

Öffnung und Samenentleerung an nickenden Kapselfrüchten.

Ein Beitrag zur Verbreitungsbiologie.

Von Karl Troll, München.

Mit Tafel VI.

Vor einem Jahre hatte ich Gelegenheit an dieser Stelle über vergleichend experimentelle Studien über die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele ausführlicher zu berichten¹⁾. Besonderes Gewicht wurde dabei auf die postfloralen Bewegungen gelegt und für diese gezeigt, daß es sich hauptsächlich um zwei Erscheinungen handelt, die eine ausgedehnte Verbreitung im Pflanzenreich besitzen, nämlich 1. eine nach der Blütezeit (eventuell nach der Befruchtung) eintretende, fast durchwegs positiv geotropische Nutation der Blütenstiele und 2. eine kurz vor der Fruchtreife erfolgende Wiederaufrichtung. Die letztere Bewegung findet sich fast ausnahmslos bei Kapselfrüchten und steht in auffälligem Zusammenhang mit äußerst lebhaften akuten Wachstumsvorgängen in den Stielen und weiterhin häufig mit der Erscheinung der Samenausschleuderung, was biologisch von größter Bedeutung ist, was aber auch die kausalen Zusammenhänge in ein helles Licht zu setzen vermag. Im Gegensatz dazu ist die nach der Befruchtung erfolgende Nutation in allen Fruchtgattungen verbreitet, was sich damit erklären dürfte, daß zu dieser Zeit noch alle Früchte gleiche Lebenstätigkeit besitzen. Immerhin ließen sich auch die Erscheinungen dieser Art in ganz bestimmte biologische Gruppen einordnen. Postflorale Nutationen der Blütenstiele können nämlich erfolgen: 1. bei beeren- oder steinfrüchtigen Pflanzen, die aber ebensogut auch eine andere Lage einnehmen können; 2. bei Wasserpflanzen, die dadurch sehr häufig ihre gegen Austrocknung schutzlosen und der Wasserverbreitung angepaßten Früchte unter Wasser bringen; 3. bei den Myrmekochoren, bei denen schon Sernander die Häufig-

1) Troll, Karl, Die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele und ihre biologische Bedeutung, Flora, N. F. 115, 1922, S. 293 ff.

keit der Erscheinung aufgefallen ist; 4. bei Früchten (meistens Kapseln und zwar vor allem Schleuderfrüchten), die zur Reifezeit vor der Samenaussaat wieder die entgegengesetzte Bewegung vollführen; 5. bei solchen Kapsel Früchten, die mit der inversen Lage auch eine umgekehrte Öffnungsweise verbinden. Über diesen letzteren Fall, der von der genannten Arbeit losgelöst werden mußte, sollen die folgenden Zeilen, die zugleich einen vorläufigen Abschluß meiner fruchtbiologischen Beobachtungen bilden, berichten. Es handelt sich um vier Familien und die Solanaceengattung *Nicandra*.

Ericaceen.

Unter den Ericaceen sind mir postflorale Bewegungen an Blütenstielen nur von kapselfrüchtigen Formen bekannt, mit Ausnahme des noch nicht näher untersuchten *Vaccinium oxycoccus*, bei dem sich die zur Blütezeit aufgerichteten äußersten Sproßspitzen postfloral wieder niederlegen und auch die Blütenstiele ihre apikale Krümmung ausgleichen.

Bei den kapselfrüchtigen ist es die Regel, daß die Fruchtstiele postfloral aufrecht bleiben bzw. sich erst aufrichten. Streng vertikale Lage nehmen dabei z. B. ein: *Rhododendron hirsutum* und *ferrugineum*, *Rhodothamnus chamaecistus*, *Loiseleuria procumbens*, *Andromeda nitida* und *axillaris*¹⁾, *Phyllodoce coerulea*, *Calmia glauca*, *Cassiope hypnoides* und *tetragona*, *Daboecia polifolia*, die beiden letztgenannten Gattungen mit nickenden Blüten. Für *Rhododendron hirsutum* wurde negativer Geotropismus durch Horizontalstellung von Zweigen festgestellt, für die anderen ist dasselbe anzunehmen. Die Dehiscenz der Kapsel erfolgt bei all diesen Arten an der Oberseite, und zwar, mit Ausnahme von *Cassiope* und *Andromeda septacid* (bzw. *septifrag*), derart, daß die Septen flächenhaft in zwei Hälften zerfallen und von der Mittelsäule abgelöst werden. Die auf diese Weise gebildeten, den Karpellen entsprechenden, dreiwandigen Behälter bleiben nur basal an der Mittelsäule befestigt (Fig. 1). In sie hinein werden beim Aufspringen der Kapsel die an den zentralständigen Samenleisten 'sitzenden, winzigen Samen entleert und liegen dort frei, aber immerhin so gut aufbewahrt, daß man z. B. bei *Rhododendron hirsutum* im folgenden Frühjahr noch reichlich Samen in den Klappen vorfinden kann. Die Fernverbreitung der recht flugfähigen Samen durch den Wind funktioniert also sicherlich sehr gut. Ausnahmen von der regelmäßigen Kapsellage sind vorhanden. Bei

1) Hier sei erwähnt, daß die Zweigspitzen von *Andromeda calyculata* im hiesigen botanischen Garten sich allherbstlich in der auffälligsten Weise horizontal stellen, und zwar so weit als sie die jungen für die nächste Frühjahrsblüte bestimmten Knospen tragen. Die Horizontalstellung äußert sich auch noch in den kurzen, rings um den Zweig angeordneten Knospenstielen in fein abgestimmten Krümmungen — ein offenbar durch die Knospen bedingter, von mir nicht weiter untersuchter Diageotropismus.

Ledum

palustre und grönlandicum biegen sich die zur Blütezeit aufrechten Stiele postfloral am Zweige zentrifugal bogig nach abwärts, zur Zeit der Fruchtreife stehen sie alle an steif elastischen Stielen streng vertikal. Die Nutation dürfte auf positivem Geotropismus beruhen, bei Horizontalorientierung von Blütenständen erfolgte sie an allen Stielen einseitig nach abwärts. Und wie sonderbar! — auch die Kapselöffnung ist gerade umgekehrt. Im Prinzip gleicht sie zwar der von Rhododendron, aber die einzelnen Klappen lösen sich mit den Septen nicht am morphologisch oberen, dem Griffelende, von der Mittelsäule, sondern an der Basis (Fig. 2). Die winzigen Samen gelangen beim Aufspringen gleichfalls in die Fächer. Der Erfolg ist derselbe, eine sehr langsame anemochore Samenausstreuerung und infolge der feilspanförmigen Ausbildung und der Luftführung der Samenschale ein weiter Transport („Semina scobiformia“). Wenn man an den alten Kapseln bis tief in den nächsten Sommer hinein noch reichlich keimfähige Samen findet, so wird das, wie auch bei den aufrechten Früchten, besonders dadurch erreicht, daß die einzelnen Klappenfächer stark hygroskopisch sind und bei Befeuchtung innerhalb weniger Sekunden den auf ihrer Innenseite klaffenden Spalt schließen und sich kurz darauf auch gegen die Mittelsäule zusammenlegen.

Nach Abschluß dieser Beobachtungen wurde ich gewahr, daß schon der alte Gleditsch („Forstwissenschaft“) die postflorale Nutation bei *Ledum* beobachtet hat. Leider aber hat er sich nur unreife Kapseln angesehen, so daß er den Nutzen darin erblicken zu können glaubte, daß auf diese Weise die Samen besser herausfallen könnten. Warum *Rhododendron* u. a. sich die aufrechte Lage leisten können, vergißt er allerdings zu begründen. K. Ch. Sprengel¹⁾ kannte seine Notiz, sah sich aber auch die reifen Kapseln an, was ihn zu folgender heiteren Kritik veranlaßte: „Wenn Gleditsch aber hernach sagt, daß die Stiele der Früchte, wenn diese reif sind, sich nach unten zu biegen, damit die Samenkörner herausfallen können, so muß es gerade umgekehrt heißen, damit sie nicht herausfallen können, sondern durch den Wind herausgeworfen und weit verstreut werden. Denn die Samenkapseln bekommen an der Basis Öffnungen, welche also, wenn die Stiele sich abwärts gebogen haben, oben stehen“. Auch bei Eug. Warming²⁾

1) Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.

2) The structure and Biology of Arctic Flowering Plants, 1. Ericineen. Morphology and Biology by E. Warming. Meddelelser om Grønland, 36. Hft., Kopenhagen 1912, S. 10.

finde ich die Beobachtung notiert: „The valves open from the base towards the apex and persiste, this should be connected with the fact that the capsule is inverted and nods on the curving stalk“.

Eine zweite Ausnahme unter den kapselfrüchtigen Ericaceen, d. h. eine Abwärtsbiegung des Fruchstieles, begegnete mir bei

***Calmia augustifolia*,**

die nach den Beobachtungen an *Ledum* mein erhöhtes Interesse auf sich zog. Sie liefert einen dritten, ebenso interessanten Typus. Die im Gegensatz zu *Rhododendron* und *Ledum* kugelige Gestalt ihrer Kapsel kommt dadurch zustande, daß die Mittelsäule im Verhältnis zu den Karpellen kurz bleibt und diese infolgedessen scharf nach innen eingekrümmt sind. Der Griffelansatz liegt auf diese Weise tief am Grunde der Kapsel ($\times$ in Fig. 1, 2 u. 3a). Von der Mittelsäule aus ragen die Plazenten als Vorsprünge frei in die Kapselfächer hinein. Die Samenentleerung verlief im Moorland des Botanischen Gartens folgendermaßen: Im Herbst des ersten Jahres lösten sich zwar die Karpelle bei der Austrocknung voneinander los, blieben aber sehr fest um den Griffel zusammengeschlossen. Im ersten Herbst konnten sie noch keine Samen entleeren [Fig. 3a u. b]¹⁾. Früher oder später fiel der Griffel ab. Erst im folgenden Sommer bei der weiteren Austrocknung, die auch die großen Plazenten stark einschrumpfen ließ, traten die Fächer auseinander und öffneten sich an ihrer Innenseite. Dabei ist die bei *Ledum* und *Rhododendron* gerade Längsspalte entsprechend der Karpellkrümmung ebenfalls U-förmig gebogen und nach oben gekehrt (Fig. 3c). Die Samen fallen bei der Loslösung in die Fächer und liegen wohlgeborgen in deren becherförmigem Mittelteil. Durch die Einkrümmung der Karpelle ist also bei *Calmia* dasselbe erreicht, was bei *Ledum* durch die Loslösung derselben an der Basis erzielt ist. Eine basale Loslösung wäre bei *Calmia*, wo Basis und Spitze der Fruchtblätter sich berühren, auch gar nicht zu erreichen. Man kann sich leicht überzeugen, daß auch so die Samenentleerung nur bei ganz kräftiger Erschütterung vor sich geht und man findet auch über den zweiten Winter bis in das dritte Jahr hinein noch Samen in den abgestorbenen Kapseln vor.

Außer bei den drei genannten Pflanzen, bei denen die Nutation erst postfloral erreicht wird, ist die nickende Lage anzutreffen bei den kleinen Kapseln der Ericoideen (z. B. *Calluna vulgaris* und *Erica carnea*), die in der Blütenlage verharren. Die Krone fällt nicht ab und hüllt später im vertrockneten Zustand die Kapsel ein. Bei *Calluna* krümmen

1) *Cassiope* soll sogar erst unter der Schneedecke reifen.

sich die Kronzipfel nach innen zusammen und bewirken einen ebenso ausgiebigen Verschuß wie die Glöckchenkronen vieler *Erica*-Arten. Bei heftigem Winde werden die ganzen Blüten mit den Kapseln losgerissen und fortgetrieben. Wie ausgiebig eine derartige Verbreitung sein kann, geht aus Angaben von Sernander¹⁾ und E. Warming²⁾ hervor.

Pirolaceen.

Die nahe verwandten Pirolaceen besitzen durchwegs Kapselfrüchte, die sich ganz ähnlich wie die der Ericaceen, aber ausnahmslos fachspaltig öffnen. Die Blüten sind bei keiner der mir bekannten Formen aufrecht, meist sind sie völlig abwärts (*Chimaphila umbellata*, *Pirola uniflora*) oder schräg abwärts (Sekt. *Eu-Pirola*) orientiert. Bei *Monotropa* ist die ganze Infloreszenz durch eine scharfe Biegung des Sprosses unterhalb des Blütenstandes um 180° vertikal abwärts gerichtet [nach Möbius³⁾ infolge positiven Geotropismus]. Bei *Ramischia secunda* bilden die Blüten eine einseitige Traube [„un épi unilateral, du côté de la lumière“⁴⁾], in der sie zur Zeit der Anthese senkrecht von der Achse, also etwa horizontal, abstehen.

Nach der Anthese ist das Verhalten je nach der Stellung der Blüte ein verschiedenes. Bei *Monotropa Hypopitys* und *Pirola uniflora*, die schon zur Blütezeit völlig abwärts gekehrt waren, erfolgt unter kräftigem Wachstum eine völlig vertikale Aufrichtung der Infloreszenz bzw. der Fruchstiele. Daß dies bei *Monotropa* unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels geschieht, kann vorläufig wegen der Schwierigkeiten der längeren Beobachtung nur als wahrscheinlich bezeichnet werden. Bei den übrigen *Pirola*-Arten (Sektion *Eu-Pirola*) und *Ramischia secunda* senken sich die Stiele aus ihrer halb nickenden Blütenlage erst postfloral völlig abwärts. Ihr Verhalten stellt gegenüber dem der erstgenannten, speziell *P. uniflora*, offenbar ein gehemmtes dar. Sie erreichen die Lage erst postfloral, die jene schon in der Blüte innehatten. Die einmal eingenommene Lage behalten die Früchte auch zur Reifezeit bei.

Mit dieser verschiedenen Stellung steht nun auch hier eine verschiedene Öffnungsweise der sonst recht gleichartig gebauten Kapseln

1) Sernander, R., Den Skandinaviska vegetationens Spridningsbiologie, Berlin-Upsala 1901, S. 406.

2) Warming, E., Om Grönlands Vegetation. Meddel. om Grønland XII, 1887, S. 207.

3) Möbius, Über die Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten u. Früchten, Stahl-Festschrift, Flora 1918.

4) Vaucher, Histoire physiologique des Plantes d'Europe, Paris 1841, III, S. 359.

in Zusammenhang. Wenn nämlich Drude¹⁾ von der Gattung *Pirola* allgemein sagt: „Klappen vom Grunde aus in der Mitte der fünf Fächer aufspringend“, so gilt das meinen Beobachtungen nach nur für die abwärts gerichteten Kapseln aus den Sektionen *Eu-Pirola* und *Ramischia* (beobachtet an *Ramischia secunda* [Fig. 5] und *Pirola rotundifolia*), nicht aber für die aufrechten Kapseln von *Pirola uniflora*, die sich ebenso wie die von *Monotropa* am Griffelende zu öffnen beginnen. Auf diese Weise wird hier ähnlich wie bei den genannten Ericaceen eine sehr langsame Verbreitung der Samen durch den Wind erreicht, die wiederum, wie bei *Ledum*, durch ihr geringes Gewicht, ihre feilspanförmige Ausbildung und die häutige bis netzige Beschaffenheit der Samenschale großes Flugvermögen besitzen. Bei der Durchsicht der Literatur wurde ich gewahr, daß als der Entdecker dieser Korrelationen Irmisch zu gelten hat, der dafür auch eine kausale Erklärung zu geben versucht, wenn er sagt²⁾: „Über das Aufspringen der Klappen der Pyrolaceen scheint im allgemeinen folgendes zu gelten: Bei denen, wo sie bei der Reife aufwärts gerichtet sind, klaffen sie zuerst und am meisten auf dem Gipfel, bei den Pyrolaceen mit herabgeneigten Früchten aber an der Basis. Es sind also die infolge jener Richtung der reifen Frucht mehr nach oben gewendeten Partien, die zuerst spalten, vielleicht weil hier durch die angegebene Lage die Vertrocknung der Elementarteile zuerst eingeleitet wird“.

Campanulaceen.

In der Gattung *Campanula* befindet sich bei der Mehrzahl der Arten die Blüte in nickender Lage, eine Ausnahme machen die Formen mit sitzenden Blüten (*C. glomerata*, *thyrsioidea* usw.) und eine Reihe anderer, zu denen *C. cenisia* und *turbinata* gehören. Eine Nutation nach der Blütezeit kenne ich nicht, die aufrechten bleiben es auch zur Fruchtzeit. Bei der nickenden Blütenlage dagegen ist das postflorale Verhalten ein verschiedenes. Bei einem Teil, wohl dem größeren, wird die Lage beibehalten, wobei die Krümmung noch verschärft werden kann (*C. medium*, *tomentosa*, *latifolia*); bei anderen erfolgt eine vertikale Aufrichtung, die bei *C. patula* als negativ geotropisch durch Orientierungsversuche erwiesen wurde. Die Aufrichtung findet auch statt bei *Platycodon grandiflorus*, während *Adenophora liliifolia* die Blüten in der nickenden Lage beläßt. Von anderen Gattungen führen *Specularia*, *Wahlenbergia hederacea*, *Phyteuma* und *Asyneuma*, *Jasione* und *Edra-*

1) Drude in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien IV., 1, S. 9.

2) Irmisch, Th., Kurze Mitteilungen über einige Pirolaceen. Flora 1859, S. 499.

anthus (*graminifolius*) keine Entfaltungsbewegungen aus. Die Gattung *Lobelia* zeigt die bekannte Resupination der Blüten [s. Goebel¹⁾].

Wie schon de Candolle²⁾ und ohne Kenntnis von dessen Angabe W. Brenner³⁾ entdeckt haben, geht auch hier Hand in Hand mit der verschiedenen Kapsellage eine Verschiedenheit in der Art der Öffnung. Sie erfolgt bei den einzelnen Gattungen in der mannigfaltigsten Weise, durch Poren (*Campanula*, *Adenophora*), Klappen (*Platycodon*, *Jasione*, *Lobelia*, *Wahlenbergia*), Längsrisse (*Specularia*) oder Querrisse (*Musschia*). Bei *Campanula* geschieht die Öffnung durch drei oder fünf wandständige Poren, aber nicht immer, wie vielfach kurzweg für die ganze Gattung angegeben wird, dadurch, daß sich ein Läppchen nach außen schlägt (Fig. 10) und die Samen ganz langsam ins Freie gelangen läßt. Wenn es vorhanden ist, klappt es bei Befeuchtung in kurzer Zeit zu. Diese Poren liegen bei aufrechter Kapsellage am oberen, dem Kelchende, bei nickender Lage an der Basis, dicht beim Stielansatz, somit in beiden Fällen an der nach oben gekehrten Seite. Ersteres ist z. B. der Fall bei *Campanula patula* (Fig. 9), *persicifolia*, *turbinata*, *carpatica*, *rapunculus*, *cenisia*, *Zoysii*, das letztere bei *C. medium* (Fig. 10), *rapunculoides*, *tomentosa*, *latifolia*, *latiloba*, *rotundifolia*, *longistyla* und zahlreichen anderen Arten, alle mit nutierenden Kapseln. Nach Leclerc du Sablon⁴⁾ entsteht die Pore durch die verschiedene Austrocknung der Außen- und Innenseite der Wände längs eines Faserbündels, das vom Kelchrand nicht bis zum Stielende durchzieht, und zwar immer am Ende dieses Bündels, und die verschiedene Lage der Poren soll durch die verschiedene Länge desselben bedingt sein (was ich nicht nachgeprüft habe).

Von anderen Gattungen öffnen sich am oberen Ende, jedoch nicht poricid, sondern in der oben angegebenen Weise, die aufrechten Kapseln von *Platycodon grandiflorus*, *Wahlenbergia capensis*, *Lobelia*, *Jasione*, *Specularia*, *Asyneuma canescens*, *Edraianthus graminifolius*, während die nickenden Kapseln von *Adenophora liliifolia* und *Michauxia* basale Poren besitzen. Für *Phyteuma spicatum* gibt Brenner (a. a. O.) eine Öffnung am Stielende der Kapsel an, doch sollen die Kapseln nur im unteren Teil des Fruchtstandes nicken, im mittleren sollen sie wagerecht, im Gipfelteil aufrecht stehen. Ich selbst habe die Pflanze daraufhin noch nicht geprüft.

1) Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, Jena 1920, S. 262 ff.

2) De Candolle, Monographie des Campanulacees, Paris 1830.

3) Brenner, W., Samenverbreitung bei *Brunella* und *Campanula*, Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F. Bd. V, Jena 1906, S. 409.

4) Leclerc du Sablon, Recherches sur le Déhiscence des Fruits, Annales des Sciences Naturelles VII, Botanique, T. XVIII, Paris 1884, p. 67.

Da allgemein zur Reifezeit auch die Fruchtsiele und die ganzen Sprosse vertrocknen und steif elastisch werden, funktioniert die Windausstreuung sehr korrekt und sichert eine weite Verbreitung, z. B. bei *Campanula medium* oder *rapunculoides*. Dazu kommt manchmal eine geflügelte Samenschale. Bei den genannten kann man sich auch leicht überzeugen, daß eine umgekehrte Stellung auch ohne Erschütterung zu einer sehr raschen Entleerung führen müßte. Aber nicht bei allen Arten ist dem so. Die aufgerichteten Kapseln nämlich besitzen, soweit sie beobachtet wurden, alle viel kleinere Poren, die sich nicht durch das Zurückklappen eines Läppchens öffnen. Die Außenwand schlägt sich vielmehr rings um die Pore nach innen und wirkt auf die enthaltenen Samen wie die Blasenklappe von *Utricularia* auf das eingefangene Getier. Die Aussaat der Samen ist auf diese Weise noch weiter erschwert, und man braucht die Kapsel nur umgekehrt zu halten, um sich zu überzeugen, daß die Ausstreuung auch bei umgekehrter Lage oder auch bei anderer Stellung der Poren eine verzögerte wäre. Bei manchen werden die Samen überhaupt erst dann völlig entlassen, wenn die Kapselwände der Verwitterung anheimfallen, was noch im selben Herbst geschehen kann. Für solche aufrechte Kapseln ist also die Lage der Pore eine mehr oder weniger gleichgültige. Und tatsächlich gibt es unter ihnen Ausnahmen, sehr spärliche zwar, für die die genannten Lagebeziehungen nicht zutreffen. Zunächst fand ich bei *Campanula lactiflora* die Poren genau in der Mitte der Seitenwände, was De Candolle (a. a. O.) auch für *C. scouleri*, *trachelium*, *coeruleum* und *Specularia perfoliata*, alle mit aufrechten Kapseln, verzeichnet. Soweit ist die Stellung noch gleichgültig, aber bei „*Campanula fragilis*, *lactiflora* usw.“ (über *lactiflora* s. dagegen oben!) sollen sie sich nach seinen Angaben sogar an der Basis öffnen, trotz aufrechter Stellung. „Toutes les fois“, faßt er zusammen, „que la capsule s'ouvre par le sommet, elle est aussi dressée, mais l'inverse n'est pas vrais“ (a. a. O. p. 32!). Immerhin seien das nur spärliche Ausnahmen, bei $\frac{19}{20}$ der Arten seien die Dehiscenzverhältnisse „aussi défavorable que possible à la dispersion des graines“.

Wie soll sich die Erklärung dazu nun stellen? Die normale Kapsellage ist bei *Campanula* jedenfalls die schon zur Blütezeit vorhandene nutierende, in diesem Fall ist auch die basale Kapselöffnung mit der typischen Klappenvorrichtung ausnahmslos anzutreffen. Bei den übrigen Arten könnte man in der Aufrichtung der Kapsel eine Anpassung an die apikale Öffnung erblicken. Dagegen sprechen aber die zuletzt angeführten Tatsachen, die Ausnahmen mit mittel- und basalständigen Öffnungen und der andere Bau der Poren überhaupt. Ge-

rade das letztere zeigt, daß es bei ihnen auf die Lage der Poren (oder der Kapsel) wenig ankommt, Formen mit solchen Poren, gleichgültig wo sich dieselben befanden, konnten ihre Kapseln jederzeit ohne Schaden für die Samenverbreitung aufrichten. Ob dann die meist apikale Lage dieser Poren schon vorhanden war oder sich erst nachträglich herausbildete, ist zunächst eine Frage zweiter Linie. Es erscheint mir dies als die natürlichste Annahme, die allein sich ergibt, wenn man sowohl die Ausnahmefälle als auch den verschiedenen Öffnungsmodus mit in Rechnung setzen will.

Auf weitere, meines Wissens noch nicht beschriebene Korrelationen solcher Art wurde ich auf einem Herbstspaziergang im Jahre 1921 bei den

Orchideen

aufmerksam. Die Öffnung der Orchideenkapseln hat wiederum Leclerc du Sablon (a. a. O. S. 88) untersucht und anschaulich geschildert. Ich folge ungefähr seinen Worten: Die Öffnung der einfächerigen Kapsel geschieht durch sechs Spalten, welche sich über die ganze Länge der Frucht ausdehnen, aber weder am Stiel- noch am Kronenende zusammentreffen und daher keine Klappen ablösen. Sie stehen zu zweien gepaart auf beiden Seiten der Mittelrippe der Karpelle. Die an den Enden verbundenen drei isolierten Nerven und die drei Klappen bieten so den Anblick einer von sechs Bändern gebildeten Spindel („un fuseau formé de six cordons“). Die drei den Mittelrippen entsprechenden Bänder sind nach der Öffnung stärker gekrümmt und erscheinen länger als die drei anderen. Zu beiden Seiten der Nerven ist das Parenchym von sehr dünnwandigen Zellen gebildet, deren Wände gegen die Karpellränder an Dicke ständig zunehmen. Bei der Austrocknung der Kapsel werden sich die festen Mittelrippen am wenigsten verändern, stärker die Parenchymteile mit den schwächeren Fasern der Karpellsuturen. Zu beiden Seiten der drei Mittelrippen als an den Stellen geringsten Widerstandes, entstehen infolgedessen sowohl durch meridionale als durch quertangential Zugkräfte Spalten, die Spindelachse wird verkürzt, und die festeren Mittelrippen werden nach außen vorgewölbt.

Ich selbst beobachtete zunächst Kapseln von *Orchis incarnatus* und *Cephalanthera grandiflora*, die aufrecht orientiert sind. Die Torsion des Fruchtknotens zur Blütezeit ist an ihnen wie allgemein bei gedrehten Orchideenpistillen wieder rückgängig gemacht. Die Dehiszenz erstreckte sich nun keineswegs von Anfang an auf die ganze Länge der Kapsel. Sie nimmt deutlich ihren Ausgang am oberen, verdickten Ende,

und noch bevor sich die Spalten auch auf den basalen Teil ausdehnen, werden reichlich Samen durch den Wind aus dem oberen Teil entleert (Fig. 6).

Bei *Epipactis palustris* dagegen sind die Kapseln als Ausnahme von unseren einheimischen Orchideen abwärts gerichtet, und die Öffnung beginnt hier am basalen schmäleren Teil der Kapsel (Fig. 7). Dies ist so ausgesprochen, daß sogar der angrenzende Teil des Stieles bei der Öffnung in einzelne Fasern zerschlitzt wird, bevor die Dehiszenz auch im oberen Teil erfolgt.

Noch Schöneres aber leistet sich *Neottia nidus avis*. An den Kapseln, die starr horizontal von der Traubenachse abstehen, löst sich überhaupt nur eine solche Längsrippe los, nämlich die auf der morphologisch abaxialen Seite gelegene, die dadurch, daß die hier vom Stiele selbst ausgeführte Resupination der Blüte postfloral nicht rückgängig gemacht wird, nach oben gekehrt ist. Die anderen beiden Rippen lösen sich erst bei völligem Austrocknen und auch dann nur so wenig ab, daß bei ihnen eine Samenentleerung nicht stattfinden kann (Fig. 8). Die große Widerstandsfähigkeit der Mittelrippen ist also hier auf die eine abaxiale beschränkt, die beiden anderen verhalten sich fast wie die übrige Kapselwand, was damit in engem Zusammenhang steht, daß die Neottiakapsel im Gegensatz zu den vorhergenannten eine ausgesprochene Dorsoventralität auch in ihrer äußeren Form verrät. Die Samen der Orchideen sind ähnlich wie die von *Ledum* und die der Pirolaceen nach Gewicht und Größe von minutiöser Beschaffenheit, und ihr Transport ist besonders bei der häutig-flügeligen Ausbildung der Schale auch für den leisesten Wind ein leichtes Spiel.

Die Öffnung der Kapsel an sich scheint nicht bei allen Orchideen unter gleichen Erscheinungen zu erfolgen. Bei vielen mag es Austrocknung und dadurch verursachte Sprengung sein. Bei *Cephalanthera* und *Epipactis* aber geschieht es jedenfalls an der noch grünen, lebenden Kapsel durch Auflösung der betreffenden Gewebepartien, wobei an dieser Stelle nur die faserigen Elemente übrig bleiben. Soweit es sich oberflächlich beurteilen läßt, handelt es sich nicht um einen autolytischen Prozess, sondern ein Verfaulen der parenchymatischen Bestandteile. Derselben Zersetzung erliegen z. B. bei *Cephalanthera grandiflora* schon vor der Kapselöffnung die Tragblätter (Fig. 6).

Die chilenische Burmanniacee *Arachnitis uniflora*, die in ihren biologisch-ökologischen Verhältnissen weitgehend mit *Neottia* übereinstimmt und nach Reiche¹⁾ ihre Kapseln ebenfalls horizontal stellt,

1) Reiche, Karl, Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile. Die Vegetation der Erde Bd. VIII, Leipzig 1907.

möchte ich den wenigen, denen sie lebend zur Verfügung steht, in dieser Beziehung zur Beobachtung empfehlen.

Die genannten Familien, Orchideen, Pirolaceen und viele Ericaceen (*Ledum*, *Rhododendron* usw.), nicht dagegen die Campanulaceen, sind durch äußerst kleine, sehr flugfähige Samen ausgezeichnet, die sogar vollkommen unentwickelte Embryonen enthalten (ob dies auch für Ericaceen gilt, ist mir nicht bekannt). Man hat dies mit Recht damit in Zusammenhang gebracht, daß diese Pflanzen wegen ihrer durch die Mykorrhiza bedingten schwierigen Keimungsverhältnisse auf die Ausbildung einer möglichst großen Samenzahl und eine möglichst reichliche Samenverbreitung angewiesen seien und in deren Interesse die Embryoausbildung möglichst zurückstellen. Es ist daher beachtenswert, daß die geschilderten Verhältnisse gleichfalls mit der Samenverbreitung in Zusammenhang gebracht werden können.

Im Anschluß daran sei noch eine Solanacee erwähnt,

Nicandra physaloides.

Für die Familie habe ich gezeigt (1922, a. a. O.), daß die Mehrzahl der Beerenfrüchte abwärtsgerichtete, alle Kapselfrüchte dagegen aufrechte Fruchtsiele besitzen. Eine sehr eigenartige Stellung nimmt dazwischen *Nicandra* ein. Die Blütenstiele sind bei ihr zur Knospenzeit nach abwärts gekrümmt, zur Zeit der Anthese wieder fast aufgerichtet, nach der Blütezeit senken sie sich, jetzt nur im obersten Teil, wieder vertikal nach abwärts. Der Kelch wächst dabei erst postfloral, ähnlich dem von *Physalis*, zu einem Vielfachen seiner ursprünglichen Größe, aber seine Blätter bleiben frei und nehmen keine besondere Färbung an. Die Lockfarbe ist auch entbehrlich, denn was der Kelch umschließt, ist keine saftige Beere mehr, und wir können zögern, sie eine Beere oder eine Kapsel zu nennen. Während ihres Wachstums gleicht sie noch lange Zeit völlig der saftigen Judenkirsche, statt aber bei der Reife sich zu verfärben und Saft zu speichern, wandert das Wasser ab, die Beere trocknet ein und bekommt eine dünnhäutige, blasig-kugelige, kaum gegliederte Wand. Es ist eine typische Trockenfrucht, trockener als manche andere zu den Trockenfrüchten gezählte Kapsel, in der die leichten linsenförmigen Samen sich von den Plazenten lösen. Wenn sie trotzdem in der Systematik (z. B. in Engler-Prantl, *Natürliche Pflanzenfamilien*) als „saftlose Beere“ bezeichnet wird, so hat das durch den naheliegenden Vergleich mit *Physalis* seine volle Berechtigung. Die Öffnung vollzieht sich derart, daß an der Basis, also an der nach oben gekehrten Seite, und zwar erst bei der völligen Austrocknung, unregel-

mäßige Risse entstehen und die dünne Wand sich nach außen ebenso unregelmäßig zurückrollt (Fig. 4). So wird die Aussaat von der Erschütterung durch den Wind abhängig gemacht, da sich überdies noch die schützende Hülle der Kelchblätter dicht über die Öffnungen legt. Durch die auch hier starre Beschaffenheit der Fruchtsiele und der abgestorbenen Sprosse wirkt das ganze Gebilde als sehr elastische Streubüchse, aus der nur bei kräftigem Stoß die leichten Samen entleert werden. Für das hier in Rede stehende Problem ist es von Wichtigkeit, daß sich diese eigenartige Frucht mit großer Sicherheit von den Saftbeeren ihrer Verwandten herleiten läßt, bei denen die nickende Lage aber eine allgemeine ist. Bei der Umbildung derselben zu einer trockenen Spaltfrucht¹⁾ erscheint es begreiflich, daß diese von Anfang an an der nach oben gekehrten Seite ihre Öffnung erhält, wo sie der Beleuchtung und Erwärmung durch die Sonne ausgesetzt ist.

Allgemeines.

Den vorgeführten Fällen können vielleicht bei allgemeinerer Beachtung im Laufe der Zeit noch weitere angefügt werden. Sie genügen aber jedenfalls, um klar und deutlich das Vorhandensein von Beziehungen zwischen der Lage und der Öffnungsweise der Kapselfrüchte zu erweisen.

Um zur Erklärung zu kommen, können wir zunächst getrost die von Irmisch (s. oben!) stammende Ansicht akzeptieren, daß erst nach erfolgter Nutation sich sekundär, infolge der stärkeren Erwärmung der Unterseite, die Umkehrung der Öffnungsweise herausgebildet hätte. Dies wird ganz besonders durch die Verhältnisse bei *Neottia* und *Nicandra*, die Irmisch gar nicht kannte, nahegelegt. Daß man dabei nicht an eine jedesmalige individuelle Wiederholung dieser Einwirkung denken darf, sondern daß die Dehiszenz als bereits erblich fixiert angenommen werden muß, braucht kaum erwähnt zu werden, und es war von vornherein zu erwarten, daß die Versuche, die Fruchtöffnung durch künstliche Umkehrung der Frucht während ihrer ganzen Entwicklungszeit zu beeinflussen (was an *Campanula* und *Nicandra* ausgeführt wurde), fehlschlügen.

Aber nicht das war das hauptsächliche Ergebnis unserer vergleichenden Betrachtung, diese sollte vielmehr in erster Linie zeigen, daß in Beziehung auf die Samenaussaat gewisse Abhängigkeiten existieren, indem in irgendeiner Weise für die Fernverbreitung gesorgt sein muß. Dazu sind die verschiedensten Möglichkeiten gegeben. Die erwähnten Pflanzen haben keine andere Einrichtung als die, daß sie sich auch

1) Nach dem früher (1922, a. a. O., S. 370) Ausgeführten gibt es nämlich auch saftige Spaltfrüchte.

nach der Veränderung der Kapsellage durch ihre veränderte Dehiszenz den Wind als Verbreiter gesichert haben.

Von diesem Standpunkt allein aus könnte auch zunächst daran gedacht werden, die inverse Dehiszenz sei primär vorhanden gewesen und die Nutation stelle eine Anpassung daran dar, wie es in der Sprengelschen Äußerung (s. oben!), wenn auch vielleicht nicht mit Absicht, enthalten ist. Abgesehen davon, daß dies dem oben festgehaltenen Gedanken von Irmisch widerspricht, wäre es auch unverständlich, wie die Verbreitung vor dem Zustandekommen der Anpassung stattgefunden hätte. Gerade aber das Beispiel von *Neottia* zeigt aufs deutlichste, daß eben nicht der Öffnungsmodus das Primäre ist. Hier liegt nämlich der springende Punkt nicht in einer Nutation, sondern in einer Torsion des Stieles, und die Torsion ist ja auch bei der überwältigenden Mehrheit der übrigen Orchideen mit aufrechten oder nickenden Kapseln vorhanden. Sie steht zweifellos auch bei *Neottia* mit der Bestäubung in Zusammenhang, ist auch schon zur Blütezeit vorhanden und wird wohl, wie Goebel (a. a. O.) annimmt, nur deshalb nicht rückgängig gemacht, weil sie ausnahmsweise in dem postfloral nicht mehr wachstumsfähigen Stiel ihren Sitz hat. Auf Schwierigkeiten stößt man auch durch die umgekehrte Voraussetzung, daß sich die inverse Dehiszenz erst im Anschluß an die nickende Lage herausgebildet hätte. Wir müßten in diesem Falle annehmen, daß die Ausgangsformen noch eine für die Verbreitung mehr oder weniger indifferente Dehiszenz besessen hätten oder daß die Umbildung sehr bald erfolgt sei. Dies würde aber immer tiefer in graue Theorien führen und deshalb sei genug davon gesagt.

Wie dem auch sei, jedenfalls ist bei den angeführten Fällen durch die veränderte Öffnung der Kapsel die Verbreitung gesichert. Das behandelte Phänomen kann sich also den eingangs aufgeführten vier Möglichkeiten für eine postflorale Nutation, nämlich der Verbreitung durch Vögel bei Beeren- und Steinfrüchten, der Wasserverbreitung bei allen Wasserpflanzen, der synzoischen Verbreitung bei den Myrmekochoren und schließlich der Wiederaufrichtung bei der Reife mit folgender Windaussaat oder Ausschleuderung der Samen ¹⁾ als fünfte Möglichkeit anschließen. Deswegen erscheinen mir die Nutationen der Fruchtsiele

1) Samenausschleuderung erfordert aber nicht immer eine aufrechte Lage der Frucht. Die Kapseln von *Impatiens* erreichen auch in ihrer nickenden Lage durch seitliche Ausschleuderung eine erhebliche Wurfweite, und *Ecballium elaterium* mag mit den hier geschilderten Korrelationen verglichen sein, indem seine im Reifestadium schräg nickende Frucht die Samen an dem hinteren Ende nach oben ausspritzt.

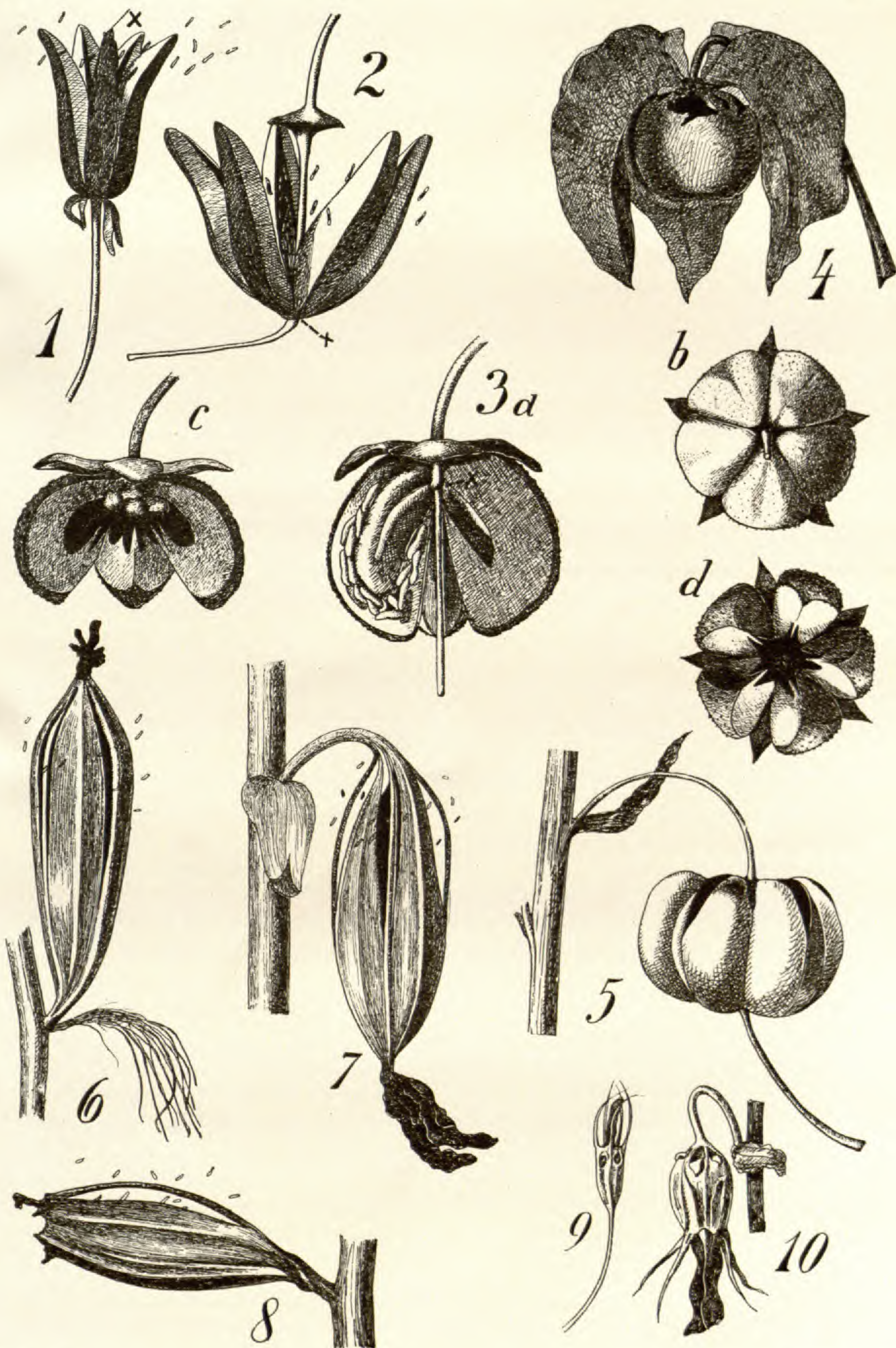
nicht als notwendige Anpassungen, sondern in gewissem Sinne ganz ähnlich wie die Reduktionserscheinungen parasitärer Organismen, nämlich als eine durch ersetzende Faktoren ermöglichte Veränderung der normalen aufrechten Stellung. Und ähnlich steht es meines Erachtens mit vielen Erscheinungen aus dem Formenschatz der belebten Natur gerade unter den allgemeinen lebens- und fortpflanzungswichtigen Vorgängen. Zwar schaffen die Organismen aus innerem Antrieb eine unübersehbar mannigfache Formenfülle, aber immer in dem bald weiter, bald enger gezogenen Rahmen der äußeren und inneren Lebensbedingungen und mit ihnen in inniger Verknüpfung.

Die vorstehend niedergelegten Beobachtungen habe ich im Jahre 1921 noch während meiner botanischen Tätigkeit teils im Botanischen Institut Nymphenburg, teils in der freien Natur angestellt. Herrn Dr. Rolf Nordhagen aus Kristiania, der in zuvorkommender Weise die Kosten der Illustrationen übernahm und damit die Drucklegung ermöglichte, bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Verzeichnis der Abbildungen auf Taf. VI.

- Fig. 1. *Rhododendron hirsutum*. Geöffnete Kapsel.
 „ 2. *Ledum palustre*. Dass.
 „ 3. *Calmia augustifolia*. Kapsel.
 Im ersten Herbst: a) im Längsschnitt (nat. Lage);
 b) in der Aufsicht (Griffelende).
 Im zweiten Herbst: c) seitlich nach Entfernung von zwei Karpellen;
 d) in der Aufsicht.
 „ 4. *Nicandra physaloides*. Frucht geöffnet, mit Kelch (zwei Kelchblätter entfernt).
 „ 5. *Ramischia secunda*. Geöffnete Kapsel in nat. Lage.
 „ 6. *Cephalanthera grandiflora*.
 „ 7. *Epipactis palustris*.
 „ 8. *Neottia nidus avis*.
 „ 9. *Campanula patula*.
 „ 10. *Campanula medium*.
- } Kapseln geöffnet in normaler Lage.

× bei Fig. 1, 2 und 3a bezeichnet zum Vergleich die Ansatzstelle des Griffels.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [116](#)

Autor(en)/Author(s): Troll Karl

Artikel/Article: [Öffnung und Samenentleerung an nickenden Kapsel Früchten 346-359](#)