung auf $42-43^{\circ}$ fallen. Reaktionszeit 25 Sek. bis 10 Min., und zwar bei Blüten mit empfangnisfähigen Griffeln 25 Sek. bis 3 Min., bei jüngeren 35 Sek. bis 10 Min. Ganz junge Blüten sind, scheint's, meist noch nicht reaktionsfähig.

Verbascum thapsiforme und *Lychnitis* ebenfalls äußerst reaktionstüchtig. Man muß freilich die aus dem nächsten Abschnitte sich ergebenden Vorsichtsmaßregeln anwenden. Im ersten Blühstadium sind die unteren Staubgefäße ausgestreckt, im zweiten nach aufwärts gekrümmt. Reaktionszeiten bei allen 1—4 Min. in $42-43^{\circ}$. Auch Blüten im 1. Blühstadium habe ich schon nach 2 Min. fallen sehen. Nur ganz junge, eben erst aufgeblühte Blüten reagieren nicht.

Ähnlich den vorigen scheint sich *V. nigrum* zu verhalten.

Veronica chamaedrys. Ganz junge Blüten reagieren nicht. Die übrigen (auch einige solche mit noch geschlossenen Staubgefäßen) lassen bei $42-48^{\circ}$ die Kronen fallen nach 30 Sek. bis 3 Min.

V. gentianoides. Ähnlich voriger, doch Reaktionszeiten etwas länger.

V. Teucrium. Nur die dem Abfallen nahen Kronen lösen sich nach 5—6 Min.

Antirrhinum majus. Während ich im Garten die Kronen erst fallen sah, nachdem sie an der Spitze gewelkt sind, fallen die ältesten, noch ganz frischen Kronen bei 42 bis 44° nach 3—6 Min. Jüngere Kronen fallen dagegen nicht.

Ohne deutlichen Einfluß fand ich die Wärme bei *Chelidonium majus*, *Pelargonium zonale*, *Potentilla opaca*, *Ranunculus bulbosus*, *Cardamine pratensis*, *Paulownia imperialis*, *Rosa* sp., *Veronica multifida*, *Scrophularia vernalis*, *Papaver apulum*, *P. Rhoeas*, *somniferum*, *Philadelphus coronarius*; einen ganz geringen vielleicht bei *Papaver pilosum* und *Anagallis arvensis*.

Die Entblätterungsreaktion auf Erwärmung ist also bei Blüten ganz verschiedener Familien vorhanden, bei Choripetalen wie Sympetalen. Wie gegenüber Kohlensäure sind die Reaktionszeiten in vielen Fällen verschwindend klein: 25—60 Sekunden bei *Linum*-Arten, *Borago officinalis*, *Verbascum*-Arten, *Veronica chamaedrys*. Aber auch bei anderen Formen, z. B. bei *Erodium gruinum* und *Botrys*, sind sie merkwürdig kurz. —

Bei *Geranium pyrenaicum* waren erst Temperaturen über 40° wirksam. Gilt das auch für die anderen Formen? Die Frage schien wichtig genug, um wenigstens orientierende Versuche, und zwar in warmem Wasser, bei einigen anderen Arten anzustellen. *Erodium moschatum* scheint wie das *Geranium* zu reagieren. Anders verhielt sich dagegen schon *Erodium Manescavi*. Beispiel:

Versuch 38.

Erodium Manescavi. Luft 16°. 15. IX. 1910.

37,8—38°	10 Sek.	2 ⁰⁰	2 ²⁰	2 ³⁰ Min.
	1	2 [*])	1	1
35,5—36°	15 Sek.	1 ³⁰	2 ¹⁰	2 ⁴⁰ Min.
	1	1	1	1

Alle Blüten hatten spreizende Griffel; nur eine *) mit noch nicht spreizenden.

Ähnlich steht's mit *Linum*:

Versuch 39.

Linum perenne. Luft 16°. 15./16. IX. 1910.

Die Versuche wurden an kühlen, nebligen Septembertagen, morgens zwischen 8½ und 10 Uhr angestellt. Die Blüten waren in der Frühe erst aufgeblüht. Es ist für jede Einzelblüte angegeben, nach welchen Zeiten sie sich entblätterten.

42—43°	30	35	50	55 Sek.										
37—37,5°	15 Sek.	1 ²⁰	2 ³⁰	3 ²⁰	3 ⁵⁵	5 ⁰⁰ Min.								
	2 Blüten nicht nach 12 Min. entblättert, ganz jung.													
36—37°	18 Sek.	1 ²⁰	1 ²⁵	1 ³⁵	2 ⁰⁰	2 ⁴⁵	3 ¹⁰	3 ²⁰	3 ³⁰	3 ⁴⁰ Min.				
35—36°	1 ²⁰	1 ³⁰	1 ³⁸	1 ⁵⁵	2 ⁰⁰	2 ¹⁵	2 ²⁰	2 ³⁰	2 ⁴⁵	3 ¹⁰	3 ⁵⁵	4 ⁵⁰	7 ³⁰ Min.	
	1 nicht nach 8 Min.													
33—34°	2 ⁰⁰	2 ⁴⁰	10 ³⁰ Min.											
	2 nicht nach 15 Min.													

5 Blüten, die in Wasser von Zimmertemperatur (17°) während 30 Min. gebracht wurden, entblätterten sich nicht, wohl aber danach in 36°. Auch bei *Borago* ist, scheint's, bei einigen Blüten wenigstens, Erwärmung auf 35° wirksam.

Diese Versuche lassen ersehen, daß schon eine Erwärmung auf 33—34° genügt, um bei manchen Formen vorzeitige Entblätterung zu veranlassen.

Abschnitt IV. Vorzeitige Entblätterung infolge von Erschütterungsreizen.

Alle meine bisherigen Mitteilungen machen es schon sehr wahrscheinlich, daß die vorzeitige Entblätterung der Blüten nichts anderes ist als ein typischer Lebens- und im besonderen ein Reizvorgang. Exaktere Beweise dafür werde ich in dem Abschnitte VII beibringen. Zuvor aber möchte ich zeigen, daß es vielleicht noch interessantere Anlässe gibt, die den Vorgang ebenfalls auslösen.

Schon während meiner ersten Wärmeversuche mit *Geranium* fiel mir eine sehr merkwürdige Literaturangabe ein, die durch meine Versuche in neuem Lichte erschien. Charles Darwin berichtet nämlich in seinen „Different forms of flowers“ 1877 S. 78

über folgende Beobachtungen: „It is known that many species of *Verbascum*, when the stem is jarred or struck by a stick, cast off their flowers. This occurs with *V. thapsus*, as I have repeatedly observed. The corolla first separates from its attachment, and then the sepals spontaneously bend inwards . . . pushing off the corolla by their movement . . . Nothing of this kind takes place with young barely expanded flowers. . . . I observed, to my surprise, that when I pulled off the flower-buds round the flowers which I wished to mark with a thread, the slight jar invariably caused the corollas to fall off.“ Warum die Blütenknospen nach Erschütterungen fallen, darüber äußert sich Darwin nicht. Am nächsten liegt nach dieser Beschreibung zweifellos der Gedanke, daß während des Blühens die das Abfallen der Krone vermittelnde Trennungsschichte so weit ausgebildet wird, daß durch eine geringe Erschütterung rein mechanisch die letzten Verbindungen zwischen Krone und Blütenachse sich lösen. So habe ich mir die Beobachtung früher zurechtgelegt; denn eine Behauptung Martellis, der diese Frage zum Gegenstande einer besonderen Arbeit (1893) gemacht hat, ist mir immer, weil nicht genügend begründet, höchst unwahrscheinlich gewesen: die Krone werde durch einen Reizvorgang im Kelche, und zwar durch eine den Stoßreizreaktionen bei *Mimosa*-Blättern entsprechende Schließbewegung der Kelchzähne, vom Blütenboden passiv abgerissen.

Die Sache liegt nun aber überhaupt ganz anders. Im Sommer 1909 habe ich mich bei verschiedenen *Verbascum*-Arten zunächst davon überzeugt, daß tatsächlich die Kronen älterer Blüten nach Erschütterung der Sprosse fallen. Daran war ja nach den bestimmten vorliegenden Angaben auch gar nicht zu zweifeln. Entscheidend für die Deutung dieses Vorganges wurden aber abgesehen von meinen *Geranium*-Versuchen bei genauerer Untersuchung folgende zwei Beobachtungen:

1. Erschüttert man, ähnlich wie Darwin es angibt, Blüten-sprosse z. B. von *Verbascum thapsiforme* oder *V. Lychnitis* an schönen, warmen Sommertagen vormittags oder nachmittags, so fallen zahllose Kronen, aber stets erst nach 45 Sekunden bis 5 Minuten, die meisten nach etwa 1—3 Minuten. Und zwar erfolgt der Fall

1) „This was first observed by Correa de Serra: see Sir J. E. Smith's English Flora 1824, vol. I, p. 311; also Life of Sir J. E. Smith vol. II, p. 210. I was guided to these references by the Rev. W. A. Leighton, who observed this same phenomenon with *V. virgatum*“.

vorzeitig, nämlich nicht bloß bei den ältesten Blüten mit aufwärts gekrümmten unteren Staubgefäßen, sondern auch bei vielen jüngeren, bei denen die unteren Staubgefäße noch gerade gestreckt sind. Ganz junge, aber erst erblühte Blüten bleiben dagegen, wenigstens bei *V. thapsiforme*, unbeeinflusst. Besonders bei *V. Lychnitis* fallen die Kronen auch bei sehr vielen, fast allen jüngeren Blüten, während bei *V. thapsiforme* die Reaktionsbefähigung erst im zweiten Blühstadium ganz allgemein zu werden scheint. Auch gegen geringere Erschütterungen der Sprosse sind diese Blüten so empfindlich, daß man die Sprosse schon recht behutsam abschneiden und tragen muß, um nicht die meisten Blumen zu verlieren¹⁾.

Diese Beobachtungen beweisen, daß der Fall der Kronen nicht eine rein mechanische, direkte Folge der Erschütterungen sein kann. Man könnte ja meinen, die Krone löse sich sofort bei der Erschütterung von der Blütenachse, falle aber aus dem Kelche erst später heraus. Davon kann aber keine Rede sein. Betrachtet man die Blüten genau, so sieht man, daß die Abtrennung erst nach den angegebenen Zeiten ruckartig erfolgt, worauf die Krone schnell abfällt.

2. Mit dem Abfallen der Krone ist meist eine Schließbewegung der Kelchzähne verbunden. Häufig aber ist der Kelch noch offen, wenn die Krone fällt, um sich erst danach ganz langsam zu schließen. Daß dieser plötzliche oder langsamere Vorgang nicht erst durch die Erschütterung veranlaßt wird, sondern eine Folge bestehender Spannungen ist, sieht man, wenn man Blütenkronen gewaltsam aus dem Kelche herausreißt: meist im gleichen Momente schließt sich der Kelch. Die Schließbewegung des Kelches ist also eine Folge, nicht eine Ursache der Ablösung der Krone, wie Darwin ganz richtig schon gesehen hat. Ich werde bei Besprechung der Entblätterungsmechanik diese Auffassung noch exakt beweisen. Dabei

1) Die hohe Empfindlichkeit gegen Stoßreize machte also eine besondere Vorbereitung desjenigen Materials nötig, das zu den Wärme- und Kohlensäureversuchen dienen sollte. Da die an abgeschnittenen Sproßstücken neu aufblühenden Blüten folgenden Tags an Empfindlichkeit und Reaktionsvermögen noch nichts verloren hatten, so verwendete ich hauptsächlich diese sowie die bei Zubereitung des Materials erhalten gebliebenen Blüten. Natürlich muß man die Blüten vor Erschütterungen schützen und sie so behutsam wie möglich in den Warm- oder CO₂-Raum bringen. Besondere, oft wiederholte Kontrollversuche verschiedener Art bewiesen, daß alsdann keine Blüten ohne CO₂- oder Wärmeeinfluß fallen. Besonders beweisend waren folgende Versuche: Blüten, die selbst nach heftigster Erschütterung nicht „vergingen“, ließen danach, in 42—44° oder CO₂ gebracht, ihre Kronen nach der üblichen Zeit fallen (2—5 Min.).

wird sich dann zeigen, daß die Entblätterung von *Geranium* und die Kronenablösung bei *Verbascum* wesensgleich, und zwar in der Krone durch Zellenaktivität, zustandekommen.

Findet man auch diese Art der Entblätterung noch bei anderen Pflanzen? Bei den Blüten von *Geranium pyrenaicum* ist sie mir ebensowenig wie bei einem anderen *Geranium* vorgekommen, ebensowenig bei den übrigen, für andere Versuche verwendeten Gattungen mit ganz wenigen Ausnahmen. Eine solche, bei der die Erscheinung kaum weniger auffällig ist wie bei *Verbascum*, ist mir in *Veronica chamaedrys* bekannt geworden. Diese Pflanze läßt an warmen Frühlingstagen die Blüten wenige Minuten nach kräftigen Erschütterungen der Sprosse regenartig fallen und zwar nicht nur die ältesten, sondern auch jüngere, bei denen die Antheren erst sich geöffnet haben oder noch geschlossen sind. Freilich bleibt von den jüngeren Blüten auch eine ganze Menge unbeeinflusst. Die Reaktionszeiten schwanken zwischen 30 Sek. und 6 Minuten, für die Mehrzahl zwischen $\frac{3}{4}$ und 3 Minuten. An kalten Morgen nach ebensolchen Nächten bleibt die Reaktion aus. Am wirksamsten ist die Erschütterung bei Blüten sprossen, die längere Zeit bei 30—32° in Thermostaten gestanden haben. Der Kelch macht nach dem Abfallen der Krone wie bei *Verbascum* eine ziemlich plötzliche Schließbewegung.

Empfindlich gegen Erschütterung sind nach meinen Beobachtungen auch *Veronica gentianoides*, *crassifolia* (des Straßburger Gartens), und scheinbar auch *V. latifolia*, nicht oder fast nicht dagegen *V. multifida* und *spicata*.

Die Gattung *Erodium* wäre noch genauer auf Stoßreizbarkeit zu prüfen; vielleicht sind wenigstens einige Blüten von *Erodium moschatum* und einige der allerältesten von *E. Manescavi* mit diesem Reaktionsvermögen ausgestattet.

Auch einige Blüten von *Borago* scheinen empfindlich zu sein. Doch bedarf das erst genauerer kritischer Untersuchungen.

Ein hervorragendes Versuchsobjekt sind ferner manche Arten der Gattung *Cistus*. Auf sie wurde ich bei der Durchsicht der blütenbiologischen Literatur aufmerksam durch eine kleine Mitteilung von Devaux (1902) über eine veranlaßte Bewegung bei den Blüten von *Cistus salviaefolius*: „En touchant les pétales, ou en soufflant un peu fortement sur eux, on voyait le mouvement se produire chez la plupart des fleurs de Ciste qui se présentait dans un épanouissement complet, mais sans étalement horizontal

de la corolle.“ Die Blütenkrone und der Kelch mache nämlich nun eine Schließbewegung, bis sich die Petalen zur Hälfte einwärts bewegt hätten. Ist sie beendet, so ist die Krone nicht mehr fest: „les pétales se détachent au moindre souffle; si bien qu'il semble probable que le mouvement observé a été accompagné de la rupture de leur partie basilaire.“ „On peut, dès lors, se demander si ce n'est pas la rupture elle-même qui a déterminé le mouvement.“ Der Autor ist nicht in der Lage gewesen, diese Fragen weiter zu untersuchen, da es ihm in Bordeaux bei den verschiedensten kultivierten *Cistus*-Arten nicht gelang, ähnliche Beobachtungen zu machen wie an *Cistus salviaefolius* in Spanien. Er hält es für möglich, ja wahrscheinlich, daß die Loslösung der Petalen nur „un phénomène purement mécanique“ sei. Übrigens seien nicht sämtliche Blüten von dieser „chute de la corolle . . . qui fait le désespoir des botanistes herborisants“ betroffen.

Meine *Verbascum*-Versuche erweckten sofort den Verdacht in mir, daß es sich hier wie dort um eine Entblätterung durch Erschütterungsreiz handele. Ich hatte im Frühjahr 1910 bei einer Studienreise in die algerische Sahara Gelegenheit, sowohl bei *Cistus salviaefolius* wie auch bei *C. monspeliensis* in der Umgebung von Alger einige orientierende Beobachtungen darüber zu machen. Gerade wie bei *Verbascum* entblätterten sich bei beiden Arten ältere Blüten 1—3 Minuten nach einer Erschütterung. Der Ablösung der Petalen folgt sofort oder allmählich eine Schließbewegung des Kelches. Alles spricht also dafür, daß die Entblätterung genau so wie bei *Verbascum* usw. ein eigentlicher Lebens-, ein Reizvorgang ist.

Abschnitt V.

Vorzeitige schnelle Entblätterung durch die Bestäubung.

In den Handbüchern und manchen Monographien aus der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts findet man in ganz allgemeiner Fassung nicht selten die Angabe, daß die Kronen bestäubter Blüten eher abfallen als die der unbestäubten. Am eingehendsten äußert sich darüber Gärtner in seinem Buche von 1844, dem überhaupt wichtigsten Werke über die Blühvorgänge bei den höheren Pflanzen. Nachdem er zunächst den Einfluß der Bestäubung auf die Narben und Griffel beschrieben, fährt er auf S. 373 so fort: „Bei vielen Gewächsen . . . erlangt die Corolle, während diese eben erzählten Veränderungen an der Narbe (und

manchen Griffeln) sich zutragen, meistens noch ihren höchsten Vigor, und bald nach kürzerer, bald längerer Zeit fängt dieselbe an . . . bei anderen aber unverdorben und frisch abzufallen; . . . dieses bei den Myrtaceen, Rosaceen, Geranieen, Scrophularineen, Asperifolien, Personaten, Solanaceen, mehreren Primulaceen und einem großen Teile anderer Gewächse“. S. 374: „Bei *Potentilla* fallen die Petalen bei einigen Arten in 10, bei anderen in 24 Stunden nach der Bestäubung unverdorben ab: bei *Nicotiana*, *Aquilegia* und *Delphinium* in 3 bis 4 Tagen, und bei trüber Witterung erst in 5 bis 6 Tagen; bei *Fuchsia* und *Mimulus* in unserem Klima in 3 Tagen; bei *Canna indica* in 6 bis 7 Tagen usw.“. S. 376: Der Verlauf dieser Erscheinungen lasse keinen Zweifel mehr übrig, „daß dieses . . . Abfallen der Corolle von dem Fruchtknoten ausgehe“, S. 381: „daß der Anstoß, welcher in dem Ovarium oder in den einzelnen Eychen durch den Contact des Befruchtungsstoffes, oder den wirklichen Eintritt desselben durch die Micropyle erweckt wird, die Ursache aller der Veränderungen, nicht bloß im Ovarium, sondern auch in den übrigen Theilen der Blume ist“. Auch in der neueren blütenbiologischen Literatur gibt es solche Angaben über den Einfluß der Bestäubung auf die Blütenentblätterung, z. B. für *Geranium pusillum* von A. Schulz (1902, S. 555). Wenn so-nach auch nicht zu bezweifeln ist, daß, ebenso wie bei den Blüten mit welkenden Corollen, so auch bei denen mit frisch abfallenden gewiß vieler Gewächse die Bestäubung einen Einfluß auf die Blütendauer hat, so ist es mir doch, nebenbei bemerkt, nach orientierenden Beobachtungen recht zweifelhaft geworden, ob diese Verkürzung tatsächlich allgemein oder so weit verbreitet ist, wie es z. B. nach Gärtners Angaben scheinen könnte. Auf exakte Untersuchungen gründen sich nämlich die wenigsten der Literaturangaben¹⁾.

Diese Frage hier aufzurollen, liegt aber außerhalb meiner Absichten. Es war eine andere Fragestellung, die sich aus meinen Orchideenstudien und nach meinen bisherigen Untersuchungen über die Auslösung der Entblätterung aufdrängte. Nachdem ich dort hatte zeigen können, daß die Postfloration schon von der Narbe aus und zwar vom ungekeimten Pollen oder durch andere Anlässe auslösbar ist, und nachdem ich nun gefunden hatte, daß die Entblätterung schon nach wenigen Sekunden oder Minuten hervor-

1) Das gilt namentlich auch von denen Kerners (1891, S. 285 ff.) nach eigenen Nachuntersuchungen.

gerufen werden kann, schien die Frage von Interesse, ob es nicht vielleicht Formen gibt, wo dieser Vorgang auch durch die Bestäubung schon in sehr kurzer Zeit ausgelöst werden kann.

Gleich die ersten Versuche mit *Geranium pyrenaicum* hatten ein auffälliges Ergebnis.

Versuch 40.

Geranium pyrenaicum. 3. VIII. 1910. 24°.

a) 6 Blüten mit spreiz. Griffeln bestäubt: nach 1 Stunde alle entblättert. 6 entsprechende Kontrollblüten: nach 6 Stunden eine entblättert.

b) 7 Blüten ebenso, bestäubt, 24°. Es entblätterten sich nach

0⁵⁵ 1⁰⁵ 1¹⁵ 1³⁵ Std.

2 + 3 + 1 + 1 Blüten.

7 entsprechende Kontrollblüten noch frisch nach 3 Std.

c) 10 Blüten, bei denen die Griffel angefangen haben zu spreizen, bestäubt. 21°.

0⁵⁵ 1⁰⁰ 1¹⁰ 1¹⁵ Std.

3 + 1 + 5 + 1

10 Kontrollblüten nach 6 Std. noch frisch.

d) 14 Blüten, bei denen die Griffel noch kaum spreizen. 21°.

0⁵⁰ 0⁵⁵ 1⁰⁰ 1¹⁰ 1²⁰ 1⁴⁰ 1⁴⁵ 2²⁵ 3⁰⁰ 3³⁰ Std.

1 + 1 + 2 + 2 + 1 + 2 + 1 + 2 + 1 + 1

Kontrollblüten wie bisher.

e) 10 Blüten, Griffel noch nicht spreizend, 8—10 Staubgefäße aufrecht. 21°.

1⁰⁰ 5³⁰ Std. jetzt Griffel spreizend, } 1¹⁰ 1²⁵ 1⁵⁰ 2⁴⁰ Std

1 + 0 nochmals bestäubt. 24°. } + 3 + 4 + 1 + 1

Die Versuche wurden noch oftmals wiederholt. Blüten mit spreizenden (empfangnisfähigen) Griffeln entblätterten sich bei 21—24° stets nach 50 Min. bis 2 Std., die meisten zwischen 1—1½ Std. Fangen die Griffel erst gerade an zu spreizen, so gibt es stets Blüten, bei denen selbst 2—4 Std. bis zum Abfallen der Petalen verstreichen. Spreizen die Griffel der zum Versuche verwandten Blüten noch nicht, so tritt Entblätterung nicht ein; in den allermeisten Fällen auch dann nicht, nachdem die Griffel empfangnisfähig geworden sind.

Die empfangnisfähigen Blüten von *G. pyrenaicum* entblättern sich also infolge von Bestäubung tatsächlich ganz überraschend schnell, durchschnittlich schon nach 1—1½ Std.!

Noch auffälligere Resultate erhielt ich bei *Erodium Manescavi*.

Versuch 41.

Erodium Manescavi. 4. VIII. 1910. 18°.

Blüten mit spreiz. Griffeln. Die Blüten waren im ersten Blühstadium kastriert worden. Ich wählte absichtlich kühle, regnerische Sommertage für diese Versuche aus, weil die Petalen sonst am zweiten Blühtage sehr früh abfallen. Die Blüten dauern nämlich 2 Tage: am ersten öffnen sie sich und stäuben die Stamina, am zweiten früh sind die Griffel empfangnisfähig.

a) 24 Blüten. Es entblätterten sich bei 18° nach

40	43	45	48	50	52	54	55	58	59	60	63	65	68 Min.
2	+ 1	+ 2	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1	+ 3	+ 2	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1	+ 1

b) 8 Blüten. 16°.

50	60	67	75	80	85 Min.
1	+ 1	+ 3	+ 1	+ 1	+ 1

Kontrollblüten hielten sich noch stundenlang.

Bei *Erodium Manescavi* fallen die Petalen also schon nach 40—60 Minuten!

Leider habe ich nicht über das Material verfügt, um diese Versuche auf eine größere Zahl von Geraniaceen ausdehnen zu können. Sicher ist jedenfalls, daß nicht alle Arten so auffällig schnell reagieren. Dies gilt nach meinen Beobachtungen z. B. für *Geranium molle*, das überhaupt recht schlecht zu reagieren scheint. Vereinzelte Blüten entblätterten sich nach 2—5 Std., ganz wenige Blüten von *G. pratense*, die ich auch schließlich noch aufbringen konnte, nach 2½—4 Std. (Hildebrand, 1865, S. 2: 2—7 Std.).

Von besonderem Interesse erschien eine Untersuchung bei solchen Formen der Sympetalen, deren Kronen sich so auffallend schnell zu Fall bringen lassen:

Blüten von *Borago officinalis* ließen die Kronen vorzeitig fallen nach 2½—7 Std.

Dagegen konnte ich vorzeitige Entblätterung durch Bestäubung überhaupt nicht hervorrufen bei *Linum perenne*, *L. usitatissimum*, *L. alpinum* und bei *Verbascum thapsiforme*; bei *Linum* auch nicht bei „legitimer“ Bestäubung. Gibt es hier überhaupt Unterschiede in der Dauer zwischen bestäubten und unbestäubten Blüten, so werden diese wohl nur an intakten Pflanzen, aber nicht an abgeschnittenen Blüten hervortreten, mit denen ich allein gearbeitet habe¹⁾.

Man sieht daraus also, daß große und schnelle Reaktionsbefähigung gegen die verschiedensten Einflüsse durchaus nicht Hand in Hand zu gehen braucht mit Reaktionsbefähigung gegen Bestäubung und ihre Folgen.

1) An meinen Versuchsblüten habe ich mich oftmals überzeugt, daß sie selbst 2—3 Tage nach dem Abschneiden von der Mutterpflanze noch sehr reaktionskräftig sind bei Erwärmung oder Überführung in CO₂haltige Räume. Das gilt auch für die bestäubten Blüten. Die Entblätterung nach der Bestäubung unterbleibt also nicht wegen Mangels an Reaktionsbefähigung.

Abschnitt VI.

Vorzeitige Entblätterung durch Verwundung der Narben oder Griffel.

Die im letzten Abschnitte mitgeteilten Versuche mit *Geranium pyrenaicum* und *Erodium Manescavi* machen die Annahme recht unwahrscheinlich, daß der Einfluß der Bestäubung auf der Befruchtung der Samenknospen beruht. Sie lassen vielmehr vermuten, daß ein maßgebender Reiz schon von den Pollenschläuchen oder gar von den ungekeimten Pollenkörnern ausgeht, ähnlich wie bei den Orchideen. Auch dieser Frage bin ich nicht weiter nachgegangen. Nur soviel habe ich festzustellen gesucht, ob vielleicht die Narben oder Griffel eine ähnliche Bedeutung für diese Blüten haben wie bei den Orchideen. Ich kann mich hier nur auf einige orientierende Versuche mit Verwundung der Griffel stützen, die weiter fortzuführen sind.

Keinen Einfluß von Verwundungen der empfängnisfähigen Griffel habe ich bei *Geranium pyrenaicum* gesehen. Sehr auffällige Ergebnisse erzielte ich dagegen bei *Erodium Manescavi*. Die Griffel der empfängnisfähigen Blüten wurden mit einer Pinzette gequetscht. Die Blüten selbst waren im I. Blühstadium vor Öffnung der Antheren der Staubgefäße beraubt und vor Bestäubung geschützt worden.

Versuch 42.

Erodium Manescavi. 16—21°. VIII. 1910.

a) 8 Blüten. 16°.

45 75 100 Min.

1 + 2 + 2

b) 7 Blüten. 18°.

45 50 55 57 59 62 Min.

1 + 1 + 2 + 1 + 1 + 1

c) 10 Blüten. 18°.

32 40 72 75 95 Min.

1 + 1 + 2 + 1 + 1

4 dieser Blüten, die sich nicht entblättern, 5 Stunden später nochmals verwundet:

44 71 78 Min.

1 + 1 + 1

d) 6 Blüten. 19°.

35 43 44 47 50 Min.

1 + 1 + 2 + 1 + 1

e) 9 Blüten. 17°. 8. IX. 1910.

20 35 48 52 55 58 59 62 87 Min.

1 + 1 + 1 + 1 + 1 + 1 + 1 + 1 + 1

Im ganzen also entblättern sich nach:

20	30—35	36—40	41—45	46—50	51—55	56—60	61—70	71—80	81—100	Min.
1	+ 3	+ 1	+ 6	+ 4	+ 4	+ 4	+ 2	+ 7	+ 4	

Da die Kontrollblüten nur ganz vereinzelt während und einige Stunden nach den Versuchen ihre Petalen fallen ließen, so scheint tatsächlich auch die Verwundung der Griffel bei dieser Art die Entblätterung der Blüten auszulösen, und zwar etwa nach der gleichen Zeit oder etwas später als nach Bestäubung!

Meine Absicht, diese Versuche im September 1910 weiter fortzusetzen und zu vertiefen, habe ich leider nicht ausführen können. Die Witterung war wohl für den normalen zeitlichen Ablauf des Blühvorganges nicht mehr genügend günstig. Verwundung der Blütenblätter scheint jedenfalls nicht wirksam zu sein. Sehr wichtig dürfte dagegen auch zur Interpretation der mitgeteilten Versuche die Beobachtung sein, daß schon Verwundung der noch unempfindlichen Griffel am Nachmittag des I. Blühtages wenigstens bei einigen Blüten vorzeitige Entblätterung zu veranlassen scheint.

Versuch 43.

Erodium Manescavi. IX. 1910.

a)	7 Blüten, 19°.	2 ⁵⁵ :	Griffel verwundet;	nach	2 ⁰⁵	3 ⁴⁵ Std.
					1	+ 2
b)	6 „ , 18°.	3 ⁴⁰ :	„ „ „		1 ⁰⁰	2 ¹⁰ Std.
					2	+ 1
c)	7 „ , 17°.	4 ⁵⁰ :	„ „ „		1 ⁵⁰ Std.	
					3	

Ergebnislos verliefen einige Versuche mit *Borago officinalis*.

Abschnitt VII. Charakter des Entblätterungsvorganges.

Nach Ermittlung der wichtigsten Anlässe, durch die die Petalen vieler Blüten vorzeitig zu Falle gebracht werden können, war es vor allem nötig, über die Natur dieses Vorganges selbst tiefere Aufschlüsse zu gewinnen. Alle bisherigen Mitteilungen sprechen dafür, daß die Entblätterung nichts anderes ist als ein Lebensvorgang. Diese Auffassung war aber noch fester zu begründen. Für die weiteren Versuche verwendete ich hauptsächlich die Blüten von *Geranium pyrenaicum*. Zunächst mußte festgestellt werden, ob es Starrezustände gibt.

A. Wärmestarre.

Daß eine solche besteht, darauf habe ich ganz kurz schon im III. Abschnitte hingewiesen. Folgende Versuche dürften daran keinen Zweifel mehr lassen. Durch Vorversuche habe ich zunächst

festgestellt, daß man in 49—50° nicht länger als 2 Minuten erwärmen darf, will man nicht dauernde Schädigungen an den Blüten beobachten.

Versuch 44.

Geranium pyrenaicum. 5. VII. 1910. Alle Staubgefäße aufrecht.

A. 10 Kontrollblüten, erwärmt auf 44—45°. Es entblätterten sich nach:

2 3 4 Min.
0 + 7 + 3 Blüten.

B. 10 Blüten:

0'	1'	1 ^{15'}	+	5 Blüten	0'	1'	2'	3'	+	10'	+
50°	49,5°	49,2°	0	4 Min. in 16°	43°	45°	45°	45°	0	45°	0
				5 Blüten	+	0'	1'	2'	+	3'	+
				85 Min in 16°	0	43°	44°	45°	2	43°	2
										44°	1

C. 10 Blüten:

0'	1'	+	5 Blüten	+	10'	+
49°	49°	0	3 Min. in 15°	0	44—45°	0
			5 Blüten	+	0	1'
			90 Min. in 16°	3	44°	45°
					45°	45°
						2

Versuch 45.

Geranium pyrenaicum. 7. VII. 1910. 5 Staubgefäße aufrecht.

A. 10 Kontrollblüten:

0'	4'	+	5'	+	6'	+
43°	45°	5	44°	4	44°	1

B. 10 Blüten:

0'	1'	1 ^{10'}	+	5 Blüten	+	10'	+
49°	49°	49°	0	2 Min. in 16°	0	45°	0
				5 Blüten	+	0'	1'
				3 Std. in 16°	0	44°	45°
						45°	45°
						1	43°
						1	44°
						2	43°
							1

C. 10 Blüten:

0'	1'	1 ^{20'}	+	5 Blüten	+	12'	+
49,5°	49°	49°	0	10 Min. in 15°	0	44—45°	0
				5 Blüten	+	0'	1'
				3 Std. in 15°	0	43°	45°
						45°	45°
						3	43°
						0	42°
							2

D. 10 Blüten:

0'	1'	+	5 Blüten	+	10'	+	
49,5°	49,2°	0	3 Min. in 20°	0	45°	0	
				5 Blüten	+	0'	1'
				32 Min. in 20°	0	43°	44°
						44°	44°
						4	44°
							1

Versuch 46. *Geranium pyrenaicum*.

Die Griffel der Blüten spreizen.

A. 10 Blüten:

0'	1'	1 ^{15'}	5 Blüten 4 Min. in	4'	+	8'	+
50°	49°	49°	15°	44°	0	44°	2

			5 Blüten in Luft 15°			60'		70'		3 ³⁰ h	
						+ 1		+ 1		+ 2	
B. 10 Blüten:											
0'	1'	1 ^{30'}	+		5 Blüten 3 Min.	+ 4'		+ 9'		+ 15'	
51°	50,5°	49,5°	0		40 Sek. in 15°	0 44°		0 45°		1 45°	
					5 Blüten in 15°	+ 0'		1'		+ 3'	
					nach 2 ³⁰ Std.:	0 44°		44° 3		45° 1	
										45° 5'	
										1	
C. 10 Blüten:											
0'	1'	+		5 Blüten 5 Min. in	3'		+ 10'		+		
50°	49,5°	0		Luft 20°	45° 2		44°		0		
					5 Blüten in Luft 20°	23'		33'		40'	
						+ 1		+ 1		+ 2	

Versuch 47. *Geranium pyrenaicum*.

Alle Staubgefäße aufrecht.

A. 10 Blüten:															
0'	1'	1 ^{15'}	+	5 Blüten	+	0'	1'	2'	3'	+	10'	+	15'	+	
48,5°	48,5°	48,5°	0	2 Min. in 16°	0	43°	44°	44,5°	44,5°	1	45°	0	44°	0	
				5 Blüten	+	0'	1'	2'	+						
				30 Min. in 16°	0	43°	44°	45°	5						
B. 12 Blüten:															
0'	1'	1 ^{15'}	+	6 Blüten	+	0'	1'	4'	+	7'	+	9'	+	10	
48,8°	48,8°	48,5°	0	8 Min. in 20°	0	43°	43,5°	44°	1	45°	2	44°	2	+	0
				6 Blüten	+	0'	1'	2'	3'	+	6'	+	8'	+	
				20 Min. in 20°	0	43°	44°	45°	44°	5	44°	0	44°	1	

Die Versuche sind wohl leicht verständlich. Die eine Hälfte zuvor erwärmter Blüten wurde nach genügender Abkühlung sogleich in 44—45° gebracht, die andere nach kürzerer oder längerer Zeit. Verzeichnet sind die Minutenzeiten, während welcher erwärmt wurde; zwischen den Strichen ist angegeben, wie viele Blüten jeweilig entblättert waren. Alle Versuche fanden in dampfgesättigtem Raume statt.

Die Versuche lehren:

1. Es gibt eine rückgängige Wärmestarre, wenn man die Blüten vorübergehend 1—1½ Min. auf 49—50° erwärmt.

2. Diese Wärmestarre geht offenbar ziemlich schnell zurück. In Versuch 47 A und 47 B genügten dazu schon 20—30 Min. Ihre Dauer wurde nicht bestimmt.

3. Erwärmt man 1—1½ Min. auf Temperaturen von 48,5—49°, so fallen kurze Zeit nach begonnener Abkühlung bei abermaliger Erwärmung auf 44—45° die Petalen noch einiger Blüten, aber wesentlich verspätet (vgl. Versuch 46 A, C): Der Starre voraus scheinen also Vorgänge zu gehen, welche den Ablauf der Entblätterungsreaktion verzögern.

4. Von Interesse ist der Umstand, daß wärmestarr gewesene Blüten oft sich nachträglich, nachdem die Reaktionsbefähigung zurückgekehrt, wenn auch sehr verspätet, vorzeitig entblättern. Dafür noch einige Beispiele:

Versuch 48.

Geranium pyrenaicum. VII. 1910.

Je 10 Blüten.

A.	0	1	1 ¹⁵ Min.	Luft	60	72	140 Min.	
	50°	49°	49°	15°	+ 3	+ 1	+ 2	Sa. 6.
B.	0	1	1 ³⁰ Min.	Luft	30	55	75	125 Min.
	48°	48,5°	48,8°	16°	+ 1	+ 3	+ 1	+ 1 Sa. 6.
C.	0	1	1 ²⁰ Min.	Luft	55	65	125 Min.	
	49°	49°	49°	16°	+ 2	+ 4	+ 2	Sa. 8.

Worauf diese vorzeitige Entblätterung beruht, kann vorläufig nicht erörtert werden.

B. Starre durch Sauerstoffmangel.

Von ihr kann man sich auf verschiedene Weise überzeugen.

a) Bringt man jüngere Blüten von *G. pyrenaicum* mit 5 oder mit 8 aufrechten Staubgefäßen unter Wasser in ein Gemisch von $\frac{1}{2}$ vol H und $\frac{1}{2}$ vol CO₂ oder $\frac{1}{3}$ vol H und $\frac{2}{3}$ vol CO₂, so fallen die Petalen nicht mehr.

b) Läßt man die Blüten einige Zeit in H-Atmosphäre, so entblättern sie sich auch nachher nicht oder verspätet in warmem Wasser. Beispiele:

Versuch 49.

Geranium pyrenaicum. 10. VI. 1910.

8 Staubgefäße aufrecht.

A. 9 Kontrollblüten 9 ³⁰ in warmes Wasser, 44°:						
Nach	150	165	180	195	210	225 Sek.
	1	+ 1	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1 = 9 entblättert.
B. 10 Blüten 9 ³⁰ bis 12 ⁵⁵ in H. 12 ⁵⁵ 5 Blüten sofort in warmes H ₂ O (44°):						
	210	300	345	420	510	540 Sek.
	1	+ 1	+ 1	+ 0	+ 1	+ 1
Die 5 übrigen 2 Std. in Luft, dann in H ₂ O bei 44°:						
	120	135	165	180 Sek.		
	2	+ 1	+ 1	+ 1		

Versuch 50.

Geranium pyrenaicum. 13. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Kontrollblüten um 11 h in H_2O von 44° :

130	165	180	195	210	225	240	265	300 Sek.
1	+ 1	+ 4	+ 3	+ 1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1

B. 15 Blüten von 11— 3^{40} h in H. 3^{40} 7 Blüten davon sofort in H_2O von 44° :

45 480 700 Sek.

1 + 1 + 0 5 nicht entblättert.

8 Blüten davon von 3^{40} — 6^{30} in Luft, dann in H_2O von 44° :

165 300 Sek.

1 + 7.

c) Stellt man die Blüten in konzentrierte Kohlensäure, so fallen die Petalen danach in Luft erwärmt zunächst nicht. Beispiel:

Versuch 51.

Geranium pyrenaicum. 13. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Blüten von 11— 3^{50} h in CO_2 . Davon 7 Blüten 3^{50} in H_2O , 44° . Nach 10 Min. keine Blüte entblättert.

8 Blüten 7 h abends in H_2O , 44° :

15 105 120 135 150 Sek.

1 + 1 + 2 + 1 + 1.

d) Vorübergehende Starre läßt sich endlich erzielen, wenn man die Blüten in einen stark luftverdünnten Raum bringt und den Sauerstoff durch H ersetzt. Beispiele:

Versuch 52.

Geranium pyrenaicum. 8. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Blüten 11 h in H_2O bei 44° :

165	180	195	210	225	240	270	285	300 Sek.
2	+ 1	+ 2	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	+ 2.

B. 10 Blüten von 11 h bis 2^{35} h im Vakuum, nach viermaligem Ersatz der Luftspuren durch H.

 2^{40} h. Alle 10 Blüten sofort in H_2O bei 44° :

240 Sek.

1

9 Blüten entblättern sich nicht nach 12 Minuten.

Versuch 53.

Geranium pyrenaicum. 7. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Blüten 10^{20} in H_2O bei 44° :

120	135	150	165	180	195	210	220	240	265	300 Sek.
1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 4	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1

Schon bei den früheren Versuchen war es mir aufgefallen, daß Erwärmung von kürzerer als Reaktionszeitdauer die Entblätterung auslöst. Von den zahlreichen Versuchen, die ich angestellt habe, um diese Beobachtung weiter zu verfolgen, will ich nur einige wenige hier anführen. Ich erwärmte dabei die Blüten stets in einem dampfgesättigten Raum von 44—45°. Zu jedem Einzelversuche dienten 12 Blüten.

Geranium pyrenaicum. Lufttemp. 19—22°.

Alle Staubgefäße aufrecht.

		Erwärmungs- dauer								
Vers. 55.	20. VII. 1909.	3 Min.	3'	5	6	12 Min.				
			8	+ 9	+ 2	+ 1				
Vers. 56.	13. VII. 1909.	2 ³⁰ Min.	2 ³⁰ '	7	8	9	10 Min.			
			—	1	+ 2	+ 3	+ 1			
Vers. 57.	13. VII. 1909.	2 ¹⁵ Min.	2 ¹⁵ '	4	6	8 Min.				
			—	1	+ 5	+ 2				
Vers. 58.	13. VII. 1909.	2 Min.	2'	5	8	10	13	23	28	35 Min.
			0	1	+ 1	+ 1	+ 5	+ 1	+ 1	+ 1
Vers. 59.	13. VII. 1909.		2'	5	6	7	8	9	10 Min.	
			0	1	+ 1	+ 1	+ 3	+ 1	+ 1	
Vers. 60.	17. VII. 1909.	1 ³⁰ Min.	1 ³⁰ '	3	4	5	6	7	13 Min.	
			0	1	+ 5	+ 3	+ 1	+ 1	+ 1	
Vers. 61.	17. VII. 1909.		1 ³⁰ '	7	8	9	11 Min.			
			0	3	+ 3	+ 2	+ 2			
Vers. 62.	10. VII. 1909.	1 Min.	1'	6	8	10	11	15	17 Min.	
			0	0	2	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	
Vers. 63.	17. VII. 1909.		1'	7	8	13	14	15 Min.		
			0	+ 1	+ 3	+ 1	+ 1	+ 1		
Vers. 64.	10. VII. 1909.		1'	17 Min.						
			0	+ 1						
Vers. 65.	17. VII. 1909.	40 Sek.		0						

Auch in warmem Wasser habe ich solche Versuche gemacht. Diese Methode verdient vor der anderen den Vorzug, weil sich dabei die Temperaturen konstanter halten lassen. Nach Beendigung der Erwärmung brachte ich die Blüten sofort in Wasser von Zimmertemperatur, um sie möglichst schnell abzukühlen, danach in Luft. Zu jedem Einzelversuch dienten 5 Blüten.

Geranium pyrenaicum. VI. 1910.

Alle Staubgefäße aufrecht 44—45°.

Versuch 66.	Erwärmungsdauer 90 Sek.	1 ⁴⁰ 2	3 ³⁰ + 1	6 Min. + 2
Versuch 67.	Erwärmungsdauer 75 Sek.	4 1	5 + 1	7 + 1 13 Min. + 1
Versuch 68.		4 2	6 + 1	7 + 1 10 Min. + 1
Versuch 69.	Erwärmungsdauer 60 Sek.	1 ¹⁵ 1	5 + 1	6 + 1 12 Min. + 1
Versuch 70.		5 1	7 + 1	11 Min. + 1
Versuch 71.		9 Min. 2		
Versuch 72.	Erwärmungsdauer 45 Sek.	1 ³⁰ 1	2 ³⁰ + 2	3 Min. + 1

Ich habe solche Versuche, in Luft und Wasser, mit Blüten jeden Alters in großer Menge, im ganzen mit gegen 1000 Blüten, gemacht. Ihre wichtigsten Ergebnisse scheinen mir die folgenden:

1. Die Erwärmung hat eine ausgesprochene Nachwirkung.
2. Es genügt eine viel kürzere Erwärmung als eine solche von Reaktionszeitdauer, um Reaktion auszulösen.
3. Nennt man die Zeit, während deren man vorübergehend erwärmen muß, um als Nachwirkung eine Entblätterung auszulösen, Präsentationszeit, so beträgt diese Zeit bei 44—46° (um mehr als die Hälfte aller Versuchsblüten zur Reaktion zu veranlassen) etwa:

	f. dampfgesätt. Raum	f. warmes Wasser
I. bei Blüten mit spreiz. Griffeln . . .	0 ³⁰ —1 Min.	
II. " " " geschl. Griffeln . . .	1 "	0 ⁴⁵ —1 Min.
III. " " " 8 aufrechten Staubgef.	1 ³⁰ —2 "	1 "
IV. " " " 5 " "	2—3 "	1—1 ³⁰ "

4. In Wasser scheinen also die Präsentationszeiten noch etwas kleiner als in Luft. Das hängt wohl mit der schnelleren Erwärmung im Wasser zusammen.

5. Die Reaktionszeiten für Erwärmung von Präsentationszeitdauer sind wesentlich länger als für Dauererwärmung:

	Präsentations- zeit Min.	Reaktionszeit f. Präsent.-Zeitdauer Min.	Reaktionszeit f. Dauererwärmung Min.
I. Blüten mit spreiz. Griffeln . . .	0 ³⁰ —1	4—10	< 2 ³⁰
II. " " aufrechten Staubgef. .	1	7—15	3
III. " " 8 aufrechten Staubgef.	1 ³⁰ —2	8—20	4
IV. " " 5 " "	2—3	10—?	4
V. " " gesenkt. Staubgef. .	?	?	6—10

6. Die Präsentationszeiten sind also etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ so lang wie die kürzesten Reaktionszeiten.

7. Die Reaktionszeiten werden um so kürzer, je länger man erwärmt.

E. Summation unterschwelliger Einzelreize.

Ob eine solche vorkommt, habe ich in orientierenden Versuchen nur an Blüten untersucht, bei denen alle und bei denen 5 Staubgefäße aufrecht sind, und zwar in dampfgesättigtem Raume (45°). Die Pausen zwischen den Einzelerwärmungen habe ich ziemlich lang gewählt, damit die Erwärmung als solche sich nicht summierte. Zu jedem Versuche dienten 10 Blüten. Ich gebe wieder bloß einige Beispiele:

I. *G. pyrenaicum*. 5 Staubgefäße aufrecht.

Versuch 73. 90 Sek. Reizung, 4 Min. Ruhe. Lufttemp. 25° .

nach	1	2	4	8	10malig	Reizung
	0	+ 5	+ 2	+ 1	+ 0	

Versuch 74. 1 Min. Reizung, 3 Min. Ruhe. 25° .

nach	3	4	5	8	9	15	16	17mal.	Reizung
	0	+ 2	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	+ 0	

Versuch 75. 45 Sek. Reizung, 2 Min. Ruhe. 25° .

nach	5	6	13	20mal.	Reizung
	2	+ 3	+ 1	+ 1	

Versuch 76. 45 Sek. Reizung, 3 Min. Ruhe. 24° .

nach	11	12	18	23mal.	Reizung
	1	+ 2	+ 1	+ 1	

II. *G. pyrenaicum*. Alle Staubgefäße aufrecht.

Versuch 77. 40 Sek. Reizung, $2\frac{1}{2}$ Min. Ruhe. 22° .

nach	3	4	9	16mal.	Reizung
	4	+ 2	+ 1	+ 0	

Versuch 78. 35 Sek. Reizung, 2 Min. Ruhe. $22,5^{\circ}$.

nach	6	9	10	13	14	17mal.	Reizung
	3	+ 1	+ 1	+ 3	+ 1	+ 0	

Versuch 79. 30 Sek. Reizung, 3 Min. Ruhe. $23,5^{\circ}$.

nach	4	7	11	12	14	15mal.	Reizung
	1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	

Versuch 80. 30 Sek. Reizung, 3 Min. Ruhe. $23,5^{\circ}$.

nach	3	4	5	6	7	8	9	10mal.	Reizung.
	1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 0	+ 2	+ 2	

Versuch 81. 25 Sek. Reizung, 2 Min. Ruhe. 25°.

nach	2	4	12	13	14	15	16	17 mal. Reizung
	1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1

Versuch 82. 15 Sek. Reizung, 1 Min. Ruhe. 25°.

nach	20	23	25	34	37 mal. Reizung
	1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1

1. Es gibt also eine Summation unterschwelliger Einzelreize.
2. Selbst sehr kurze Einzelreize, z. B. von 15 Sek. Dauer, summieren sich mit der Zeit.

3. Je länger die Ruhepausen zwischen den Einzelreizen im Verhältnis zu diesen sind, um so öfter muß man in der Regel reizen, um Reaktion auszulösen.

4. Daraus scheint ersichtlich, daß unterschwellige Einzelreize mit der Zeit wieder abklingen.

F. Abklingen des induzierten Vorganges.

Eine dauernde Nachwirkung der Erwärmung scheint es also nicht zu geben. Diese Frage habe ich auch noch durch Dauererwärmung unter der Präsentationszeit zu lösen gesucht. Es war zu prüfen, ob durch solche Erwärmung eine bleibende Veränderung derart in den Blüten eintritt, daß bei Wiederholung der Erwärmung kürzere Zeit der Erwärmung nötig ist, um die vorzeitige Entblätterung auszulösen als das erste Mal. Berücksichtigen muß man natürlich bei solchen Versuchen, daß bis zur Wiederholung der Erwärmung die Blüten etwas älter geworden sind und infolgedessen etwas schneller und nach etwas kürzerer Erwärmung sich entblättern müssen als vorher. Zu jedem Einzelversuche verwendete ich 12 Blüten. Ich gebe einige Beispiele:

I. *Geranium pyrenaicum*. 5 Staubgefäße aufrecht.

Vers. 83. 26. VI. 1909. 20°. 4 Min. Reizung in 42—43°, 3, 8 Min. 4 Std. Pause,
+ 1

danach 4 Min. Reizg., 42—43°, + 4, 5 Min.
+ 1

Vers. 84. 26. VI. 1909. 20°. 4 Min. Reizung in 40—42°, 0, 10 Min. 3²⁰ Std. Pause,
+ 2

danach 4 Min. Reizg., 41—42°, + 4, 10 Min.
+ 2

Vers. 85. VII. 1910. 21°. 2 Min. Reizung in 44°, 0, 6 8 Min. 1 Std. Pause,
+ 1 + 1

danach 3³⁰ Min. Reizg., 45°, + 1, später + 0.

Vers. 86. VII. 1910. 21°. 2¹⁵ Min. Reizung in 45°, 0, 7 9 Min. 1 Std. Pause,
+ 1 + 1

danach 2¹⁵ Min. Reizg. in 46°, + 0, später + 0.

II. *Geranium pyrenaicum*. Alle Staubgefäße gesenkt.

- Vers. 87. 24. VI. 1909. 22°. 5 Min. Reizung, 45°, 4. 4 Std. Pause,
danach 5 Min. Reizg., 44°, + 1.
- Vers. 88. 24. VI. 1909. 22°. 8 Min. Reizung, 42—44°, 5. 1²⁰ Std. Pause,
danach 8 Min. Reizg., 43—44°, + 1.
- Vers. 89. 24. VI. 1909. 22°. 7 Min. Reizung, 42—43°, 4. 30 Min. Pause,
dann 5 Min. Reizg., 42°, + 0. 1³⁰ Std. Pause,
dann 6 Min. Reizg., 42°, + 3.

In diesen Versuchen ist jedesmal angegeben, wie viele Blüten sich nach jeder Reizung entblättern. Die Minuten sind vom Beginne der Reizung, die Pausen vom Ende der ersten und bis zum Beginne der zweiten Reizung gerechnet.

Auch bei älteren Blüten erhielt ich stets dasselbe Resultat:

Eine dauernde Nachwirkung der Erwärmung von etwas kürzerer als Präsentationszeitdauer läßt sich nicht nachweisen. Das besagt aber: Der auf die Ablösung der Petalen hinwirkende Reizeffekt muß nach einiger Zeit wieder ausklingen. Es kann nicht so sein, daß durch die Erwärmung von kürzerer als Präsentationszeitdauer ein nicht rückgängig zu machender, auf die Entblätterung hinwirkender Vorgang, etwa die Lockerung der Blütenblätter, beginnt, aber nicht zu Ende geführt wird; sonst müßte ja eine zweite Reizung auch nach Einschiebung einer langen Pause schon nach viel kürzerer Dauer und nach kürzerer Zeit Erfolg haben, als die erste.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes lassen sich dahin zusammenfassen:

1. Die Entblätterungsreaktion ist ein Lebensvorgang. Denn sie wird gehemmt:

- a) durch die Wärmestarre,
- b) durch die Starre infolge von Sauerstoffmangel.

2. Beide Starrezustände lassen sich rückgängig machen.

3. Die vorzeitige Entblätterung ist aber auch ein Reizvorgang. Denn es gibt eine Präsentationszeit, eine Summation unterschwelliger Reize, ein Abklingen der Erregung und alles, so auch das Vorkommen einer „Reizleitung“ bei Verwundung der Narbe, spricht dafür, daß die wirksamen Anlässe nur auslösend wirken.

Abschnitt VIII.

Die Mechanik der vorzeitigen schnellen Entblätterung.

A. Anatomische Befunde.

Die Abgliederungsstelle der Petalen befindet sich bei allen untersuchten Formen (*Geranium pyrenaicum*, *G. pratense*, *Verbascum*

thapsiforme, *Erodium Manescavi*, *E. ciconium*, *Pelargonium zonale*, *Helianthemum vulgare*, *Linum alpinum* und *Borago officinalis*) an der äußersten Basis der Kronblätter. Sie bietet häufig einige merkwürdige Besonderheiten, die sie zu einem sehr tauglichen „Reaktionsgewebe“ machen. Zunächst einmal liegt sie meist (Ausnahme z. B. *Pelargonium*) in einer äußerst schmalen, isthmusartigen Verjüngung des Kronblatt- oder des Kronengrundes, diese Verjüngung quer durchsetzend. Letztere ist oft (*Geranium pyrenaicum*, *G. palustre*, *Erodium Manescavi* u. a., *Linum* sp., *Borago*) rechtwinklig, beinahe knieförmig zur Petalfläche abgebogen, so daß die Abgliederungsebene ihr fast parallel werden kann (Fig. 3).



Fig. 3.

Basis eines abgestoß.
Kronblattes v. *Erodium*
botrys. Etwas vergr.

Zweitens ist der Bau der Abgliederungszone häufig eigentümlich. Sie besteht nämlich meist aus ganz ungewöhnlich kleinzelligem Gewebe: Die Zellen, auch die der Endodermis, sind mehr oder weniger isodiametrisch, rundlich, ziemlich plasmareich. Nur die Gefäßbündelscheiden werden von langgestreckten Zellen gebildet. Dieses übrigens mehr oder weniger interzellularenreiche, wenigsschichtige Gewebe geht noch in dem isthmusartigen Teile der Petalbasis in Gewebe über, das aus größeren, nicht mehr isodiametrischen Zellen besteht, bildet also keine scharf abgesetzte Zone. Bei *Borago* unterscheidet sich aber das Gewebe der Abgliederungsstelle fast gar nicht von dem sonstigen Kronparenchym.

Ist die Abgliederungsstelle meist auch schmal, so haften die Petalen gleichwohl vor einer Reizung recht fest an der Blütenachse: Es bedarf eines ziemlich großen Kraftaufwandes, sie loszureißen. Zieht man an den Petalplatten, so reißt häufig das Gewebe hier und nicht an der Petalbasis. Die Zerreißungsfestigkeit ist sonach in der Petalfläche, z. B. bei *Geranium*, fast größer als in jener.

Das Trennungsgewebe ist auch schon in ganz jugendlichen Blüten vorhanden. Offenbar wird es direkt aus dem embryonalen Gewebe der Blütenanlage bei der allgemeinen Gewebedifferenzierung gebildet. Eine Trennungsschicht, die erst während der Anthese, etwa durch Zellteilungen, besonders ausgebildet wird, gibt es also nicht.

Richtet man nun sein Augenmerk auf die infolge Wärme-, CO₂-, Leuchtgas- oder Erschütterungsreizung abgefallenen Kronen oder Kronblätter, so findet man stets, daß sie an den Abgliederungsstellen von unverletzten, lebenden, rundlichen Zellen begrenzt werden. Und zwar ist die Trennungsfläche ganz uneben: hier und da springen einige Zellen oder Zellgruppen nach außen vor. Von den langgestreckten, nicht abgerundeten Zellen der Gefäßbündelscheiden ragen einige meist ziemlich weit aus ihr heraus. Nur die Gefäße der Bündel werden zerrissen. Nicht selten findet man an der Abgliederungsstelle auch Gruppen rundlicher Zellen, die sich von dem übrigen Trennungsgewebe mit Ausnahme ganz lockerer Verbindungen gelöst haben. Enthalten sie eine oder einige Epidermiszellen, so ist oft die Cuticula nebst den angrenzenden Schichten der Epidermisaußenwände an den Zellgrenzen zerrissen.

Dasselbe Aussehen wie an der Petalbasis gewährt die Trennungsfläche an der Blütenachse.

Unterschiede im Verhalten zwischen jungen und älteren, vorzeitig abfallenden Blütenblättern gibt es ebensowenig wie zwischen den vorzeitig und zwischen den nach Ablauf der Anthese autonom abfallenden Petalen: Die infolge von Reizungen vorzeitig fallenden Petalen bieten an der Abgliederungsstelle dasselbe anatomische Bild dar, wie es für die zu normaler Zeit fallenden so oftmals, von Mohl (1860, S. 276), Reiche (1885) und neuerdings wieder von Kubart (1906), beschrieben worden ist.

B. Versuche und Beobachtungen über die Art der Trennung.

Erfolgt die Trennung bei vorzeitigem Falle der Petalen nun auch durch Aktivität des Trennungsgewebes oder verhalten sich die Kronblätter im Gegensatz zu den nicht vorzeitig fallenden rein passiv, indem sie durch irgend welche Veränderungen in ihrer Umgebung von der Blütenachse einfach losgerissen werden? Diese Frage bedurfte noch besonders sorgfältiger Untersuchung. Hat doch letztere Annahme, wie schon erwähnt, Martelli (1895) für die Blüten von *Verbascum* ausgesprochen: eine durch die Erschütterung veranlaßte Reizbewegung des Kelches sollte es sein, die vorzeitig die Krone von der Blütenachse abquetscht. Irgend einen Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung hat er indessen nicht erbracht. Ich habe nun schon im Abschnitt IV darauf hingewiesen, daß häufig der Kelch bei *Verbascum* sich erst dann schließt, nachdem die Krone abgefallen ist. Füge ich dem noch

hinzu, daß bei *Erodium Manescavi*, bei *Helianthemum vulgare* und bei verschiedenen Geranien keine Schließbewegung des Kelches die Ablösung der Petalen begleitet, so dürfte schon hieraus ersichtlich sein, daß der Kelch nicht schuld an der Entblätterung sein kann. Gleichwohl habe ich mich mit diesen Beobachtungen nicht begnügt, sondern noch durch direkte Versuche mich von der Unrichtigkeit von Martellis Annahme überzeugt.

Bei *Verbascum thapsiforme* macht es keine Schwierigkeiten, den an der Basis fleischigen Kelch mit Starnadel und Pinzette abzupräparieren, solange die Knospen noch geschlossen sind. Die Sproßstücke stellte ich bis zum nächsten Nachmittag in feuchte Räume. Ein besonderer Schutz der Wundstelle durch Umwicklung mit nasser Watte erwies sich als unnötig. Unter den so zugerichteten, inzwischen in normaler Weise aufgeblühten Blüten gab es immer einige, die ihre Kronen autonom vorzeitig in dem feuchten Raume fallen ließen, hiermit schon anzeigend, daß nicht der Kelch dafür nötig ist. Der Rest wurde teils in einem Raum von 43—45° erwärmt, teils in CO₂-reiche Luft gebracht: fast ohne Ausnahme lösten sich nach $\frac{3}{4}$ —4 Min. die Kronen. Freilich fielen sie nicht immer ab, sondern blieben an der Blüte hängen, von der Basis des Fruchtknotens festgehalten. Auch kam es vor, daß die Krone sich nicht in ganzem Umfange, sondern nur streckenweise von der Blütenachse löste: die Trennung unterblieb nämlich dort, wo bei der Entfernung des Kelches das Gewebe an der Kronblattbasis ein wenig beschädigt worden war. Diese Versuche habe ich an ungefähr 30 Blüten mit Erwärmung, an gegen 20 Blüten im Kohlensäuregemisch gemacht. Auch bei *Geranium pyrenaicum* habe ich oftmals festgestellt, daß die Entfernung des Kelches die vorzeitige Entblätterung nicht hindert.

Der Kelch kann es also nicht sein, der die Kronen vorzeitig zu Falle bringt. Sind freilich zur Blütezeit in ihm Spannungen vorhanden, deren Ausgleich durch die offene Krone verhindert wird, wie bei *Verbascum*, *Veronica chamaedrys*, *Borago officinalis* u. a., so wirken die Bewegungen der Kelchzähne natürlich begünstigend auf das Abfallen der Kronen, nachdem sie sich von den Blütenachsen getrennt haben. Meine Versuche an *Verbascum* zeigen dies ja ganz deutlich.

Aber auch von anderen Teilen der Blüte könnten die Kronblätter passiv losgerissen werden. So denkt sich ja für die normale Entblätterung Reiche (1885) bald den schwellenden Fruchtknoten, bald das Nektarium wirksam. Bei *Geranium* sind die Petalen in Höhlungen eines fleischigen Nektariumgewebes eingeklemt. Dieses Gewebe quillt zwischen den Petalen zu fünf wulstförmigen Nektarien hervor. Eine Schwellung dieser Wülste könnte vielleicht die Petalen von ihrer Befestigungsstelle abquetschen. Auch bei vielen anderen Geranien und bei Erodien gibt es solche Nektarien. Bei *Erodium Manescavi* ist es aber häufig so dorsiventral aus-

gebildet, daß die Wülste zwischen einigen der Blütenblätter völlig oder fast völlig fehlen: und doch tritt sehr schnell auch hier vorzeitige Entblätterung ein¹⁾. Auch direkte Beweise dafür kann ich beibringen, daß das Nektarium nicht nötig ist: An Blüten von *Geranium pyrenaicum* ist es nach Entfernung der Kelche nicht schwierig, die Nektariumwülste zwischen den Petalen mit einer Starnadel herauszuschneiden oder herauszubrechen: die vorzeitige Entblätterung in Wärme oder CO₂ bleibt an diesen Blüten nicht aus!

Endlich könnte man bei manchen Blüten noch daran denken, daß die Blüten vielleicht durch eine plötzliche Schwellung des Fruchtknotens vorzeitig entblättert würden, spräche nicht dagegen schon die enorme Geschwindigkeit, mit der der Fall der Petalen eintritt. Einige Versuche mit *Geranium pyrenaicum* lehrten folgendes: Entfernung der Griffel, der apikalen Hälfte oder fast des ganzen Fruchtknotens verhindert die vorzeitige Entblätterung nicht, woraus zunächst ersichtlich, daß zur Auslösung dieses Vorganges weder die Griffel noch der Fruchtknoten nötig sind. Sticht man aber mit einer Starnadel das ganze Gynäceum aus der Blüte aus, so entblättert sie sich zumeist weder in der Wärme noch in CO₂. Daraus aber darf man auf die Aktivität der Fruchtknotenbasis nicht schließen. Die Entblätterung unterbleibt nämlich meist auch dann, wenn man, ohne das Gynäceum zu verletzen, mit der Starnadel in der Nähe der Befestigungsstellen der Petalen zwischen den oder unterhalb der Stamina in die Blütenachse sticht oder wenn man Einschnitte in die Anheftungsstellen der Kronblätter selbst macht. Offenbar also ist es der Wundreiz, der alsdann die Entblätterung verhindert. Ich habe diese Versuche oftmals mit immer gleichem Erfolg gemacht.

Sprechen diese Versuche nur indirekt gegen die Mitwirkung des Fruchtknotens bei der Entblätterung, so tut dies direkt die Beobachtung bei *Pelargonium*, daß zwei der Kronblätter ganz isoliert für sich ohne Kontakt mit dem Fruchtknoten oder einem Nektarium sich vorzeitig ablösen.

Die Aktivität der Kronblätter bei der vorzeitigen Entblätterung wird aber durch andere Beobachtungen, wie mir scheint, schlagend bewiesen. Nämlich erstens: würden die Petalen passiv losgerissen, so würde die Wirkung wohl keine andere sein wie dann, wenn man die Blütenblätter aus der Blüte gewaltsam herausreißt. Ver-

1) Bei *Helianthemum vulgare* fehlt ein solches Nektarium überhaupt.

gleicht man die Trennungsflächen solcher gewaltsam abgerissener Petalen mit freiwillig vorzeitig abgefallenen, so sieht man völlig verschiedene Bilder: bei jenen ist die Trennungsfläche von zerrissenen Zellen begrenzt, liegt sie meist auch der Blütenachse mehr genähert; bei diesen wird sie von abgerundeten, unverletzten Zellen gebildet. Diese Beobachtung habe ich bei verschieden alten Blüten von *Geranium pyrenaicum* und von anderen Arten oftmals gemacht. Und zweitens wird die Aktivität der Kronblätter noch sicherer dadurch erwiesen, daß die Zellen an der Trennungsfläche bei freiwillig abgefallenen Petalen sich gruppenweise oder einzeln gegeneinander wenigstens hier und da isoliert haben, was bei gewaltsam abgerissenen nicht der Fall ist.

Nach alledem scheint mir so viel sicher: Wo die Blütenblätter sehr schnell infolge verschiedener Reizanstöße vorzeitig abfallen, beruht die Abtrennung der Petalen auf einer Aktivität des Gewebes an ihrer Basis. Diese Aktivität veranlaßt, wie bei der Entblätterung der Blüten am Ende der Anthese, eine Trennung dieser lebenden Zellen voneinander.

C. Mechanik der Zellentrennung bei der vorzeitigen Entblätterung.

Nachdem es mir gelungen, die Blüten so außerordentlich schnell vorzeitig zu entblättern, fragt es sich, ob diese seltsamen Reizreaktionen es nicht gestatten, den Mechanismus der plötzlichen Zellenisolierung zu ermitteln. Leider aber ist es bei der außerordentlichen Kleinheit und bei der versteckten Lage dieser wirkamen Zellen recht schwer, dieser Frage durch Versuche beizukommen, solange nicht der Zufall ein besonders günstiges Versuchsobjekt kennen lehrt¹⁾. Vorläufig muß ich mich damit begnügen, durch einige Beobachtungen und Überlegungen die Fragestellung soweit wie möglich einzuengen. Bei allen Überlegungen über die Mechanik der Zellentrennung muß man jedenfalls die ganz außerordentlich große Geschwindigkeit der Trennung besonders ins Auge fassen. Fallen doch die Petalen nicht selten schon 25—60 Sek. nach Beginn der Reizung! Diese Zeit scheint mir zu kurz, um vom Zellinnern aus die Mittellamellen „zur Verquellung“ zu bringen. Gegen eine solche Verquellung spricht auch, glaube ich, die Rückregulierbarkeit des Reizvorganges und der Mangel einer dauernden

1) Vielleicht sind für Versuche die abgerissenen Kronblätter nicht ungeeignet.

Nachwirkung der Reizungen selbst bei einer der Präsentationszeit nahe kommenden Reizdauer. Es ist auch nicht recht ersichtlich, warum eine Trennung durch eine solche Verquellung nötig sein sollte, da ich doch gelegentlich, wie bereits erwähnt, an vorzeitig abgefallenen Petalen beobachtet habe, daß ganz dicht oberhalb und an der Abgliederungsstelle zwischen den teilweise oder ganz isolierten Epidermiszellen der Trennungszone die Cuticula und die Außenschichten der Epidermis glatt durchrissen werden, Schichten also, die viel dicker sind als die kaum sichtbar zu machenden Mittellamellen! Irgend etwas von Verquellung der Membranschichten habe ich zudem niemals gesehen; das gleiche versichert übrigens Kubart (1906, S. 1500) für nicht vorzeitig abgefallene Petalen.

Sonach spricht alles dafür, daß die Trennung allein auf erneutem Membranwachstume oder allein auf Turgeszenzänderungen der wirksamen Zellen oder auf beidem beruht. Unter allen Umständen kann, scheint mir, nur eine allgemeine plötzliche Volumzunahme innerhalb der Trennungszone alle Beobachtungen verständlich machen¹⁾: Ohne eine solche bleibt es unerklärlich, warum manchmal zwischen zwei Epidermiszellen der Trennungszone etwas oberhalb der Abgliederungsstelle die ziemlich dicke Epidermisaußenwand zerrissen wird. Was die Annahme eines plötzlichen Membranwachstums betrifft, so glaube ich ja, in meiner Rankenarbeit gezeigt zu haben, daß ein solches schon sehr kurze Zeit nach einer Reizung möglich ist. Freilich müßte es bei den Petalen ganz anders, gewissermaßen disharmonisch in den einzelnen Elementen, einsetzen, die in den Membranen bestehenden Spannungen verändern und wenigstens in der Epidermisaußenwand auf die innersten Membranschichten beschränkt bleiben, um die Zellen voneinander loszusprengen. Im übrigen könnte es lediglich in einer Entspannung der Zellmembranen ohne Einlagerung neuer Substanz bestehen. Mohl hat tatsächlich bei abgefallenen Blütenblättern von *Liriodendron* (1860, S. 276) eine Vergrößerung, ein Wachstum der Trennungszellen beobachtet, ebenso Löwi (1907) bei Blättern, die mittels des „Schlauchzellenmechanismus“ sich lostrennen. Wir

1) Die Schlafbewegungen der Blüten, die man z. B. bei Geranien und Erodien findet, haben keinen Einfluß auf die vorzeitige Entblätterung. Die Petalen fallen gleich schnell bei schlafenden und bei offenen Blüten, während der Öffnungs- und während der Schließbewegungen. Diese Bewegungen werden übrigens ausschließlich oder fast ausschließlich von den Geweben oberhalb der Trennungszone vermittelt.

wissen aber nicht, ob die so schnell vorzeitig fallenden Petalen nicht einem andern Mechanismus der Abtrennung folgen! Fast mehr für eine plötzliche Turgoränderung in den aktiven Zellen als für ein Membranwachstum sprechen nämlich die frappantesten Fälle vorzeitiger Entblätterung, wo die Petalen schon nach 25—50 Sek. fallen. Diese Turgoränderung könnte nach dem vorhin Gesagten nur eine plötzliche Turgorzunahme sein. Das hiermit verbundene Abrundungsstreben, das um so schneller und um so stärker sich geltend machen muß, je kleiner die Zellen sind, könnte die Mittellamellen zerreißen und die Epidermisaußenwände samt Cuticula sprengen. Zugunsten dieser Annahme könnte man die Tatsache anführen, daß Chloroform- und Ätherdämpfe, die bei ziemlich hohen Partiärpressungen, und zwar nur bei solchen, vorzeitige Entblätterung auslösen, nach Beobachtungen Pfeffers (1873, S. 64 ff.) u. a. Forscher turgorerhöhend wirken. Kommt aber lediglich Turgorzunahme ohne Membranwachstum bei der Isolierung der Zellen in Betracht, so kann es keine transitorische sein. Denn ich habe selbst bei stundenlangen Beobachtungen der isolierten Zellen mit dem Okularmikrometer nach der Entblätterung keine Spur einer Volumverminderung feststellen können.

Die Tatsache, daß nur turgesciente, aber nicht mehr welke Blüten sich vorzeitig entblättern, und daß feuchte Luft die Entblätterung begünstigt, kann selbstverständlich gar nichts zur Entscheidung der Frage beitragen, ob ausschließlich Membranwachstum oder nur Turgorschwellung oder beides die Petalen fallen macht.

Unter allen Umständen aber muß die Kleinheit der dabei wirksamen Zellen und die isthmusartige Verschmälerung der Petalbasen als sehr vorteilhaft erscheinen: je kleiner nämlich die Zellen, um so leichter und um so schneller wird eine auch nur geringe Volumänderung ihre Oberfläche wesentlich zu verändern trachten und hiermit eine Bedingung für die Isolierung der Zellen schaffen. So erscheint das Trennungsgewebe vom anatomisch-physiologischen Gesichtspunkte aus als ein zweckmäßig gebautes „Reaktions“-gewebe zur Vermittelung eines rapid schnellen, vorzeitigen Falles der Kronblätter.

Abschnitt IX. Diskussion der Tatsachen.

Wer Pflanzen sammelt, wird schon manchmal beobachtet haben, daß diese oder jene Art in der Botanisiertrommel schnell die

Kronen der Blüten fallen läßt. Diese ärgerliche Erscheinung dürfte nun ebenso wie die Beobachtung, daß auch in der freien Natur manchmal Blüten sich vorzeitig entblättern, eine einfache Erklärung finden. Hat es sich doch durch meine Untersuchungen gezeigt, wie außerordentlich leicht man durch recht verschiedene Mittel bei vielen höheren Pflanzen in sehr kurzer Zeit die Blütenblätter oder die verwachsenen Kronen vorzeitig zu Fall bringen kann: Chemische Einflüsse, wie Kohlensäure, Tabaksrauch, Leuchtgas, Chloroform, Äther u. a., Erwärmung, Erschütterung der Blüten haben sich als sehr wirksam erwiesen und zwar nicht etwa bloß bei einer geringen Anzahl nahe verwandter Formen, sondern bei einer großen Reihe beliebig herausgegriffener Gattungen aus verschiedenen Familien der Choripetalen- und der Sympetalenreihe. Nicht um eine passive Loslösung, um ein passives Abfallen der Kronen handelt es sich dabei, sondern um eine aktive Abtrennung, um eine Abstoßung eines völlig lebensfrischen, noch nicht völlig ausgewachsenen Organes, also um den Erfolg einer Lebenstätigkeit. Denn der Vorgang wird durch Wärmestarre, durch Starre infolge von Sauerstoffmangel, und, wie ich im Abschnitt VIII gelegentlich erwähnt habe, auch durch Wundreiz aufgehoben, solange die Starre nicht dem normalen Zustande wieder Platz gemacht hat.

Dieser Lebensvorgang hat so viele Eigenschaften mit den typischen Reizvorgängen gemein: die Nachwirkung des Anlasses, die Summationsfähigkeit unterschwelliger Reize, das Abklingen des Erregungszustandes, die Leitung von der Narbe zu den Petalen, daß man ihn direkt als Reizvorgang bezeichnen muß. In der Tat lassen sich die Beziehungen zwischen den Anlässen und der Entblätterungsreaktion kaum anders denn als auslösend vorstellen!

Ja diese neu entdeckten Reizvorgänge gehören überhaupt zu den auffälligsten, schnellsten und weitest verbreiteten, die es bei festgewachsenen Pflanzen gibt. Nur die seimonastischen Bewegungen der Blätter von *Mimosa* und *Dionaea*, von vielen Staubgefäßen und Griffeln sind ihnen in den beiden ersten Eigenschaften überlegen und kommen ihnen in der dritten vielleicht gleich. Aber schon den haptotropischen Bewegungen der Ranken laufen sie den Rang ab. So muß es fast wundernehmen, daß sie bisher verborgen geblieben sind. Die vereinzelt, in der Literatur erwähnten Fälle vorzeitiger Entblätterung von Blüten (nämlich *Geranium pusillum* durch A. Schulz, die plötzliche Reaktion bei *Verbascum* nach mehreren Autoren, bei *Cistus salviaefolius* nach Devaux) haben ja entweder keine oder eine andere und zwar falsche Deutung gefunden.

Diese Reizvorgänge bilden unter den übrigen Reizerscheinungen eine Sondergruppe, ebenso wie die nastischen oder tropistischen Bewegungen oder wie die Morphosen usw. Denn es handelt sich bei ihren Erfolgen um einen Vorgang eigener Art, der namentlich entwicklungsphysiologisch bedeutsam ist, nämlich um die plötzliche oder doch wenigstens sehr schnelle Abstoßung eines lebensfrischen Organes, eines Organes, das seine Entwicklung noch nicht abgeschlossen zu haben braucht und das ohne den äußeren Eingriff noch stunden- oder gar tagelang unter fortdauernder Vergrößerung am Organismus sich erhalten hätte. In der Tat muß man korrekterweise nicht von vorzeitigem Abfallen, sondern vom Abwerfen, Abstoßen der Krone sprechen. Denn die Entblätterungsreaktion wird in einer schon bei der allgemeinen Gewebedifferenzierung der Krone ausgebildeten Zone kleiner, isodiametrischer Zellen an der Grenze zwischen Krone und Blütenachse dadurch hervorgerufen, daß die lebenden Einzelelemente durch plötzliche und schnelle, dauernde Volumzunahme, sei es nun infolge von disharmonischem Membranwachstume oder von Membranentspannung, sei es durch Turgorzunahme unter Abrundung sich voneinander trennen. Zweckmäßig könnte es also, auch in Anbetracht der weiten Verbreitung dieser Reizreaktionen, ihrer Auffälligkeit und leichten Auslösbarkeit erscheinen, ebenso wie z. B. für die nastischen und tropistischen Krümmungen, einen besonderen Terminus für sie zu prägen. Man könnte z. B. diese Abstoßung ganzer lebender Organe, die durch Trennung lebender Zellen infolge eines Reizvorganges bewirkt wird, als Chorismus (von *χωρίζειν* trennen) bezeichnen und zwar als Nutations-Chorismus, falls er durch Membranwachstum, als Variations-Chorismus, falls er durch Turgoränderung der sich trennenden Zellen bewirkt werden sollte¹⁾.

1) Aus der entwicklungsphysiologischen Literatur ersehe ich, daß Roux (1896, S. 406) den Ausdruck „Cytochorismus“ für das Tier geprägt hat. Er bezeichnet damit Trennung von Furchungs- und anderen Zellen innerhalb des intakt bleibenden Organismus, ohne Rücksichtnahme auf die Mechanik der Trennung und ohne daß die Trennung gerade durch einen Lebensvorgang vermittelt zu werden brauchte. Es wäre vielleicht praktisch, ganz allgemein als Chorismus einen solchen Reizvorgang, sei er nun durch Außen- oder Innenreize vermittelt, zu bezeichnen, durch welchen lebende Zellen infolge der Aktivität eben dieser Zellen voneinander isoliert werden. Hat dieser Reizvorgang die Loslösung ganzer lebender Organe vom Organismus zur Folge, so könnte man von Chorismus schlechthin reden, also von Chorismus der Petalen, Griffel, Blätter usw. Bleibt der Organismus aber intakt und trennen sich bloß lebende Zellen in dieser Weise in ihm oder zerfällt der Organismus in seine Einzelzellen, so könnte man den Terminus Cyto-

Welche Beziehungen bestehen nun aber zwischen den von mir aufgefundenen, recht verschiedenartigen Anlässen und der Entblätterungsreaktion? Daß diese Anlässe nicht einfach den Ablauf des gesamten Blühvorganges beschleunigen und hierdurch nur ganz indirekt die Entblätterung veranlassen, sieht man schon daraus, daß es allein die Kronblätter sind, die in nicht ausgewachsenem oder ausgewachsenem Zustande durch die wirksamen Außenfaktoren beeinflusst werden, während die übrigen Blütenteile nach der transitorischen Reizung ohne Störung sich in normaler Weise weiterentwickeln. Der Vorgang ist also hier ein ganz anderer, wie bei den Orchideenblüten, wo, wie ich früher zeigte, durch Verwundung der Narbe oder durch Bestäubung mit abgetötetem Pollen der gesamte Blühvorgang in allen seinen Teilen sich so umschaltet, daß die Weiterentwicklung abgebrochen wird und die Welk- und Absterbevorgänge der ganzen Blüte einsetzen. Von einer solchen Beeinflussung der gesamten Anthese ist auch in jugendlichen Blüten bei der Auslösung der Entblätterung keine Rede¹⁾. Dadurch unterscheidet sich der Chorismus der Petalen ganz wesentlich von den Vorgängen bei den Orchideenblüten, auch wenn man von der Verschiedenheit der Reaktionsmechanismen völlig absieht. Alles spricht dafür, daß die Entblätterung ein direkter Reizerfolg der wirksamen Anlässe nicht in der Gesamtblüte, sondern allein in den Petalen ist. Und zwar ein Reizerfolg ganz ähnlich direkt bewirkt wie die nastischen Schließbewegungen der Blütenblätter infolge von Wärme- und Lichtschwankungen, die ja nicht die Folge einer auf das Abblühen hinzielenden Umschaltung des ganzen Blühvorganges sind und deshalb auch nicht von dem Abblühen der Blüten begleitet zu werden brauchen. Gerade so wie für die Auslösung dieser „Schlaf“-bewegungen die übrigen Blütenteile außer den Petalen ganz unnötig sind, so ist auch die Anwesenheit solcher Teile keine Vorbedingung für das Zustandekommen der Entblätterung: Bei *Ge-*

chorismus anwenden. Ist dagegen kein Reizvorgang autonomer oder aitiogener Art bei der Trennung eines Organes vom Organismus oder bei der Trennung von Zellen oder kein solcher, bei dem die sich trennenden Zellen selbst aktiv sind, beteiligt, so sollte man auch nicht von Chorismus reden. Der Terminus Autotomie für die Selbstverstümmelung von Tieren bleibt wohl am besten für diesen Vorgang reserviert. Die Mechanik dieses Vorganges ist wohl stets von dem des Chorismus verschieden.

1) Dies gilt wenigstens für Erschütterung, transitorische Erwärmung und transitorische Behandlung mit CO₂ und Leuchtgas. Davon habe ich mich auch für letzteres durch besondere Versuche überzeugt.

ranium habe ich oftmals feststellen können, daß die Petalen auch in zerschnittenen Blüten noch reagierten, aus denen ich die Griffel, den größten Teil des Fruchtknotens, die Kelchblätter und die Staubgefäße herausgeschnitten hatte, ja daß die Entblätterung auch dann nicht ausbleibt, wenn man die Petalen dicht oberhalb ihrer Befestigungsstelle abschneidet. Ein Vergleich der Entblätterungsreaktion mit dem induzierten Abwelken der Orchideenblüten wäre, scheint mir, nur statthaft, wenn es gelänge, in letzteren ausschließlich die Petalen ohne Beeinflussung der Weiterentwicklung des Gynostemiums und der Gesamtdauer der Blüten durch irgend welche Anlässe welken zu machen. Für meine Auffassung spricht ferner die große Geschwindigkeit, mit der die Entblätterung auf die Reizung folgt: So habe ich ja als kürzeste Reaktionszeiten in CO_2 für *Verbascum thapsiforme* 30 Sek., für *Linum perenne* und *usitatissimum*, *Erodium ciconium*, *Borago officinalis* und *Verbascum Lychnitis* 1—2 Min., bei Erwärmung für *Linum*-, *Verbascum*-Arten, *Veronica chamaedrys* und *Borago* 25—60 Sek., nach Erschütterung bei *Verbascum* 45 Sek. bis 2 Min. gefunden.

Läßt man also meine Auffassung als berechtigt gelten, daß die Entblätterung eine ebenso direkt durch die wirksamen Faktoren ausgelöste Reizreaktion in den Blütenblättern ist wie die Photo- und die Thermonastie, so läßt sich unter Verwendung des Terminus Chorismus sagen: es gibt bei vielen Blüten einen Chemochorismus durch Kohlensäure und Leuchtgas, einen Thermochoorismus und einen Seismochoorismus. Ob die Entblätterung durch Tabaksrauch, Chloroform und Äther direkt dem Chemochorismus durch CO_2 an die Seite gesetzt werden kann und ebenso, ob es berechtigt ist, den Chorismus, der durch die Bestäubung und ihre Folgen ausgelöst wird, direkt den genannten Chorismen, im besonderen dem Chemochorismus, anzugliedern, läßt sich noch nicht klar übersehen. Dasselbe gilt für die Entblätterung der Blüten, die auf eine Verwundung der Griffel bei *Erodium Manescavi* folgt: es bleibt fraglich, ob man hier von einer Art Traumatochorismus durch Vermittelung einer Reizleitung reden darf. In allen diesen Fällen nämlich kann man zurzeit nicht sicher entscheiden, ob der vorzeitige Fall der Petalen nicht die Folge einer allgemeinen Umstimmung der Blüte, so wie bei den Orchideen, ist. Ein Traumatochorismus durch Verwundung der Petalen, des Blütenbodens, der Staubgefäße, der Kronenbasen ist mir bei keiner der untersuchten Arten vorgekommen. Ebensowenig habe ich trotz mannig-

facher Versuche einen Photochorismus, etwa durch plötzliche Belichtung oder durch plötzliche Verdunkelung beobachtet. Vielleicht gelingt es, ihn noch bei geeigneten Formen zu entdecken. Auch ein Hydrochorismus ist mir nicht begegnet, wenn auch Feuchtigkeit die Chorismen begünstigt, wie schon Wiesner (1902, S. 87) und Kubart (1906, S. 1501) bei nicht vorzeitig sich entblätternden Blüten gefunden haben. Ob Abkühlung wirksam ist, habe ich bisher ebensowenig untersucht wie die interessante Frage, ob ein Chemochorismus auch durch Substanzen ausgelöst wird, die in Wasser gelöst sind. Vielleicht also glückt es weiterhin, noch eine ganze Menge aitionomer Chorismen zu ermitteln.

Den durch Außenreize induzierten Chemo-, Thermo-, Seismo- und Traumatochorismen muß man ferner noch anschließen den Autochorismus, teils in vorzeitigem, teils in normalzeitigem Falle der Kronen sich äußernd, für den Innenreize verantwortlich zu machen sind.

Da es recht verschiedene äußere Anlässe sind, die die vorzeitige Entblätterung der Blüten auslösen, so wird man weiter zu untersuchen haben, ob es Eigenschaften gibt, die allen gemeinsam sind, Eigenschaften, die etwa für die Auslösung maßgebend sein könnten. Es liegt ja der Gedanke nahe, daß alle Anlässe durch eine Schädigung der Blüten wirken, oder besser gesagt nicht der Blüten, sondern der Petalen. Zunächst ist aber darauf hinzuweisen, daß mit dem bewertenden Begriffe „Schädigung“ in der Physiologie ebensowenig eine kausale Einsicht angebahnt werden kann wie mit dem Begriffe „pathologisch“. Zweitens aber löst nicht jede, bei genügend langer Dauer selbst tödlich verlaufende „Schädigung“ der Blüten den Chorismus der Petalen aus: die Blüten entblättern sich z. B. nicht in Ammoniakdämpfen. Ich habe solche Versuche mit mannigfachen Variationen, aber stets mit negativem Erfolge gemacht. Auch ist es wenig glaubhaft, daß eine Erwärmung auf 34—35° während weniger oder gar nur einer Minute (S. 220), eine kurzdauernde Übertragung in 5 % CO₂ oder gar eine nicht sehr heftige Erschütterung einer Infloreszenz die Blüten schon namhaft zu „schädigen“ vermöchte oder daß die unbestäubten Blüten endlich durch eine Selbstschädigung autonom sich entblättern. Man wird sich also darauf beschränken müssen, zu sagen, die Anlässe lösen ebenso wie bei anderen Reizreaktionen die Entblätterung durch irgendwelche Veränderungen im lebenden Systeme aus, und zu untersuchen, ob diese Veränderungen für alle Anlässe gleich

oder verschieden sind. Ein Urteil wird durch einen Vergleich ihrer Wirkungsweise in gewissem Grade möglich sein. Übereinstimmung herrscht zwar bei sämtlichen Formen insofern, als stets junge Blüten, welche Anlässe auch wirksam sind, ihre Kronen langsamer als alte vorzeitig fallen lassen. Diese Eigentümlichkeit beruht aber offenbar nur auf Verschiedenheiten in dem Reaktionsvermögen. Sonst aber findet man viele Unterschiede in der Reaktionsbefähigung und dem Reaktionsablaufe, wenn man die Wirkungen der einzelnen Anlässe miteinander vergleicht. So schon bei Leuchtgas und Kohlensäure! In Leuchtgas fallen auch die Petalen der jüngsten Blüten, z. B. bei *Geranium pratense*, *molle*, *pusillum* und *Robertianum*, während in Kohlensäure *G. molle* und *pusillum* die Petalen selbst der ältesten Blüten so gut wie gar nicht, *G. Robertianum* und *pratense* nur die der ältesten Blüten fallen lassen. Im Gegensatze zu CO_2 ist aber Leuchtgas nach meinen Beobachtungen, wenigstens in gleich geringen Mengen, wie sie bei *Geranium*-Blüten verwendet wurden, ohne deutlichen Einfluß auf die Blüten von *Verbascum thapsiforme* und *V. Lychnitis* sowie auf *Linum perenne*, *usitatissimum* und *alpinum*. Kohlensäure wirkt bedeutend schneller als Leuchtgas; zur Auslösung sind aber große Partiärdrucke nötig, während Leuchtgas schon in minutiösen Spuren verhängnisvoll ist. Endlich gibt es selbst an große Mengen CO_2 eine auffallend schnelle „Gewöhnung“ (sie spricht auch gegen die „Schädigungs“-Hypothese!), nicht dagegen an sehr kleine Quantitäten Leuchtgas. Die sehr viel größeren Reaktionszeiten bei Einwirkung von Leuchtgas können natürlich nicht auf den Mangel des Reaktionsvermögens in den Petalen zurückgeführt werden: in CO_2 oder bei Erwärmung entblätterten sich ja gleich alte, ja noch jüngere Blüten stets schon nach einigen Minuten!

Dem Leuchtgas scheint der Tabaksrauch im wesentlichen zu entsprechen.

Ähnliche Verschiedenheiten wie zwischen Leuchtgas und Kohlensäure gibt es auch zwischen jedem von ihnen und Wärme, wenn auch in der Wirkung zwischen Kohlensäure und Wärme viele Übereinstimmung besteht. Doch reagiert z. B. *Geranium molle* bei Erwärmung, nicht aber in Kohlensäure. Das gleiche gilt für *G. pusillum*. Ferner gegen Erschütterung empfindlich ist *Verbascum*, aber nicht oder kaum die in CO_2 und in Wärme hervorragend reagierenden Blüten von *Linum*, *Erodium*, *Geranium* und *Borago*. Nach Bestäubung reagiert sehr schnell *Erodium Manescavi*, sehr

langsam der in Wärme viel reaktionstüchtigere *Borago*, gar nicht *Linum* und *Verbascum*. Alle diese Verschiedenheiten lassen sich wohl nur so verstehen, daß jeder Einfluß seine besondere Wirkungsart hat und daß es eine spezifisch verschiedene Empfindlichkeit gegen Kohlensäure, gegen Leuchtgas, gegen Erschütterung, Wärme usw. gibt, wenn auch die verschiedenen Anlässe sämtlich durch chemische Veränderungen in dem lebenden Systeme wirken dürften. Daß solche z. B. in den Petalen schon nach kürzester Dauer der Reizung, nämlich zum mindesten schon nach 1—2 Sek., tatsächlich vorkommen, werde ich später bei anderer Gelegenheit beweisen.

Da möglicherweise die Trennung der aktiv wirksamen Zellen allein durch Zunahme des Turgors bedingt wird, so könnte man daran denken, daß vielleicht irgendwelche im Zellsafte vorhandenen Körper durch die Anlässe einfach gespalten werden. So einfach ist der Vorgang aber sicher nicht. Das geht schon aus den Starren hervor.

Zu ermitteln bleibt ferner, worin eigentlich der Reizanlaß besteht: im Übergange in die neue Konstellation oder aber in der dauernden Einwirkung der Anlässe. Bei CO_2 scheint das erstere der Fall, wie die schnelle Gewöhnung zeigt. Leuchtgas und Tabaksrauch wirken dagegen vielleicht unabhängig vom Übergange. Besonders schwierig ist die Entscheidung für die Wärme. Daß schon kurze Erwärmung genügt, zeigen die Versuche mit intermittierender Reizung. Andere Versuche sind nicht entscheidend ausgefallen. Nämlich Blüten, die einige Zeit im Wärmekasten bei 35° gestanden hatten, entblätterten sich bei $43\text{--}45^\circ$ ganz ebenso schnell wie die aus $16\text{--}20^\circ$. Und Blüten, die ganz allmählich im Thermostaten von 20° aus bis auf 44° erwärmt wurden während 20—40 Min., ließen ihre Petalen wenigstens zum Teil noch fallen. Bei den übrigen könnte schon Wärmestarre eingetreten sein.

Sehr interessant ist die Zunahme der „Empfindlichkeit“, die man mit dem Altern der Blüten gegenüber verschiedenen Reizanlässen beobachten kann: so z. B. gegenüber Kohlensäure und gegenüber Wärme. Wie weit es sich um eine wirkliche „Empfindlichkeits“-Steigerung, wie weit nur um eine Interferenzerscheinung zwischen Abnahme der Reaktionszeit und eintretender Gewöhnung handelt, muß weiteren Überlegungen und Versuchen zu entscheiden überlassen bleiben.

Bei meinen Versuchen hat sich eine in wenigen Stunden sichtbare, höchst auffällige Wirkung der Laboratoriumsluft durch mi-

nutiöse Leuchtgasmenngen gezeigt, die als neu zu den bisher bekannten, wie Hemmung des Wachstums, Beeinflussung der geotropischen und phototropischen Sensibilität und der Anthocyanbildung, den nastischen Bewegungen bei den Blättern von *Callisia* (Wächter 1905), endlich Welken der Blütenknospen und der Blüten bei der Nelke (Crocker und Knight Lee 1908) hinzukommt. Da Wächter Blattbewegungen bei *Callisia* auch durch Tabaksrauch wie ich Entblätterung bei Blüten erzielt hat und da selbst Atmungsluft infolge des Gehaltes an CO_2 wenigstens bei älteren Blüten wirksam ist. so sieht man, welche große Vorsicht künftighin bei physiologischen Versuchen nicht bloß bezüglich Leuchtgas nötig ist. Welche Bestandteile des Leuchtgases auf die Blüten wirken, habe ich nicht untersucht. Der Gehalt an CO_2 kommt jedenfalls nicht in Betracht.

Von besonderem Interesse erscheint mir endlich die Tatsache, daß einige Einflüsse durch Vermittelung der Griffel auf die Petalen auslösend einwirken: so namentlich die Verwundung der Griffel bei *Erodium Manescavi* und vielleicht auch der Pollen bei dieser Art und bei *Geranium pyrenaicum*. Durch diese Beobachtung bei *Erodium*, die freilich durch weitere Versuche noch zu vertiefen ist, ist etwas Ähnliches über die Bedeutung der Narbe bei den Dikotylen ermittelt wie früher von mir für die Orchideen, doch ist jene Beobachtung insofern noch interessanter, weil *Erodium* einen oberständigen Fruchtknoten hat. Es muß also der durch die Verwundung der Griffel veranlaßte Eingriff irgendwie durch den Fruchtknoten hindurch bis zu den Basen der Petalen geleitet werden¹⁾. Die Petalen selbst scheinen nicht gegen Verwundung empfindlich.

1) Kerner gibt in seinem Pflanzenleben (II, 1891, S. 286) an, eine Blüte von *Linum grandiflorum* habe sich bestäubt noch 35 Stunden, eine andere unbestäubt 80 Stunden gehalten, bei *Anagallis Philippi* sei die Krone einer bestäubten Blüte nach 4 Tagen, einer unbestäubten nach 6 Tagen abgefallen. Er zieht aus diesen Beobachtungen folgenden Schluß: „Man kann sich diese Erscheinung nur durch die Annahme erklären, daß die Veränderungen, welche durch die sich entwickelnden Pollenzellen in dem Gewebe der Narben hervorgerufen werden, sich von diesem ihrem ersten Angriffspunkte auf immer weitere Kreise erstrecken, daß von denselben schließlich auch die Blumenblätter betroffen werden, und daß durch die chemischen Umsetzungen und molekularen Umlagerungen, welche sich von dem Narbengewebe und von dem Fruchtknoten bis zur Blumenkrone fortgepflanzt haben, eine plötzliche Trennung des Zusammenhanges der Blumenblätter mit dem Blütenboden und eine ebenso plötzliche Veränderung im Turgor der Blumenblätter veranlaßt wird“. Daß die Beobachtungen Kerners solche Folgerungen in keiner Weise rechtfertigen, liegt auf der Hand.

Die biologische Bedeutung der vorzeitigen, so schnellen Entblätterung vieler Blüten durch die verschiedenartigsten Einflüsse ist mir nicht klar geworden. Ich möchte es beinahe bezweifeln, daß es überhaupt eine solche gibt. Ein Vorteil könnte den Formen wohl nur dadurch eventuell erwachsen, daß die Blüten sich bald nach der Bestäubung entblättern. Aber gerade dies ist merkwürdigerweise bei vielen, sonst äußerst reaktionstüchtigen Blüten, wie *Linum perenne*, *usitatissimum* und *Verbascum*, nicht der Fall. Vielleicht also sind die autonomen Chorismen der Petalen ebenso zu bewerten wie viele andere Reizvorgänge, deren Bedeutung man biologisch nicht begreifen kann! Denkbar wäre es, daß die Petalen auf CO₂, Erwärmung, Erschütterung usw. vorzeitig einfach deshalb reagieren, weil eine in dem Chorismus sich äußernde Reaktionsbefähigung, die nach Ablauf der Blütendauer autonom in Anspruch genommen wird, um die Petalen abzustößen, schon frühzeitig vor oder bei Beginn der Anthese sich ausbildet. Von großem Interesse wäre also die Frage, ob nicht bei allen Arten, bei denen die Petalen lebensfrisch abfallen, wenigstens am Ende der Anthese, kurz vor der autonomen Entblätterung, eine Empfindlichkeit der Petalen gegen verschiedene Außenreize besteht. Eingehendere Erfahrungen darüber fehlen mir zwar, doch sprechen manche Beobachtungen gegen diese Annahme.

Sieht man also auch die biologische Bedeutung der Chorismen nicht ein, so versteht man durch meine Untersuchungen doch, wie es kommt, daß an schönen, sonnigen Sommertagen die besonnten *Linum*-, *Erodium*-, *Helianthemum*-Stöcke u. a. so früh am Morgen ihre „Blüten“ verlieren. Eine Erwärmung der Petalen auf 35° wird bei lebhaft gefärbten Kronblättern leicht möglich sein. So entsteht die Frage, ob große Empfindlichkeit von Blüten gegen Erwärmung (oder auch CO₂) nicht vielleicht Einfluß auf die Lebensweise mancher Pflanzen gewonnen hat, indem sie diese von solchen Standorten fernhält oder verdrängt, auf denen infolge des Thermo-chorismus und des dadurch bedingten Fortfalles eines wichtigen Anlockungsmittels die Blüten unbefruchtet bleiben.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß die von mir aufgefundenen aitiogenen Chorismen vielleicht einiges neue Licht auf andere Abstoßungsvorgänge bei Pflanzen zu werfen geeignet sind. Solche sind ja sehr weit verbreitet: Blätter, Zweige, Internodien, Früchte, männliche und unbefruchtete Zwitterblüten, Winterknospen, Brutknospen, Staubgefäße, Griffel u. a. Organe

lösen sich im normalen Entwicklungsverlaufe vom Organismus los und zwar meist auch so, daß lebende Zellen innerhalb einer Trennungszone sich voneinander trennen: Zwar wird bei Blättern und Internodien häufig erst kurze Zeit vor der Trennung durch Zellteilungen eine besondere Trennungsschicht differenziert; Regel ist dies indessen durchaus nicht (Mohl 1860, S. 276, Tison 1900, S. 264, Kubart 1908), nicht einmal, scheint's, für Laubblätter (siehe auch von Bretfeld 1879/81). Gewiß wird man berechtigt sein, viele dieser Vorgänge als eigentliche Chorismen zu bezeichnen. Übereinstimmung herrscht zwischen ihnen und der Abstoßung der Petalen auch darin, daß sie sich vielfach vorzeitig oder überhaupt erst durch äußere und zwar, scheint's, recht verschiedenartige Eingriffe hervorrufen lassen. Man denke nur an die vielen Anlässe des vorzeitigen Falles selbst noch nicht völlig ausgewachsener Blätter, die namentlich Wiesner in einer Reihe von Arbeiten uns kennen gelehrt hat: bald soll Trockenheit, bald feuchte Luft, bald Hitze, bald Kälte die maßgebende Bedingung sein. Die Entblätterung kann schon nach wenigen Tagen, z. B. bei *Gymnocladus* im feuchten Raume schon nach 48 Stunden (Mohl 1860, S. 273), erfolgen. Auch andere Organe werden offenbar durch recht verschiedene Umstände zur Lostrennung veranlaßt: Internodien von *Ephedra graeca* und *Viscum album* lösten sich im dampfgesättigten Raume voneinander (Molisch 1886, S. 149), die von *Crassula* in verhältnismäßig trockener Zimmerluft (S. 151), bei *Goldfussia* im feuchten Dunkelraume (S. 163) und in 2½ % Oxalsäurelösung (Wiesner 1905, S. 56), bei *Begonia ascotiensis* (Molisch 1886, S. 166) in Dunkelheit. *Abutilon* wirft die Blütenknospen nach Eintopfung (Molisch S. 158), *Begonia tuberosa* Blüten und Blütenknospen in warmen, geheizten Zimmern (Molisch S. 158). *Azolla* stößt alte Wurzeln verhältnismäßig leicht ab durch sehr verschiedenartige Einflüsse (Pfeffer 1886), *Ligustrum* die reifen Beeren im Dunkeln (Molisch 1886, S. 166). Ja selbst Kohlensäure und Leuchtgas scheinen so zu wirken: Brown und Escombe (1902, S. 406 ff.) fanden, daß *Nicotiana*, *Cucurbita* und *Fuchsia* Blütenknospen, *Impatiens platypetala* die Blätter und die Internodien schon in Luft mit 0,114 % CO₂ abstießen. Demoussy (1903) freilich schreibt diese Wirkungen Verunreinigungen der Kohlensäure zu, da er bei Verwendung gereinigter CO₂ solche Erfolge selbst bei viel höheren Konzentrationen nicht erzielte. Furlani (1906) fand den Blattfall sowohl durch Entzug der CO₂ wie bei

1,5—4 % CO_2 beschleunigt. Brizi (zit. nach Sorauer 1909, S. 738) erzielte durch Acetylen Entblätterung bei *Evonymus japonicus*, Lorbeer und Weinstock, Shonnard (1903, zit. nach Crocker u. Knight 1908) durch Leuchtgas bei der Zitrone. Ich selbst habe bei *Mimosa pudica*, bei der sich, wie ich bei früheren Untersuchungen beobachtet hatte, leicht vorzeitige Abstoßung der Fiederblättchen hervorrufen läßt, in Leuchtgasatmosphäre schon nach 2—3 Tagen die Fiederblättchen, die Fiederstrahlen und die Hauptblattstiele, desgl. die Infloreszenzstiele abstoßen sehen.

Was aber alle diese vielleicht sämtlich als Chorismen zu bezeichnenden Fälle nicht unwesentlich von der vorzeitigen Abstoßung der Blütenblätter unterscheidet, ist nach den vorliegenden Angaben zweierlei: erstens die Länge der zur Abstoßung nötigen Zeit (ein bis viele Tage) und zweitens der Umstand, daß nach allgemeiner Annahme es sich bei jenen Abstoßungsvorgängen nicht um eine so direkte Reizwirkung der Anlässe zu handeln scheint wie bei den Blüten. Bei den Blättern z. B., die vorzeitig fallen, nimmt Wiesner wohl mit Recht an, daß durch die wirksamen Anlässe zunächst die Lebenstätigkeit der Blätter beeinflußt und indirekt erst dadurch die Abtrennung eingeleitet wird. So denken sich auch Brown und Escombe die Abstoßung von Organen in CO_2 -haltiger Luft dadurch ganz indirekt bewirkt, daß die CO_2 die Ernährungstätigkeit der Blätter stört. Die indirekte Verknüpfung der Abstoßungsreaktion mit den Außenanlässen tritt dann besonders deutlich hervor, wenn wie so oft zunächst ein Trennungsgewebe durch Zellteilungen gebildet werden muß!

Nach meinen Beobachtungen erhebt sich nun aber die Frage, ob nicht doch manchmal die Anlässe auch bei diesen Chorismen direkt auf die Zellen der Pflanze so wirken, daß sie sich in besonders reaktionsfähigen Gewebeschichten voneinander isolieren und zwar schon in sehr kurzer Zeit: in wenigen Minuten oder Sekunden. Man denke auch an die Beobachtung von O. Richter, daß Kampfer, Naphthalin, Thymol, Benzol, Chloroform, Ather u. a. bei der Kartoffel völligen Zerfall des Gewebes in die lebenden Einzelzellen, freilich nicht in so kurzer Zeit, hervorrufen! Bei *Mimosa pudica*, dem einzigen verwendeten Objekt, habe ich bisher mit CO_2 , Wärme, heftigen Erschütterungen nur negative Ergebnisse gehabt.

Und ferner wird zu untersuchen sein, ob nicht vielleicht dann und erst dann, wenn durch verschiedenartige Anlässe die Reaktionsbefähigung geweckt ist, durch plötzliche Einwirkung ge-

wisser Einflüsse eine äußerst schnelle Abstoßung der Organe ausgelöst werden kann. Vielleicht spielt diese plötzliche Reaktion in den herbstlichen Laubfall hinein, wenn nach plötzlichen Temperaturschwankungen morgens die Blätter in großer Menge abgestoßen werden.

Das wichtigste Ergebnis meiner Beobachtungen in reiz- und entwicklungsphysiologischer Hinsicht scheint mir jedenfalls der Nachweis, daß schon in äußerst kurzer Zeit durch recht verschiedene Anlässe lebende Zellen durch einen eigentümlichen Reizvorgang sich voneinander trennen lassen. Möglich, daß auch in vielen Fällen, wo nicht ganze Organe abgestoßen werden, sondern nur Zellschichten von Zellschichten oder Zellen von Zellen sich trennen, etwas derartiges im Spiele ist, namentlich wenn die Trennung plötzlich eintritt wie bei der Eröffnung der Antheren, mancher Archegonien usw. Sollte diese Isolierung allein auf Turgorsteigerung beruhen, so könnte man mit dieser Reizreaktion vielleicht die plötzliche Schwellung der Lodiculae bei der Auslösung der Anthese beim Getreide vergleichen, falls hier wirklich ein Reizvorgang vorliegt (Tschermak 1904). Wie vorsichtig man freilich bei der Beurteilung der Trennungsmechanik lebender Zellen sein muß, ist schon daraus ersichtlich, daß durch recht verschiedenartige Vorgänge gleiches erzielt werden kann. Man denke nur an Beneckes (1893) Analyse des Zerfalls der Konjugatenfäden in die Zellen, an Tisons Behauptung (1900, S. 266), daß bei Blättern die Abstoßung häufig die Folge einer Verschleimung der Mittellamellen sei und an Löwis (1907) Entdeckung des „Schlauchzellenmechanismus“. So muß man vielleicht sogar darauf gefaßt sein, daß nicht einmal immer sämtlichen autonomen Chorismen der Petalen die gleiche Mechanik zugrunde liegt. —

Ich hoffe, meine früheren Untersuchungen an Orchideenblüten und die jetzigen über autonome Chorismen haben wieder einmal gezeigt, wie viel noch auf dem Gebiete der Blütenphysiologie sich tun läßt, auf einem Gebiete, das durch die Bearbeitung der Bestäubungseinrichtungen und die fast ausschließlich teleologische Betrachtungsweise bei der Betrachtung der Blüten viele Jahre über Gebühr in den Hintergrund gedrängt worden ist.

Abschnitt X. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Bei Blüten, deren Petalen am Ende der Anthese völlig frisch und turgeszent abfallen, kommt es vor, daß sie sich vorzeitig entblättern, noch ehe die Narben konzeptionsfähig geworden sind. Im Anschluß an diese Beobachtungen bei *Geranium pyrenaicum* habe ich mir in dieser Arbeit die Aufgabe gestellt, diese Erscheinung genauer zu studieren.

Meine Untersuchung lehrte eine große Anzahl sehr verschiedenartiger Anlässe kennen, die die vorzeitige Abstoßung der Kronen bei vielen Chori- und Sympetalen, und zwar vielfach in geradezu verblüffend kurzer Zeit: in wenigen Sekunden oder Minuten, auslösen.

Stets entblättern sich ältere Blüten schneller als jüngere, bei denen die Petalen in noch unausgewachsenem Zustande abgestoßen werden. Es gibt Gewächse, deren jüngste, gerade erst aufgeblühte Blumen schon reagieren. Bei anderen tritt die Reaktion erst an den allerältesten, dem Ende der Blütendauer nächsten Blüten ein. Zahllose Übergänge finden sich zwischen beiden Gruppen.

Vorzeitige schnelle Abstoßung der lebensfrischen Kronen habe ich beobachtet

I. durch chemische Einflüsse, wie

A. Laboratoriumsluft infolge von Leuchtgasspuren. Reaktionszeit bei *Geranium pyrenaicum* 2—6 Stunden, je nach Alter der Blüten. Alle untersuchten Geraniaceen ließen vorzeitig die Petalen fallen, selbst an den allerjüngsten Blüten. Blumen anderer Familien reagierten nicht.

B. besonders Kohlensäure. Dieser Faktor ruft viel schnellere Reaktion hervor als Leuchtgas. Bei *Geranium pyrenaicum* betragen die kürzesten Reaktionszeiten bei den ältesten Blüten mit empfangnisfähigen Griffeln 3—12 Min. (meist 5—8 Min.), bei den jüngsten 18—250 Min. (meist 25—35 Min.).

Mit dem Alter der Blüten nimmt die „Empfindlichkeit“ gegen CO_2 bedeutend zu. Alte Blüten reagieren schon auf 4—5 %, so auch in menschlicher Expirationsluft, woraus ersichtlich, daß schon Verunreinigungen der Laboratoriumsluft durch CO_2 für die Pflanzen nicht belanglos sind! Die maximale Entblätterungsgeschwindigkeit wird bei alten Blüten von *G. pyrenaicum* mit spreizenden Griffeln schon erreicht in ca. 10 % CO_2 , bei ganz jungen erst in 40—50 % CO_2 .

An Kohlensäure tritt im Gegensatze zu Leuchtgas ziemlich schnell Gewöhnung ein. Dagegen gibt es, scheint's, kaum eine CO_2 -Starre.

Reaktionsfähigkeit gegen Kohlensäure fand ich bei höheren Pflanzen weit verbreitet. Dabei beobachtete ich fabelhaft kleine Reaktionszeiten, z. B. bei *Verbascum thapsiforme* 30 Sekunden; bei *Linum perenne* und *usitatissimum*, *Erodium ciconium*, *Borago officinalis* und *Verbascum Lychnitis* 1—2 Minuten.

C. Tabaksrauch. Wirkt wie Leuchtgas schon in ganz geringen Mengen.

D. Chloroform- und Ätherdämpfe in hohen Partiärpressungen.

E. Salzsäuredämpfe.

II. durch thermische Einflüsse.

Bei *Geranium pyrenaicum* entblättern sich die Blüten nur dann, wenn man sie auf über 40^0 erwärmt. Nur die ältesten lassen die Petalen schon in $37\text{—}39^0$ fallen. Die kürzesten Reaktionszeiten betragen $2\frac{1}{2}$ Minuten, bei ganz jungen Blumen 6—10 Minuten. Dampfsättigung der Luft hat großen Einfluß auf die Reaktionszeiten. In nicht gesättigter Luft sind sie viel größer als angegeben. In warmem Wasser tritt die Reaktion besonders schnell ein.

Auch die Reaktionsbefähigung auf Erwärmung ist bei vielen Pflanzen, häufig mit äußerst kleinen Reaktionszeiten, ausgebildet: z. B. 25—60 Sekunden bei *Linum*-Arten, *Borago officinalis*, *Verbascum*-Arten, *Veronica chamaedrys*.

Bei *Erodium Manescavi* und *Linum perenne* genügt schon Erwärmung auf $33\text{—}34^0$ zur vorzeitigen schnellen Abstoßung der Petalen.

III. merkwürdigerweise auch durch Erschütterung.

So bei *Verbascum*-Arten. Reaktionszeit bei *V. thapsiforme* 45 Sekunden bis 5 Minuten (meist 1—3 Minuten).

Sonst nur noch bei wenigen geprüften Pflanzen, wie *Veronica chamaedrys*, *V. gentianoides*, *V. crassifolia*, *Cistus salviaefolius* und *monspeliensis* beobachtet.

IV. Vorzeitige Entblätterung der Blumen in sehr kurzer Zeit läßt sich aber bei manchen Pflanzen auch auslösen durch die Bestäubung. Bestäubte Blumen von *Geranium pyrenaicum* lassen

schon nach 1—1½ Stunden, solche von *Erodium Manescavi* gar schon nach 40—60 Minuten die Petalen fallen. *Borago officinalis* stößt die Kronen erst nach 2½—7 Stunden ab. Sehr eigenartig ist die Tatsache, daß Blumen, die so überaus reaktionsfähig bei Erwärmung oder in CO₂ sind, wie *Linum perenne*, *L. usitatissimum*, *L. alpinum* und *Verbascum thapsiforme*, durch die Bestäubung nicht auffällig beeinflußt werden.

V. Von ganz besonderem Interesse ist die Beobachtung, daß bei *Erodium Manescavi* sogar Verwundung der Griffel die Petalen fallen macht und zwar ebenfalls nach 30—100 Minuten. Das ist der erste Fall aus einer anderen Familie wie der der Orchideen, bei dem sich der Nachweis erbringen läßt, daß die Narbe in der Blüte eine besondere physiologische Bedeutung neben ihrer Bestimmung als Pollenablageplatz hat. Er ist besonders merkwürdig, weil *Erodium* einen oberständigen Fruchtknoten hat. —

Die vorzeitige Entblätterung der Blüten ist ein Lebensvorgang. Denn sie bleibt aus, solange die Blüten wärmestarr, starr durch Sauerstoffmangel sind.

Sie ist aber auch ein Reizvorgang. Denn es gibt eine Nachwirkung z. B. der Wärme; die Präsentationszeit beträgt in 45° bei ganz alten Blüten 30—60 Sekunden, für ganz junge 2—3 Minuten, d. h. ⅓—½ der Reaktionszeiten. Es gibt auch eine Summation unterschwelliger Einzelreize und ein völliges Abklingen der induzierten Erregung. Eine dauernde Nachwirkung einer Erwärmung von etwas kürzerer als Präsentationszeitdauer besteht nicht.

Die Abtrennung der Petalen erfolgt in einem schon bei der allgemeinen Gewebedifferenzierung ausgebildeten, meist kleinzelligen Gewebe an der Basis der Petalen dadurch, daß die lebenden Zellen sich trennen. Diese Trennung ist wohl kaum Folge einer Verquellung der Mittellamellen. Mit ihr verbunden ist eine allgemeine Volumzunahme des Trennungsgewebes. Letztere beruht entweder auf plötzlichem disharmonischem Membranwachstume oder ausschließlich auf plötzlicher, bleibender Turgorerhöhung oder auf beidem. Das Trennungsgewebe erscheint als ein recht zweckmäßig gebautes Reaktionsgewebe.

Alle meine Beobachtungen sprechen dafür, daß die vorzeitige Abstoßung der Krone nicht eine Folge der Beschleunigung oder einer Umschaltung der ganzen Blühvorgänge ist. Die Entblätterung ist vielmehr ein direkter Reizerfolg der wirksamen Anlässe, ebenso wie die Schlafbewegungen der Petalen, die durch Licht- oder

Wärmeschwankungen ausgelöst werden. Nennt man also die Abstoßung eines Organes, die durch Trennung lebender Zellen infolge eines Reizvorganges bewirkt wird, meinem Vorschlag entsprechend Chorismus des Organes, so gibt es einen Chemo-, Thermo-, Seismochorismus, gerade wie Chemo-, Thermo-, Seismonastie; daneben auch einen Autochorismus.

Die als wirksam nachgewiesenen Reizanlässe rufen die Entblätterung nicht durch eine „Schädigung“ der Blüten hervor. Jeder Anlaß hat vielmehr seine besondere Wirkungsart und offenbar gibt es eine spezifisch verschiedene Empfindlichkeit der Petalen gegen Kohlensäure, gegen Leuchtgas, gegen Erschütterung, Wärme usw.

Biologische Bedeutung haben die aitionomen Chorismen wohl nicht. Dagegen sind sie vielleicht manchmal von Einfluß gewesen auf Beschränkung der Blütezeiten oder die Auswahl der Standorte.

Von besonderem Interesse scheint mir in entwicklungsphysiologischer Hinsicht der Nachweis, daß schon in äußerst kurzer Zeit durch recht verschiedene Anlässe lebende Zellen oder ganze Organe vermittelt eines eigentümlichen Reizvorganges sich voneinander trennen lassen. Ich habe darauf hingewiesen, in welcher Hinsicht aus dieser Entdeckung neue Fragestellungen für die sonstigen Abstoßungsvorgänge entspringen, die es sonst bei Pflanzen in so großer Zahl gibt.

Straßburg i. E., Botanisches Institut, im September 1910.

Zitierte Literatur.

1898. Benecke, W., Mechanismus und Biologie des Zerfalles der Conjugatenfäden in die einzelnen Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, S. 453 ff.
- 1879/81. Bretfeld, von, Über Vernarbung und Blattfall. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1879/81.
- Brizi, U., Sulle alterazioni prodotti alle piante coltivate dalle principali emanazioni gaseose degli stabilimenti industriali. Staz. sperim. agrar. ital., Vol. 36.
1902. Brown, H. T. u. Escombe, F., The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. Proceed. roy. soc., London, Vol. 70, p. 397 ff.
1908. Crocker, W. u. Knight Lee, I., Effect of illuminating gas and ethylene upon flowering carnations. Bot. Gazette, Vol. 46, p. 259 ff.
1877. Darwin, Ch., The different forms of flowers on plants of the same species. London, 1877.
1903. Demoussy, E., Sur la végétation dans les atmosphères riches en acide carbonique. Compt. rend. Acad. sc. Paris, Vol. 136, 1903, p. 325 ff.

1902. Devaux, M., Sur un mouvement provoqué chez les fleurs du *Cistus salviaefolius*. Compt. rend. soc. Linnéenne de Bordeaux, 1902, S. 107 ff.
 1906. Furlani, I., Über den Einfluß der Kohlensäure auf den Laubfall. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 56, 1906, S. 400 ff.
 1844. Gärtner, C. F., Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart, 1844.
 1865. Hildebrand, F., Experimente zur Dichogamie und zum Dimorphismus. Bot. Zeitg., Bd. 23, 1865, S. 1 ff.
 1891. Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben, II. Bd., Leipzig, 1891.
 1906. Kubart, B., Die organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die Mohlsche Trennungsschichte. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Cl. I, Bd. 115, 1906, S. 1491 ff.
 1907. Löwi, E., Untersuchungen über die Blattablösung und verwandte Erscheinungen. Ebenda, Bd. 116, 1907, S. 983 ff.
 1895. Martelli, U., On the cause of the fall of the corolla in *Verbascum*. Journ. of the Linn. soc. Botany, Vol. 30, p. 316 ff.
 1860. Mohl, H. von, Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. Bot. Zeitg., Bd. 18, 1860, S. 271 ff.
 1886. Molisch, Hans, Untersuchungen über Laubfall. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl. I, Bd. 93, 1886, S. 148 ff.
 1873. Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen, Leipzig, 1873.
 1886. — Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübing. Untersuch., II.
 1885. Reiche, C., Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüten während der Entwicklung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, S. 638 ff.
 - Richter, O., Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika. Lotos, Bd. 56, Heft 8.
 1896. Roux, W., Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender“ Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zelltrennung und Zellgleiten. Arch. f. Entwicklungsgesch., Bd. 3, S. 381 f.
 1902. Schulz, A., Beiträge zur Kenntniss des Blühens der einheimischen Phanerogamen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20, S. 526 ff.
 1903. Shonnard, F., Effect of illuminating gas on trees. Dept. of publ. works., Yonkers, N.-Y., S. 48 ff.
 1909. Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, III. Aufl., Bd. I.
 1900. Tison, A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Mém. soc. Linn. de Normandie, Vol. 20, 2. ser., 4 vol., p. 125 ff.
 1904. Tschermak, E., Über künstliche Auslösung des Blühens beim Roggen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22, 1904, S. 445 ff.
 1902. Wiesner, J., Biologie der Pflanzen, 2. Aufl., Wien, 1902.
 1905. — Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 49 ff.
-