Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung.

Von **Wilhelm Troll**, München.

Mit Tafel IV—VI und einer Textfigur.

„In Nature's infinite book of secrecy
A little I can read".
Shakespeare, Antony and Cleopatra.

Einleitung.

Nachdem Goebel in seinem Buche „Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung" die Entfaltungsbewegungen im allgemeinen dem kausalen Verständnis eröffnet und die großen Gesichtspunkte gewiesen hat, nach denen sie aufzufassen sind, sollen in vorliegender Arbeit die auf Wachstum beruhenden Bewegungen, die sich an den Staubblättern und Griffeln einer Reihe von Pflanzen zeigen, näher untersucht werden. Auch diese Bewegungen sind unter die Entfaltungsbewegungen zu rechnen, denn sie spielen sich hauptsächlich während des Heranreifens der genannten Organe ab, also während ihrer Entwicklung oder Entfaltung, und zwar namentlich in der letzten Phase derselben.

Es interessieren dabei vor allem zwei Fragen:

1. Sind die Bewegungen induziert oder autonom? Wie hängen sie mit dem Bau des Organes, an dem sie auftreten, zusammen?

2. Wie steht es um ihre teleologische Deutung? und damit im Zusammenhang: Kann man sie als Anpassungserscheinungen im darwinistischen Sinne auffassen?

Es ist also zunächst das Zustandekommen der Bewegungen zu untersuchen, d. h. der kausale Zusammenhang in ihrem Ablauf klar zu stellen, was bisher nur in ganz vereinzelten Fällen und unvollständig geschehen ist.

Eine sehr wichtige Rolle spielt dann das in Frage 2 formulierte Problem der Zweckmäßigkeit, das sich ja auf blütenbiologischem Gebiete bis heute einer rest- und kritiklosen Anerkennung erfreut. Erst Goebel

hat es hier in seinem eingangs zitierten Werke unter die kritische Lupe genommen. In engem Zusammenhang damit steht dann die Prüfung der darwinistischen Erklärungsversuche dieser Bewegungserscheinungen, deren Ergebnis bei dem Versagen des Darwinismus als erklärendes Prinzip auf ausgedehnten, beinahe allen Gebieten der Biologie von Interesse ist.

Bei der allgemeinen Kritiklosigkeit in teleologischen Ausdeutungen auf blütenbiologischen Gebieten, die man in der Literatur antrifft, ist eine strenge kritische Haltung sehr geboten. Mit dem gleichen Rechte, mit dem man bisher sich den Bewegungen von Staubblättern und Griffeln fast ausnahmslos in der Überzeugung näherte, sie müßten „Ziel und Zweck" haben — wobei man sogar den Tatsachen Gewalt antat —, mit demselben Recht kann man sich auf den entgegengesetzten Standpunkt stellen und nur dort teleologische „Bezüge" gelten lassen, wo solche sich experimentell nachweisen lassen oder doch wahrscheinlich gemacht werden können. Das aber ist der Standpunkt wahrer kritischer Naturforschung.

Den nun folgenden Einzeldarstellungen sei

Ruta graveolens L.

vorangestellt, schon deshalb, weil sie den besten Einblick in die Art und Weise gewährt, wie man sich bisher den hier in Rede stehenden Erscheinungen genähert hat.

Die Bewegungen der Staubblätter dieser Pflanze haben seit Linné die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen. Linné beschrieb sie 1735 in seiner Schrift „Disquisitio de sexu plantarum" (27). Nächst Linné beschäftigte sich Koelreuter mit Ruta. Ihm ist die Linnésche Beschreibung anscheinend nicht bekannt; denn auf p. 20 seiner vorläufigen Nachricht weist er ausdrücklich darauf hin, daß die „die Bewegung der Staubfäden betreffende Entdeckung" außer ihm noch niemand gemacht hat. Ganz auf ihm fußt Medicus in seiner Schrift „Von der Neigung der Pflanzen sich zu begatten", worin er sich auch für Ruta interessiert. Noch vor ihm unterzog Chr. K. Sprengel die Blüte genaueren Beobachtungen (38), die ihn zur Entdeckung der Dichogamie führten.

Auf diesen Beobachtern fußen alle Mitteilungen späterer Autoren, die samt und sonders nichts wesentlich Neues hinzufügten und über vage teleologische Vermutungen nicht hinauskamen. Erst durch Goebel (11) wurde in neuester Zeit eine kausale Betrachtung dieser Bewegungserscheinungen angebahnt.

Bei der Entfaltung der Blüte bewegen sich die Staubblätter mit den Blumenblättern nach außen und krümmen sich dann in derselben Ebene zurück über die noch unentwickelte Narbe unter gleichzeitigem starkem Längenwachstum; hier öffnen sich die Antheren. Nach einiger Zeit krümmen sich die Filamente wieder nach außen, doch gelangen sie dabei nicht mehr bis zur Horizontalen, wie bei der ersten Bewegung. In dieser Sellung vertrocknen sie. Unterdessen hat sich der Griffel stark in die Länge gestreckt und es ist an ihm die Narbe gereift.

Daß die erste Bewegung der Staubblätter keine passive ist, wie man vermuten könnte, läßt sich leicht nachweisen. Entfernt man an älteren Blütenknospen oder sich öffnenden Blüten die Blumenblätter, in denen die Staubblätter stecken, so krümmen sich die Filamente dennoch nach außen, ja noch viel weiter als bei Anwesenheit der Blumenblätter, beinahe bis vertikal nach abwärts. Das Experiment wurde schon von Goebel ausgeführt (11, p 312). Es werden also die Filamente an der vollen Entfaltung ihrer zunächst durch epinastisches Wachstum veranlaßten Bewegung durch die Blumenblätter verhindert, ihre Abwärtsbewegung ist eine aktive, sie werden nicht von den kapuzenförmigen Blumenblättern, in denen sie geborgen sind, mit nach außen geführt. Und so ist es unrichtig oder führt doch wenigstens zu falschen Vorstellungen, wenn Kirchner (11, p 110) schreibt: „Beim Aufblühen spreizen sich ihre vier kapuzenförmigen Kronblätter in eine horizontale Lage auseinander und nehmen dabei die meist zu zwei in ihnen eingeklemmten Staubblätter mit sich“ (vom Verf. gesperrt!); ebenso Carlet (4): „Quand la fleur s'épanouit, chaque pétale emmêne avec lui les étamines, qu'il contient dans sa cavité . . .“ Schon Medicus äußerte sich so, doch fiel ihm auf, daß die Staubblätter so fest auf dem Blumenblatt aufliegen, „daß man glauben sollte, sie wären ein Teil dieses Blumenblattes, in dessen Höhle sie liegen“.

Auf die epinastische erste Krümmung folgt eine energische hyponastische Krümmung, die sich wie die erste nicht ganz auswirken kann und das Filament gegen den Fruchtknoten preßt. Entfernt man nämlich vorsichtig das Gynaeceum aus der Blüte, so laufen die Filamentbewegungen in genau derselben Weise ab wie in unverletzten Blüten, ja die Staubblätter krümmen sich sogar noch ein gutes Stück gegen die Wundfläsche, womit gezeigt ist, daß sie in normalen Blüten durch den Fruchtknoten an der vollständigen Ausführung ihrer Bewegungen verhindert werden.

Die hyponastische Krümmung wird durch eine epinastische abgelöst, die das Filament aber nicht mehr bis zur Horizontalen führt,

da inzwischen das Wachstum erlischt. Darauf vertrocknet das Staub blatt schnell.

Eine nochmalige aktive Aufwärtsbewegung, wie sie zuweilen angegeben wird (24, 32, 40) konnte Verf. nie beobachten; in den wenigen Fällen, wo er eine solche Aufwärtsbewegung antraf, war sie auf Welk- und Schrumpfungserscheinungen zurückzuführen, also passiver Natur; die zuletzt tätige Wachstumszone auf der Oberseite des Filamentes wird schneller und stärker schrumpfen als die Unterseite und so die Aufwärtskrümmung bedingen. Das läßt sich durch einige kleine Versuche erhärten.

Die in Rede stehende Aufwärtsbewegung tritt regelmäßig ein, wenn man den Fruchtknoten entfernt (energischer Wasserverlust!)

Sie tritt in so behandelten Blüten sehr schnell ein, wenn man auf die Wundfläche einen Tropfen Glyzerin gibt.

An Blüten, die in der angegebenen Weise behandelt und unter Wasser gebracht wurden, zeigte sich keine Aufwärtskrümmung an den Filamenten.

Bringt man auf ein entsprechendes Filament ein wenig Glyzerin auf dessen basale Oberseite, so erfolgt die Aufwärtskrümmung.

Endlich wird in vielen Fällen durch nicht zu spätes Einlegen in Wasser nach Beendigung der Aufwärtskrümmung diese rückgängig gemacht.

Daraus dürfte zur Genüge hervorgehen, daß es sich in der Tat um eine Welkerscheinung handelt.

Die Staubblätter richten sich also nicht „vor dem Verwelken“ (24, p. 110), sondern, wenn überhaupt, während des Verwelkens noch einmal in die Höhe. Es ist die Erörterung dieser Frage deshalb interessant, weil die Erscheinung teleologisch ausgewertet worden ist, insofern, als man sie zur Herbeiführung der Selbstbestäubung bei ausgebliebener Fremdbestäubung erfolgend betrachtet hat, so H. Müller (32) und Kirchner (24, p. 110), der schreibt: „Zwar richten sich bisweilen vor dem Verwelken alle Staubblätter noch einmal in die Höhe und, wenn dann die Antheren noch nicht abgefallen sind und noch Pollen führen, so kann wohl etwas davon auf die darunter stehende Narbe fallen, indessen ereignet sich das nur ausnahmsweise.“ Beobachtet hat Kirchner das, dem Wörtchen „wohl“ nachzuschließen, nicht. Es ist auch abgesehen von anderen Momenten deshalb nicht möglich, weil die Staubblätter nicht mehr bis über die Narbe übergebogen werden, wie Verf. selbst beobachtete und was auch aus einer weiter unten anzuführenden Bemerkung Urbans hervorgeht. Bei einer Blüte wie der von Ruta, die so ausgiebig von Insekten besucht wird, wird die Fremdbestäubung

höchstens während einer längeren Regenzeit ausbleiben (wie eine solche in der Heimat der Pflanze nicht in die Blütezeit fallen dürfte!). Nun ist der Pollen von Ruta gegen Nässe sehr empfindlich. In destilliertem Wasser oder Regenwasser auf dem Objektträger keimt er, wie wiederholte Versuche zeigten, schon nach ca. 12 Stunden. Oeffnen sich die Antheren also in einer Regenperiode, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß sämtlicher Pollen verdirbt, d. h. auf den Antheren auskeimt. In diesem Falle hilft die Aufkrümmung der Filamente auch nicht mehr.

Übrigens scheint infolge des durch die höhere Temperatur bewirkten schnelleren Vertrocknens der Filamente deren Aufrichten besonders häufig in der südlichen Heimat vorzukommen, wie es auch sehr regelmäßig eintrat, wenn Verf. die Blüten in Ofennähe brachte. Wenigstens geht das aus einer dem Verf. von Herrn Geheimrat Dr. Kirchner in dankenswerter Weise überlassenen Beobachtungsnotiz (Torbole am Gardasee, 1896) hervor.

Auch Urban kommt hinsichtlich der Selbstbestäubung zu einem negativen Urteil: „Beim Abfallen der Petala richten sich die Filamente wieder auf oder legen sich dem heranwachsenden Ovarium an; eine nachträgliche Sichselbstbestäubung kann aber nicht mehr erfolgen, da ihre Antheren entweder abgefallen oder gänzlich verstäubt sind, überhaupt auch gewöhnlich nicht bis genau über die Narbe gebogen werden.“ Letztere drei Tatsachen kann Verf. nur bestätigen.

Zu einem kuriosen Beweis gestaltet sich das Urbansche Zitat für Beyer (2), wenn sein Inhalt in allen Fällen zutreffend ist, nämlich zu einem Beweis dafür, „daß die Blüte infolge der Bewegungsweise ihrer Filamente und sonstiger Vorzüge so sicher Kreuzbefruchtung erleidet, daß sie im Begriffe steht, das letzte Auskunftsmittel zum Ersatz derselben bei ausbleibendem Insektenbesuche aufzugeben. Daß aber die letzte Bewegung dann wenigstens der Eigenbestäubung bei einer nicht sehr weit zurückgelegenen Generation gedient hat, scheint mir über jeden Zweifel erhaben“. Dem Verfasser scheint es dagegen auf Grund seiner Beobachtungen an der Pflanze über jeden Zweifel erhaben, daß dem nicht so ist, daß es sich hier vielmehr lediglich um eine papierene Konstruktion handelt und nicht um eine durch Beobachtung und Versuch erhärtete Tatsache.

Es entsteht nun die Frage nach der Wachstumsverteilung innerhalb des Filamentes während seiner periodischen Bewegungen. Zur Untersuchung dieser Frage wurde die Methode der Tuschemarken angewandt, indem an den Filamenten an deren Ober- und Unterseite eng aneinander feine Pünktchen mit Tusche aufgetragen wurden. Die

Stellen stärksten Wachstums waren dann durch diejenigen Stellen bezeichnet, an denen die Tuschemarken am weitesten auseinander gerückt waren. Und das war sowohl für die Aufwärts- wie für die Abwärtsbewegung jedesmal die Basis des Filamentes (unteres Drittel bis Viertel). Fast während der ganzen Dauer der Bewegung streckt sich außerdem das ganze Filament in die Länge, wie die Tuschemarken dartun, und wie folgende Messung an dem ersten episepalen Staubblatt einer Blüte zeigt:

Länge des Filamentes im Blumenblatt der geöffneten
Blüte . . . . . 5 mm,
nach Zurücklegen des halben Weges nach aufwärts 6,7 mm,
bei der Dehiszenz (über dem Fruchtknoten) . . . 7,5 mm,
bei Beginn der Rückwärtskrümmung . . . . . 7,9 mm,
nach eingetretenem Stillstand der Bewegung . . . 7,9 mm.

Als Ergänzung zu dem Tuschemarkenexperiment wurde noch ein Versuch angestellt. Es wurde die Basis von Staubfäden eben geöffneter Blüten eingegipst; so trat dann keinerlei Krümmung ein, ein Beweis dafür, daß das zur Krümmung führende epi- bezw. hyponastische Wachstum an der Filamentbasis lokalisiert ist.

Es soll hier anschliesend kurz untersucht werden, ob nicht auf experimentellem Wege Störungen in der Reihenfolge der Entfaltung der Staubblätter zu erzielen sind. Wie Goebel (11, p. 312 ff.) nachgewiesen hat, handelt es sich hier um kryptodorsiventrale Blüten. Die Dorsiventralität, an jungen Blüten auch aus der verschiedenen Stärke der Blumenblätter ersichtlich, äußert sich vor allem in der Entfaltungsfolge der Staubblätter, die nur selten Unregelmäßigkeiten aufweist.

Es wurde versucht, durch Extirpation einzelner Staubblätter eine Abänderung in der Reihenfolge der Entfaltung zu erzielen. Zu diesem Ende wurde gleich nach dem Öffnen an verschiedenen Blüten das erste, das zweite, das dritte und das vierte Kelch- bezw. Kronstaubblatt entfernt, auch gleichzeitig zwei. Es zeigte sich aber in keinem Falle irgendeine Störung der normalen Reihenfolge. Auch trat keine zeitliche Verkürzung im Gesamtablauf der Entfaltung der Blüte ein, vielmehr wurde das Intervall, das die Bewegung des extirpierten Staubblattes beansprucht hätte, ausgespart.

Auch die Extirpation des Gynaeceums konnte den Entfaltungsablauf nicht beeinflussen.

Von Wichtigkeit ist die Frage, ob die Staubblattbewegungen bei Ruta von äußeren Faktoren abhängig sind, wovon Licht und Schwerkraft in Betracht kommen, oder ob sie autonom verlaufen, d. h. einfache, von den genannten Faktoren nicht direkt abhängige Wachstumsbewegungen sind.

In der Literatur finden sich darüber nur spärlich unvollsändige Bemerkungen. Am bestimmtesten äußert sich Koelreuter. Dieser ausgezeichnete alte Forscher sagt, „daß das Licht auf diesen Umstand keinen sonderlichen Einfluß haben muß; denn ich habe durch Versuche gefunden, daß die Staubfäden, unter einerlei Grad der Wärme, ihr Amt in einem ganz dunklen Zimmer ebenso geschwind und ebenso sicher als unter freiem Himmel verrichtet haben". Vorher bemerkt er kurz: „Mitten im Sommer, wenn die Hitze groß ist, verrichten die Staubfäden ihr Amt in zween bis drey Tagen. Je kälter aber nach und nach die Witterung gegen den Herbst zu wird, desto langsamer geht es auch damit her. Sie gebrauchen alsdann oft mehr als 8 Tage Zeit dazu." Er hat also schon klar erkannt, daß die Bewegungen vom Licht nicht abhängig sind und daß die Temperatur von entscheidendem Einfluß auf die Dauer des Bewegungsablaufes ist.

Die nächsten Angaben finden sich über 100 Jahre später bei Carlet (4), sind aber außerordentlich unvollständig. Er schreibt: „ . . les mouvements s'effectuent plus rapidement au soleil qu'a la lumière diffuse; l'obscurité les anéantit presque completement." Danach scheint es, als wäre das Licht bestimmend für den Ablauf der Bewegungen. Ebenso äußert sich Macchiati (29); nach ihm braucht ein Staubblatt zur Beendigung seiner periodischen Bewegungen $4\frac{1}{2}$ Stunden, wovon $1\frac{1}{2}$ Stunden auf den Aufenthalt über der Narbe treffen. Dem fügt er folgendes bei: „Devo però aggiungere che i movimenti si compiono così celeri alla luce solare; mentre alla luce diffusa impiegano maggior tempo per compiere l'evoluzione staminale; si rendono poi pressochè nulli durante la notte."

Goebel (11) hält im Anschluß an Macchiatis Bemerkung den Vorgang für einen vom Lichte induzierten, betont aber die Notwendigkeit genauerer Untersuchungen, besonders auch eine Prüfung des Einflusses der Temperatur. Diese Untersuchungen scheinen schon von Hansgirg ausgeführt worden zu sein nach der Bemerkung auf p. 300 seiner phytodynamischen Untersuchungen (15) zu schließen. Verf. kam durch die folgenden Versuche zu demselben Ergebnis.

Daß die Schwerkraft die Bewegungen induziere, war von vornherein sehr unwahrscheinlich. Umkehrversuche mit negativem Ausfall bestätigten diese Vermutung.

Um den Einfluß des Lichtes festzustellen, wurde eine kräftige Infloreszenz in einem mit Ruta bepflanzten Beete verdunkelt. Der Bewegungsablauf in den verdunkelten Blüten zeigte kaum merkliche

zeitliche Differenzen gegenüber den in den nichtverdunkelten Vergleichsblüten.

Es wurden nun kräftige Infloreszenzen in Wasser gestellt, verdunkelt und im Warmhaus bei einer Temperatur von 28°—30° C beobachtet. Dieser Versuch zeigte, daß die Bewegungen vom Licht absolut unabhängig sind, denn sie liefen an den verdunkelten, warm gehaltenen Pflanzen schneller ab als unter normalen Verhältnissen an Pflanzen, die im Freien sich befanden. Während der Vorgang an dem ersteren ca. 20 Std. beanspruchte, verlief er an den letzteren in 45 Std., beanspruchte also mehr als die doppelte Zeit.

Es blieb nun zur Vervollständigung noch die Untersuchung des Einflusses der Temperatur übrig. Zu dem Ende wurden von zwei Infloreszenzen die eine in einer Temperatur von 17° C gehalten, die andere in einer solchen von 35° C, beide nicht verdunkelt, und die Zeitdauer der Bewegung des ersten epipetalen Staubblattes gemessen. Für die unter 17° befindliche Pflanze ergab sich eine Gesamtdauer der Bewegung von $14^1/_2$ Std., wovon $2^1/_2$ Std. auf die Aufwärtskrümmung, 6 Std. auf die Ruhe am Fruchtknoten und 6 Std. auf die Zurückkrümmung trafen. Die unter 35° C befindliche Pflanze bot folgende Zahlen: Gesamtdauer $4^1/_4$ Std., wovon $^3/_4$ Std. auf die Aufkrümmung, 2 Std. auf die Ruhe am Fruchtknoten und $1^1/_2$ Std. auf die Zurückkrümmung trafen.

Aus diesen Zahlen erhellt ohne weiteres die große Abhängigkeit des Bewegungstempos von der Temperatur. Das ist aber keineswegs verwunderlich. Handelt es sich ja um eine Wachstumsbewegung. Und da die Wachstumsprozesse allgemein bei günstigerer höherer Temperatur schneller ablaufen als bei niederer Temperatur, so ist das Ergebnis ohne weiteres klar.

Die Staubblattbewegungen von Ruta müssen also zu den autonomen Bewegungen gerechnet werden. Freilich ist die Grenze zwischen autonomen und induzierten Bewegungen keine scharfe. Denn schließlich hängt jeder Lebensvorgang von äußeren Faktoren ab, die hier stattfindenden Bewegungen als von der Wärme induziert auszusprechen, wäre eine recht plumpe Umschreibung der Tatsache, daß wie bei allen Pflanzen, so auch bei Ruta das Wachstum nur in einem bestimmten Temperaturintervall und darin wieder verschieden rege stattfindet.

Für den Antagonismus im Wachstum der Ober- und Unterseite der Filamentbasis und damit für das Zustandekommen der Krümmungsbewegungen läßt sich eine anatomische Ursache auf Filamentquerschnitten unschwer feststellen (Fig. 1). Gerade an der Basis nämlich ist das

Filament ausgesprochen dorsiventral gebaut, nach oben geht der dorsiventrale Bau allmählich in den radiären über. Dadurch wird verständlich gemacht, warum nur in der Basis des Filamentes eine Krümmung erfolgt, während sich doch das Längenwachstum über das ganze Filament erstreckt. Die Dorsiventralität bedingt eben eine verschieden hohe Intensität im Wachstum der Ober- und Unterseite und in ihr ist auch der Grund für die zeitlichen Differenzen im Auftreten des epi- bezw. hyponastischen Wachstums zu sehen. Kabsch (22) macht eine Mitteilung, nach der die Bewegungen der Rutafilamente wie durch ein Gelenk vermittelt wären. An der Stelle nämlich, wo das „Staubgefäß" dem Blütenboden eingefügt ist, soll das Zellgewebe in einem Halbkreis etwas dichter erscheinen und vom Zellgewebe des Fruchtbodens selbst durch zwei Reihen sehr zarter, durchsichtiger Parenchymzellen getrennt werden. Verf. muß gestehen, daß es ihm nicht gelungen ist, irgendeine besondere Struktur aufzufinden, die man als Gelenk ansprechen könnte, und eine solche müßte doch vorliegen, wenn man von einer Gelenkbewegung sprechen will.

Damit ist der kausale Zusammenhang in der Filamentbewegung klar gelegt. Im folgenden sollen nun ihre teleologischen Deutungen einer Kritik unterzogen werden. Schon Goebel hat das kurz getan (11). Hier soll seine Kritik lediglich vervollständigt werden. Koelreuter (26) und Medicus (30) fassen die Bewegung als Einrichtung zur Selbstbestäubung auf. Diese Auffassung reicht unglaublicherweise bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts herein. Noch 1863 schreibt Treviranus (39), die Näherung der Staubfäden und Narben gegeneinander spräche für Selbstbefruchtung. Es ist wohl zu beachten, daß er die erste (aktive) Aufwärtsbewegung der Staubblätter in der angegebenen Weise deutet.

Dieser Richtung tritt Sprengel (38) gegenüber, indem er in seiner naiv-teleologischen Naturauffassung dartut, es könne ja doch die Blume von ihrem Saft keinen Nutzen haben, wenn die Sache sich so verhielte. Die Bemerkung C. F. Boeckh's in seiner Übersetzung von Bonnets Usage de feuilles (3): „Langsam neigt sich der Staubfaden der Raute zu dem geliebten Weibchen hin, wenn er ausgerüstet zu dem Geschäfte der Liebe, wenn sie empfänglich für diese süße Freude ist . . . Darwin glaubt, ein eigenes Sinnesorgan leite diese vegetabilischen Verliebten, ein Organ, das unserem Geruchsorgan analog sein soll" (zitiert nach Goebel (11, p. 315), entlockt uns heute nunmehr ein mitleidiges Lächeln. Daß dieser naive Anthropomorphismus aber noch keineswegs überwunden ist, sondern nur in modernes Gewand

gehüllt noch fortlebt, zeigt eine Bemerkung R. H. Francés in seiner Studie über Parnassia palustris, wo er meint: „Die Antheren krümmen sich zur Zeit der Reife so auffällig über den Ort der Narbe, daß man sich immer wieder verlockt fühlt an chemotropische Reizung zu denken" (10, p. 25). Anstatt zu dem einfachen Experiment der Fruchtknotenexstirpation zu greifen, ergeht man sich in Phantasiegebilden!

Sprengel gibt, wiewohl er sonst darin gewiß nicht sparsam ist, für Ruta keine teleologische Deutung der Filamentbewegung. Diese wurde ihr erst in ausgedehntem Maße zuteil bei dem Wiederaufleben blütenbiologischer Forschung um die Mitte des vorigen Jahrhunderts.

Da meint zunächst Kabsch (22), es suchten alle diese verschiedenen Bewegungserscheinungen die Befruchtung zu vermitteln, welche sonst infolge des eigentümlichen Baues der Blüte erschwert, wo nicht unmöglich wäre.

Ähnlich äußert sich Hildebrand (17, p. 22) und nach ihm H. Müller (32), dessen Angaben Knuth (25) verwertet. Goebel (11) unterzieht beider Angaben einer kurzen, aber scharfen Kritik und kommt zu dem Ergebnis, daß man die jetzt herrschenden teleologischen Deutungen der Staubblattbewegungen nicht als gesichert betrachten könne. Die Vermutung, daß sie überhaupt jeden sicheren Haltes entbehren, lag nahe, als Verf. darin ging, dies experimentell zu beweisen.

Zu diesem Ende wurden in einem von Ruta bestandenen Beete des Münchener botanischen Gartens in den Blüten einer größeren Zahl von Infloreszenzen die einzelnen Staubblätter beim Öffnen der Knospen an der Basis eingegipst, so daß ihre Antheren sich nicht bewegen konnten und sich in der Außenstellung öffnen mußten; und zwar wurden — um Fälschungen zu vermeiden — alle schon in der Entfaltung ihrer Staubblätter begriffenen Blüten entfernt. Das ganze Beet war also nur von Pflanzen bestanden, deren Blüten in der beschriebenen Weise behandelt waren. Dieses Verfahren wurde bei anhaltend günstigem Wetter fast 3 Wochen hindurch fortgesetzt, bis 208 Blüten sich entfaltet hatten. Der Insektenbesuch war rege, die Blüten setzten auch — wie das sonst bei Ruta die Regel ist — sehr reichlich an, von den 208 Blüten erzeugten nur 7 keine Früchte, ein Verhältnis, das, wie die Kontrolle an anderen Beeten ergab, durchaus normal ist.

Damit dürfte nun auch erwiesen sein, daß die Stellungsänderungen der Staubblätter keine Anpassungserscheinung darstellen. Sie mögen für eine sichere Bestäubung geeignet sein, notwendig sind sie nicht. Daß sie „die relativ beste der verschiedenen Möglichkeiten darstellen", ist jedenfalls sehr unwahrscheinlich gemacht, wo nicht widerlegt.

Wenn nun schon die Bewegung, so wie sie sich vor unseren Augen abspielt, keinen eigentlichen Nutzen hat, so kann sie auch unmöglich durch Häufung kleiner Abweichungen entstanden und im „Kampf ums Dasein“ herangezüchtet worden sein.

Vielmehr fassen wir die Erscheinung mit Pfeffer (33) und Goebel (11) als periodische Bewegung eines Blattorganes auf. „Solche Bewegungen treten ja . . . bei der Entfaltung der Laubblätter — auch bei den der Infloreszenzen nicht selten auf. In Blüten sind sie weniger häufig . . .“ (Goebel). Sollten die Bewegungen, was nach obigem sehr unwahrscheinlich gemacht ist, wirklich einige Bedeutung haben, so könnte darin lediglich die Ausnützung eines anderweitig bedingten Vorganges zu erblicken sein. Es würde sich dann hier ähnlich verhalten wie bei der Frage nach dem Nutzen des sukzessiven Öffnens der Antheren bzw. der Beendigung der Staubblattentwicklung. Ursächlich beruht die ungleichzeitige Pollenentleerung letzten Endes auf der Dorsiventralität der Blüten, also auf Ernährungsverhältnissen. Die Erscheinung wird nachträglich insofern zum Vorteil für die Pflanze, als dadurch die Wahrscheinlichkeit der Bestäubung erhöht wird, wofür aber die Reihenfolge der Antherenreife ganz gleichgültig ist (Goebel, 11).

Ähnliche Bewegungserscheinungen wie in den Blüten von Ruta zeigen sich in denen von

Barosma.

Untersucht wurde Barosma foetidissima Bartl. et Wendl.. Wenn sich die kleine weiße Blüte öffnet, so sind die Filamente noch ganz kurz und deshalb die Antheren noch auf dem Blütengrund geborgen. Der Griffel ist nur als kurzer Fortsatz des Fruchtknotens entwickelt. Übrigens sind nur die episepalen Staubblätter fertil, die epipetalen sind staminodial ausgebildet und umschließen als enge Röhre den Griffel, der beim Öffnen der Blüte ganz in ihr geborgen ist (Fig. 2).

Zunächst erfolgt wie bei Ruta eine aktive Bewegung der Staubblätter nach außen, die bis in die Vertikale abwärts führt, so daß das Filament eine schwanenhalsartige Krümmung zeigt (Fig. 2). Es sind eben hier die Blumenblätter klein und schwach und lassen zwischen sich große Lücken, sie legen so nicht wie bei Ruta dem Filament ein Hindernis in den Weg, so daß dieses sich in seiner Bewegung voll auswirken kann (ähnlich wie diejenigen von Ruta bei Amputation der Blumenblätter). Außerdem krümmen sich nur die fertilen Staubblätter, die episetal, also in den Lücken zwischen den Blumenblättern stehen, nach außen. Die starke Überkrümmung der Filamente ist also durchaus nichts Eigenartiges.

Aus der erwähnten Stellung führt ein starkes hyponastisches Wachstum, das neben einem allgemeinen Streckungswachstum auftritt, die Staubblätter wieder nach oben. Dabei hat sich das Filament vollkommen gerade gestreckt; und nun öffnen sich die Antheren. Aus dieser Stellung endlich bewegen sich die Filamente durch abermalige Krümmung ihrer mittleren Partie wieder nach außen; diese Bewegung kommt aber bald zum Stillstand, nämlich wenn der obere Filamentabschnitt einen Winkel von ungefähr 150° mit dem unteren bildet (Fig. 2). Hier kommen die Antheren nicht über den Fruchtknoten zu stehen wie bei Ruta, sondern das Staubblatt bildet mit der Blütenachse einen spitzen Winkel.

Nach den Staubblättern entfaltet sich die Narbe, die Blüte ist also ausgesprochen proterandrisch. Vorher aber führt der Griffel merkwürdige Krümmungsbewegungen aus, die sein starkes Längenwachstum begleiten. Zunächst krümmt er sich durch die Staminodien, Staub- und Blumenblätter hindurch nach außen mit der Spitze nach unten; sodann wird diese Krümmung, die vielfach keine symmetrische, sondern korkzieherartige ist, wieder ausgeglichen, und wenn die Staubblätter sämtlich verstäubt sind, hat er sich völlig gerade gestreckt und ragt in der Blütenmitte frei über den Staminodienkranz vor (Fig. 2 u. 3).

Die Entfaltungsfolge der Staubblätter ist die gleiche wie bei Ruta und, soweit Verf. sehen konnte, auch sehr regelmäßig. Zunächst führt das abaxiale Staubblatt die beschriebenen Bewegungen aus, ihm folgt ein seitlicher Nachbar usw. genau wie bei Ruta. Die Blüten sind also offenbar auch dorsiventral.

Die Frage nach dem autonomen bzw. induzierten Charakter dieser eigenartigen Bewegungen wurde durch den Versuch, wie zu erwarten war, in ersterem Sinne beantwortet. Umkehrversuche zeigten, daß die Schwerkraft weder bei den Staubblattbewegungen noch bei denen des Griffels im Spiele ist trotz der starken Abwärtskrümmungen. Sodann wurden Blütenstände verdunkelt, was ebenfalls die Bewegungen nicht beeinflußte, diese liefen sogar wie bei Ruta im Warmhaus im Dunklen schneller ab, als bei gewöhnlicher Temperatur im Hellen. Es sind also auch hier ausgesprochen autonome Bewegungen, und zwar Wachstumsbewegungen, die deshalb natürlich in ihrem Tempo stark von der Temperatur der Umgebung beeinflußt sind.

Zum Unterschied von Ruta liegt hier die Zone stärksten Wachstums offenbar ungefähr in der Mitte des Filamentes. Diesem Umstande sind die eigenartigen Krümmungen zuzuschreiben. Zwar ist der basale Teil des Filamentes stärker dorsiventral gebaut als der

mittlere (Fig. 4), doch ist der Unterschied nicht sehr groß. Dagegen ist der Querschnitt des mittleren Filamentteiles voluminöser als der basale; es werden sich hier deshalb lebhaftere Wachstumsvorgänge abspielen als in jenem. Die Dorsiventralität wird dazu, wie wohl schwächer ausgeprägt als an der Basis, eine verschieden starke Wachstumsintensität von Ober- und Unterseite bedingen, andererseits auch wieder die Ursache für die zeitlichen Differenzen im Wachstum von Ober- und Unterseite in sich schließen und so die Krümmung hervorrufen. Diese erscheint somit als Folge des anatomischen Baues des mittleren Filamentabschnittes.

Während der Aufwärtsbewegung der Filamente spielt sich eine leichte, bis 90° führende Torsion sehr häufig ab, erkenntlich an der Stellung der Anthere (Fig. 2). Sie wird während der Aufkrümmung wieder rückgängig gemacht. Offenbar hat sich ihre Ursache in einem nicht vollständig symmetrischen Bau des Filamentes, der ein etwas ungleichmäßiges Wachstum bedingt, von dem aber auf Quer- und Längsschnitten sowie in der Flächenansicht im allgemeinen nichts zu erkennen ist.

Merkwürdiger sind die Griffelbewegungen. Es kommen symmetrische und fast noch zahlreicher asymmetrische Krümmungen vor. Eine bestimmte durch die Bütensymmetrie bedingte Ebene, in der diese Bewegungen ablaufen, ist nicht vorhanden, die Richtung ist vielmehr eine ganz willkürliche. Sie hängt einzig vom Bau des Griffels ab.

Dieser hat im allgemeinen einen rundlichen Querschnitt, der drei Sektoren erkennen läßt, was außer am Umriß auch an der Dreizahl der im Zentrum zusammengedrängten Leitbündel hervortritt. Diese drei Sektoren sind nun nie gleich stark ausgebildet. In Fig. 5, *I* ist der Querschnitt eines Griffels abgebildet, der eine symmetrische Krümmung ausführt. Wie man sieht, nimmt einer der drei Sektoren beinahe die ganze eine Hälfte des Querschnitttes ein, die beiden übrigen teilen sich gleichmäßig in die andere. Der Querschnitt ist also dorsiventral. Die Dorsiventralität tritt nun nicht bloß im Bau, sondern auch in der Wachstumsverteilung hervor, insofern, als der Plusteil des Griffels zunächst stärker wächst als der Minusteil. Dadurch wird natürlich ein mehr oder weniger starkes Überkrümmen in der Symmetrieebene bedingt. Später tritt auch an der Minusseite lebhaftes Wachstum auf, wodurch die Krümmung wieder ausgeglichen wird. Es wird die Plusseite wohl zunächst sämtliches plastisches Material auf sich konzentrieren eben als die geförderte Seite und so das Wachstum der Minusseite zum größten Teil unterdrücken. Wenn sie ihre Wachstumstätigkeit

beendet hat, hört die Hemmung der Minusseite auf und sie kann nun das Versäumte nachholen.

Der Querschnitt eines Griffels, der eine Torsion ausführte, ist in Fig. 5, *II* abgebildet. Hier sind alle drei Sektoren verschieden stark ausgebildet und eine Symmetrieebene ist nicht zu erkennen, es handelt sich also um ein ausgesprochen asymmetrisches Organ. Dazu kommt noch ein, wenn auch sehr steiler, so doch deutlich schiefer Verlauf der Epidermiszellen zur Längsachse (Fig. 6). Auch hier tritt, wie in dem dorsiventralgebauten Griffel, das Längenwachstum zunächst in den geförderten Teil hervor. Es führt im Gefolge des asymmetrischen Baues und des gedrehten Verlaufes der Epidermiszellreihen natürlich zu schraubenförmigen Krümmungen, zu Torsionen.

Symmetrische und asymmetrische Krümmungen sind also eine Folge des entsprechenden Griffelbaues, was besonders für die Torsionen zu betonen ist. Das ungleiche Verhalten der Griffelsektoren ist kein durch äußere Einflüsse induziertes und tritt namentlich in den zeitlichen Differenzen im Auftreten des Streckungswachstums in den einzelnen Sektoren zutage.

Was die teleologische Deutung dieser Staubblatt- und Griffelbewegungen betrifft, so ist darüber im allgemeinen das gleiche zu sagen wie bei Ruta. Für die Staubblattbewegung ist nach den Ergebnissen bei Ruta kein einschneidender Nutzen einzusehen und ebenso nicht für die Nutationsbewegung des Griffels, wie schon Goebel (11) zeigte. „Im Wege" würde er nicht sein, wenn er gerade emporwachsen würde, so wenig wie bei Ruta, wo er infolge seines radiären Baues gerade emporwächst. Und so gilt wohl, was Goebel davon sagt: „Es handelt sich also bei den Staubblättern wie beim Griffel um Nutationsbewegungen einer Rutacee, die zeigen, daß sie nicht des Nutzens wegen erworben, wenn auch nützlich sein können." Eine Deutung derselben im Sinne der Selektionstheorie ist darnach nicht möglich. Vielmehr handelt es sich um Bewegungen, die hier im Gefolge der Entfaltung der Blütenorgane auftreten lediglich auf Grund der beschriebenen Baueigentümlichkeiten; die in anderen ähnlichen Blüten wegen des Fehlens der letzteren nicht vorkommen bezw. anders verlaufen, wobei man nur an die Entfaltung des Rutagriffels denken möge.

Ein weiteres Beispiel einer Rutacee wurde in

Coleonema album Bartl et Wendl.

untersucht. Die kleinen weißen Blüten sind denen des eben behandelten Barosma sehr ähnlich gebaut; Kelch- und Blumenblätter schließen indes

hier zu einer Röhre zusammen. Es ist nur ein vertiler Staubblattkreis vorhanden; der epipetale ist staminodial entwickelt.

Dagegen zeigen sich in Staubblatt- und Griffelentfaltung Abweichungen von Barosma (Fig. 7).

Zunächst krümmt sich das Staubblatt, indem es zugleich stark in die Länge wächst, in weitem Bogen nach innen, so daß es meist die gegenüberliegenden Blütenorgane berührt. In dieser Stellung öffnet sich die Anthere. Sodann bewegt es sich unter abermaligem starkem Streckungswachstum zurück und streckt sich gerade. Entfernt man jedoch die Blütenhülle, so krümmt es sich in der mittleren Filamentzone, ähnlich dem Barosmastaubblatt, nach außen bis zu einem Winkel von ungefähr 135° mit seiner unteren Hälfte. Es wird also, wie das bei Ruta der Fall ist, durch die Blütenhülle gehindert, seine Bewegungen vollständig auszuführen. In diesem Stadium überragen die Antheren die Kronröhre um ein Weniges.

Beim Verstäuben der Antheren ist der Griffel noch ganz kurz und die Narbe noch nicht voll entwickelt. Während des Ablaufes der Filamentbewegungen streckt er sich und krümmt sich gleichzeitig, ohne daß sich eine bestimmte Richtung zur Blütensymmetrie festlegen ließe, in seinem terminalen Teil zur Seite bis schwach nach unten. Diese Krümmung wird rückgängig gemacht und wenn die Staubblätter ihre Bewegungen beendet haben, hat er sich gerade gestreckt und ist soweit in die Länge gewachsen, daß die Narbe mit dem Kronensaum abschneidet.

Es wurde untersucht, ob die Bewegungen autonome oder induzierte seien. Es geschah dies in der gleichen Weise wie früher und es sei deshalb unter Umgehung von unnötigen Wiederholungen gleich als Ergebnis mitgeteilt, daß es sich um spontane Bewegungen handelt, wie ja zu vermuten war. Dazu lassen sich auch hier entsprechende Baueigentümlichkeiten feststellen. Die Filamente sind ausgesprochen dorsiventral. Gleiches gilt vom Griffel, dessen Querschnitt (Fig. 8, *I*) deutlich eine geförderte und eine geminderte Hälfte zeigt. Besonders deutlich tritt dies an der Narbe zutage, die sich aus fünf Feldern zusammensetzt (Fig. 8, *II* u. *III*); drei davon entfallen auf die geförderte Griffelhälfte, während die übrigen zwei dem geminderten Teil angehören. Häufig ist das eine oder andere Feld der geminderten Seite oder auch der seitlichen Felder der Plusseite besonders schwach entwickelt, was auf asymmetrische Anisotrophie des Griffels hindeutet. Doch konnte Verf. nie eine ausgesprochene Drehung an ihm beobachten. Seine Krümmung erfolgt stets in der Symmetrieebene, wie sie die Dorsiventralität des

Organes bestimmt. Im übrigen genügt es auf das bei Barosma Gesagte hinzuweisen.

Die Entfaltungsfolge der Staubblätter ist sehr regelmäßig und die gleiche wie bei Ruta oder Barosma. Daß die Blüten dorsiventral sind, ist namentlich an jungen Blüten schon äußerlich deutlich zu erkennen. Die abaxiale Seite ist an ihnen nämlich stark gefördert. Später verliert sich (wie auch bei Ruta) die Ungleichheit. Besonders auffällig ist die Dorsiventralität nach Urban (40) bei Coleonema pulchrum Hook., wo, namentlich auch wieder in den Anfangsstadien der Anthere, eine deutlich zweilippige Konfiguration der Korolle zustande kommen soll.

Was die Auffassung der Bewegungen betrifft, so kann auf das bei Ruta und Barosma Gesagte verwiesen werden. Eine Ausnützung der Bewegungen scheint darin vorzuliegen, daß von den über die Narbe gekrümmten Antheren Pollen auf diese herabrieseln, nach der Narbenreife auskeimen und Selbstbefruchtung bewirken kann. Insektenbesuch konnte Verf. niemals feststellen (die Pflanze blüht im Winter!), doch fand sich beinahe in jeder daraufhin untersuchten Blüte Pollen auf der noch unreifen Narbe; die Blüten setzen außerdem verhältnismäßig reichlich an. Ob Selbstbefruchtung möglich wäre ohne die angedeutete Bewegung der Staubblätter, soll dahingestellt sein, wahrscheinlich ist es nicht.

Daß innerhalb ein und desselben Verwandtschaftskreises neben autonomen Bewegungen der Blütenorgane auch induzierte vorkommen, zeigt die Rutacee

Diktamnus alba L. (= D. Fraxinella Pers.)

Wie Dufour (9) gezeigt hat, ist auch die Dorsiventralität von Krone und Kelch der ursprünglich radiären Blüten eine induzierte. Auf dem Klinostaten blieben die Blüten vollständig radiär, ebenso unterblieben die Bewegungen von Staubblättern und Griffel. Es handelt sich also um geotropische Induktion. Verdunkelung war auf den Bewegungsablauf ohne Einfluß.

Eine Beschreibung des Entfaltungsvorganges gibt Urban (40). Darnach krümmen sich zunächst die adaxialen (oberen) Filamente in ihren terminalen Teilen aufwärts, dann die seitlichen und schließlich die abaxialen. Während dessen hat der Griffel eine schwache Abwärtskrümmung ausgeführt. Die Staubblätter strecken sich nun in gleicher Reihenfolge wieder mehr oder weniger gerade, der Griffel aber krümmt sich aus seiner Lage nach abwärts heraus nach oben, so daß die nunmehr gereifte Narbe an die Stelle kommt, wo vordem sich die

Antheren befanden. Die Bewegungen von Filamenten und Griffel sind von einem intensiven Streckungswachstum begleitet und erfolgen im unteren und oberen Abschnitt der betreffenden Organe.

Was die Entfaltungsfolge anlangt, so erwähnt Dufour nicht, ob diese sich auf dem Klinostaten erhalten hat oder nicht. Es ist anzunehmen, daß sie mit der Förderung der oberen Blütenhälfte im Zusammenhang steht, die außer in der Größe der ihr angehörigen Blumenblätter auch in den größeren Längendimensionen der oberen Filamente zum Ausdruck kommt; denn durch Umbinden der Blüte, also unter entgegengesetzten Gravitationsbedingungen lassen sich die Verhältnisse umkehren.

Die Blütenverhältnise sind hier die gleichen wie bei Aesculus Hippocastanum. Auch bei dieser Pflanze handelt es sich um geotropische Staubblatt- und Griffelbewegungen. Hier (d. h. bei den Zwitterblüten von Aesculus) wie dort liegt Dichogamie vor. Die teleologische Deutung der Bewegungen, wie sie Delpino (8) gegeben hat, ist einleuchtend, wenn auch nicht überzeugend. Daß es für eine sichere Bestäubung vorteilhaft ist, wenn die Antheren in eine „area d'impollinazione", eine „Bestäubungsfläche", zusammentreten, und wenn die Narbe z. Zt. ihrer Reife auch in diese zu liegen kommt, ist klar. Immerhin fragt es sich, ob nicht der gleiche Erfolg erzielt würde ohne die Bewegungen, also dadurch, daß Staubblätter und Griffel in der Umgebung der Achse gerade aus der Blüte hervorwüchsen; solange diese Möglichkeit besteht — und sie hat für den Verf. sehr viel Wahrscheinlichkeit — muß bezweifelt werden, daß die Blüteneinrichtung, wie sie vorliegt, die relativ beste ist, die denkbar wäre.

Der kausalen Betrachtung zeigt sich zunächst nur, daß bei Dictamnus die gesamte Blütensymmetrie unter dem Einfluß der Schwerkraft steht, Diese bedingt auch im Gefolge des allgemeinen Längenwachstums der Staubblätter und des Griffels deren Bewegungen. Während der Entwicklung ersterer Organe tritt nun eine „Umstimmung" derselben bezüglich des Verhaltens zur Schwerkraft auf, die es mit sich bringt, daß die anfangs negativ geotropischen, aufwärts gekrümmten Filamente sich positiv geotropisch verhalten, d. h. sich wieder zur Erde hinkrümmen, eine Bewegung, die nicht mehr vollendet wird, da inzwischen das Wachstum erlischt und die Staubblätter vertrocknen und abfallen. Beim Griffel zeigt sich wie so oft (z. B. Cobaea scandens, Monochaetum, Aesculus usw.) eine negativ geotropische Reizbarkeit des Gewebes im apikalen, eine positiv geotropische im basalen Teil. Da das Längenwachstum von unten nach oben fortschreitet, so trifft zunächst eine Abwärtskrümmung ein; erst wenn dasselbe sich über den oberen Griffel-

abschnitt erstreckt, erfolgt dessen Aufkrümmung. Ganz analog liegen die Verhältnisse bei Aesculus Hippocastanum.

Die Bewegungserscheinungen von Staubblättern und Griffeln gehen also zurück auf Plasmaeigenschaft, auf die Empfindlichkeit des Plasmas für Schwerkraftreize. Es handelt sich hier also um eine in der Eigenart des Protoplasmas der betreffenden Organe begründete Erscheinung, eine Eigenart, die als solche mit der Organisation gegeben ist. Es können die besprochenen Bewegungen deshalb unmöglich das Produkt einer Zuchtwahl, aus kleinen vorteilhaften Variationen gehäufte nützliche Vorgänge sein; denn entweder antworten die Organe auf die Schwerkraftreize oder sie tun es nicht. Außerdem müßte erwiesen sein, daß kleine Stellungsänderungen wirklich einen Vorteil gegenüber Blüten boten, deren Staubblätter und Griffel sie nicht besaßen. Das ist zu verneinen, da schon bei den Bewegungen, wie sie sich heute abspielen, ein entschiedener Vorteil für die Pflanze nicht nachgewiesen werden kann. Sollte dies aber doch in einem gewissen Grade der Fall sein, so ist das lediglich im Sinne einer „Ausnützung" möglich; man kann also nicht von einer direkten, sondern höchstens von einer sekundären oder indirekten Anpassung sprechen.

Im Gefolge der Rutaceen, speziell von Ruta, soll wegen der Ähnlichkeit der vorliegenden Verhältnisse noch kurz

Parnassia palustris L.

besprochen werden im Anschluß an auf Versuche gegründete Ausführungen von R. H. Francé (10). Nachprüfung ist notwendig.

Die Bewegungen der Staubblätter dieser Pflanze scheinen demnach vom Lichte induziert, also photonastischen Charakters zu sein. Ins absolute Dunkel gebrachte Blüten zeigten keinerlei Filamentbewegungen (mit Ausnahme einer ganz minimalen an einem einzigen Staubblatt, die als Nachwirkung aufzufassen ist). Diese wurden nach dreitägiger Sistierung aber fortgesetzt, sobald die Blüten wieder dem Tageslicht ausgesetzt wurden.

Versuche, den Ablauf der Bewegungen zu beeinflussen durch Amputation von Teilen der Blütenhülle hatten negatives Resultat, ebenso im allgemeinen Exstierpationen des Gynaeceums; wenn letzterer Eingriff manchmal zu Sistierung der Bewegungen führte, so dürfte das auf die physiologischen Folgen dieser schweren Verletzung zurückgehen. Entgegen einer Beobachtung Goebels (11) hatten Antheren-Amputationen keine lähmende Wirkung, sondern führten höchstens zu kleineren Koordinationsstörungen, wie z. B. zur gleichzeitigen Aufrichtung zweier

Staubblätter. Dagegen gibt Francé an, eine Sistierung erreicht zu haben durch künstliche Befruchtung einer frühreifen Blüte; solche homogame Blüten und Übergänge dazu finden sich ab und zu, wenn auch nicht häufig. Dieses Ergebnis ist leicht erklärlich. Nach der Befruchtung fließt der gesamte Baustoffstrom den Samenanlagen zu, so auch die zum Wachstum der Filamente erforderlichen Baustoffe. Mit dem Stillstand des Wachstums der Filamente tritt natürlich auch der der Bewegungen ein. Gleiches soll an Pflanzen, deren einziges Stengelblatt entfernt wird, auftreten.

Daß Hunger die Dichogamie aufheben kann, scheint aus einer Beobachtung Knuths (25) hervorzugehen, derzufolge an einer vor Sonne geschützten Stelle des Arbeitszimmers in Wasser gestellte Blütenknospen sich zu rein homogamen Blumen entwickelten. Es ist diese Beobachtung interessant im Hinblick auf die Auffassung der Dichogamie als einer von Ernährungsverhältnissen abhängigen Erscheinung, die dann einer Ausnützung unterliegen kann.

Francés Abhandlung trägt den Titel „Die gamotropen Bewegungen von Parnassia palustris L.“ Er hat damit einen Ausdruck wieder ausgegraben, den Hansgirg in seinen physiologischen und phytophysiologischen Untersuchungen 1893 geschaffen hat und den er auf Fälle wie Ruta und Parnassia als einzig zutreffend anerkannt wissen will. Durch Hansgirgs Namenschöpfung ist natürlich „keine physiologische Einsicht gewonnen“ (33, p. 356), wenn auch Francé meint, es sei dies der einzige Versuch gewesen, „um zu irgendeiner physiologischen Analyse der besagten Bewegungen zu kommen“ — ein einfaches Verfahren, auf das Mephistos zynische Aufforderung paßt: „Im ganzen haltet euch an Worte!“ — Es kommt hierin wieder einmal die Tendenz der alten Naturphilosophen zum Ausdruck, welche die Naturvorgänge aus vorgefaßten Ansichten heraus verstehen zu können glaubten, „eine der merkwürdigsten Äußerungen menschlichen Größenwahnes“, wie Goebel (12 p. 5) so außerordentlich treffend sich ausdrückt.

Der Autor meint dann weiter, dieser Weg sei nur konsequent gewesen im Sinne der herrschenden Terminologie, die Geotropismen usw. unterscheidet. Dies ist aber nicht richtig im Sinne des Urhebers der Bezeichnung, der, „je nach den Organen und den Zwecken der Bewegungen eine Reihe von Namen schafft, wie gamotropische, karpotropische usw.“ (16, p. 9, 66). Während die Begriffe Geotropismus, Heliotropismus wirklich „eine physiologische Einsicht“ enthalten, was hier nicht auseinandergesetzt zu werden braucht, will der diskutierte Begriff eine teleologische Einsicht erschließen, noch dazu eine Einsicht,

deren Nichtigkeit aus dem bei Ruta Gesagten zur Genüge hervorgehen dürfte. Übrigens hat ja die Entwicklung der Physiologie über das Fortbestehen dieser Bezeichnung längst entschieden; daran hat auch Francés nicht sehr tiefgründige Polemik nichts mehr geändert.

Merkwürdige Stellungsänderungen der Staubblätter zeigen die Melastomaceen, von denen als typischer Vertreter

Monochaetum hirtum Triana

betrachtet werden soll.

Der in der Knospe wie der der ganzen Blüte radiäre Bau des Androeceums (Fig, 9, *IV*) dieser Pflanze wird beim Aufblühen dorsiventral. Es krümmen sich sämtliche Filamente nach oben und ziehen hierdurch die Antheren, die in der Knospenlage in dem vom Blütenboden gebildeten Becher liegen, aus diesem heraus. Dabei krümmt sich das oberste Staubblatt (wenn seine Symmetrieebene gerade in die Vertikale fällt) symmetrisch nach oben, alle anderen dagegen vollführen an ihrem Grunde eine Torsion, die bei den untersten am stärksten ist. Der Griffel ist an seinem Grunde sehr schwach nach unten gekrümmt, in seinem terminalen Teil dagegen stark aufwärts, so daß seine unbedeutende Narbenfläche in die Horizontale zu liegen kommt.

Merkwürdig ist der Dimorphismus der Staubblätter. Von ihnen sind die vier episepalen steril; vielleicht haben ihre verkümmerten Antheren, die im Gegensatz zu denen der vertilen Staubblätter das Filament fortsetzen, in Gemeinschaft mit ihren gelben „Konnektivanhängseln“ eine Bedeutung als Verstärkung des Schauapparates, wie das H. Müller bei Heeria, wo ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, annimmt (31). Stärker entwickelt sind die fertilen Staubblätter. Auch sie besitzen „Konnektivanhängsel“, nur übertreffen sie wie die Antheren an Größe bedeutend diejenigen der sterilen Staubblätter. Die Antheren bilden mit dem Filament einen spitzen Winkel, sind lebhaft rot gefärbt und in eine Spitze ausgezogen, an der etwas seitlich oben sie sich mit einem Porus öffnen.

Wie aus Fig. 9, *III* hervorgeht, ordnen sich die Staubblätter beim Öffnen der Blüte so an, daß die Spitzen ihrer fertilen Antheren unterhalb der Narbe in eine Reihe zu liegen kommen, während die „Anhängsel“ und sterilen Antheren im oberen Teil der Blüte sich baldachinartig darüberwölben.

Die jungen Knospen sind durch Krümmungen des sie tragenden Internodiums stets vertikal gestellt, die geotropischer Natur sind, wie Umbinde- und Klinostatenversuche zeigten. Während seines Wachs-

tums geht die geotropische Empfindlichkeit des Internodiums verloren, es streckt sich gerade und stellt sich in die ihm von der Sproßsymmetrie vorgeschriebene Lage. Damit würde auch die Blütenknospe anders orientiert werden, wenn nicht der Blütenstiel durch ebenfalls geotropische Krümmungsbewegungen die Knospe wieder in die vertikale Stellung führte. Nun aber tritt eine „Umstimmung" desselben ein, er wird transversalgeotropisch und bringt durch eine entsprechende Krümmung, deren Ebene von seinem bilateralen Bau ganz unabhängig ist, die Knospe in annähernd horizontale Lage (Fig. 9, *I* u. *II*). Von Licht und Anwesenheit der Samenanlagen ist diese Bewegung unabhängig, wie entsprechende Versuche (Extirpation der Samenanlagen) zeigten. Bindet man eine vertikal orientierte Knospe um, so erfolgt eine Aufwärtsbewegung des Blütenstieles, bis die horizontate Stellung erreicht ist, in der sich die Blüte öffnet und Staubblätter und Griffel die erwähnten Bewegungen ausführt.

Diese sind ebenfalls rein geotropisch und vom Licht nicht beeinflußt. An umgebundenen Blüten erfolgen sie in entgegengesetzter Richtung, bei Drehen der Blüte auf der horizontalen Achse des Klinostaten unterbleiben sie ganz. Letzterer Versuch liefert vollständig radiäre Blüten, in denen Staubblätter und Griffel die Knospenstellung beibehalten haben (unter entsprechender Vergrößerung); namentlich bleiben die Spitzen der Antheren und damit ihre Öffnungsstelle im Blütenboden stecken. Der Griffel ist an seinem Grund schwach positiv geotropisch, d. h. es werden sich dort an ihm bei der Entfaltung der Blüte nur mehr sehr schwache Wachstumsprozesse abspielen. In seinem terminalen Teil dagegen ist er negativ geotropisch. Die verschiedene Reizbarkeit bezüglich der Schwerkraft an Basis und Spitze findet sich bei vielen Griffeln, sehr deutlich auch bei Cobaee scandens. Das sonst sehr ähnliche Monochaetam ensiforme weicht in seinen Griffelbewegungen von Monochaetum hirtum ab; hier krümmt sich der Griffel zunächst nach abwärts etwa bis zu einem Winkel von 45° mit der Vertikalen, erfährt dann aber eine Umstimmung zu transversalem Geotropismus, was seine Aufwärtsbewegung in die Horizontale zur Folge hat; dies wird durch Umkehrversuche dargetan. Eine kurze Strecke an der Spitze ist auch negativ geotropisch, so daß die Narbenfläche annähernd in die Horizontale rückt (Fig. 10).

In Beziehung zur geotropischen Reizbarkeit scheint es zu stehen, daß das Rindenparenchym von Filamenten und Griffeln reichlich freibewegliche große Stärkekörner (Statolithenstärke) enthält. Besonders

groß ist ihre Zahl im basalen Teil der Filamente, wo ja auch deren Krümmung erfolgt.

Was nun den weiteren Kausalzusammenhang betrifft, so ist die symmetrische Aufkrümmung des oberen Filamentes, dessen Symmetrieebene in die Vertikale fällt, ohne weiteres verständlich; durch die Schwerkraft wird die Oberseite der Basis des stark dorsiventralen Filamentes (Fig. 10, *I*) zu lebhaftem Wachstum angeregt, während das für die Unterseite nicht der Fall ist. Diese bleibt also gegen die Oberseite zurück, was die Emporkrümmung zur Folge hat.

Schwieriger ist die Erklärung des Zustandekommens der basalen Torsion; handelt es sich ja um ausgesprochen dorsiventrale Organe (Fig. 11). Asymmetrische Strukturen, die sonst Torsionen gewöhnlich zugrunde liegen, sind nicht vorhanden. Hier ist es das schiefe Angreifen der Schwerkraft, das den Anlaß gibt. Wie bei den symmetrisch zu ihr orientierten oberen Filamenten, so wächst auch hier der der Erde zugekehrte Teil des Filamentes stärker und das ist der eine Rand bzw. die ihn bildenden äußeren Partien von Ober- und Unterseite des Filamentes. Dabei ist die Oberseite im Wachstum gefördert wie auch an den oberen Filamenten. Es verlängert sich also der eine Rand beträchtlich gegenüber dem anderen. Während nun die Förderung der gesamten unteren Symmetriehälfte das Filament aufwärts krümmt, bewirkt die relative einseitige Förderung der Oberseite die Drehung nach außen. Die ganze Bewegung hat demnach zwei Komponenten.

Die beschriebenen Wachstumsvorgänge lassen sich an den Verzerrungen einer aufgetragenen Tuschemarkenskala schön verfolgen; doch gelingt der Versuch nicht so leicht, da man die Marken schon im späten Knospenstadium auftragen, also bei ihrem Anbringen Kelch- und Blumenblätter und einen Teil der Staubbtätter entfernen muß.

Der hier vorliegende Torsionsvorgang ist im allgemeinen der gleiche wie der, den Goebel (12, p. 277) für die Resupination des inversdorsiventralen Blattes einer Bomareakeimpflanze angibt: „Es gelangt durch stärkeres Wachstum der Unterseite nahe dem einen Blattrand die Unterseite nach oben; die Drehung wird durch eine einseitige Hyponastie bedingt“ (gesperrt vom Verf.). Nur liegt hier ein autonomer Vorgang vor, die einseitige Hyponastie geht auf sublime asymmetrische Strukturen, vielleicht nur auf physiologische Asymmetrie zurück, während es sich bei Monochaetum um einen geoinduzierten Wachstumsvorgang handelt.

In seltenen Fällen, nämlich dann, wenn die Symmetrieebene eines der unteren Filamente genau mit der Schwerkraftsrichtung zusammen-

fällt, unterbleibt die Torsion und das Filament krümmt sich symmetrisch aufwärts. Es kommt hier eben zu einem symmetrischen Wachstum, weil die Schwerkraft in der Symmetrieebene angreift. Verf. konnte solche Fälle wiederholt bei Monochaetum ensiforme antreffen und Vöchting erwähnt einen analogen Fall von Epilobium angustifolium. Daraus geht deutlich hervor, daß hier die Torsion auf einem durch schiefes Angreifen der Schwerkraft bedingten einseitigen Wachstum eines stark dorsiventralen Organes beruht und nicht auf asymmetrischen Bau (Fig. 12).

Kausal sind damit diese Bewegungen erklärt und es fragt sich nun, ob sie seiner teleologischen Deutung zugänglich sind.

Dazu ist zunächst zu bemerken, daß durch die Filamentkrümmungen die Antheren, die sich an der Spitze öffnen, aus dem Blütenbodenbecher herausgezogen werden. An Blüten, deren Staubblätter an der Ausführung der Bewegungen verhindert werden, bleiben die Antherenspitzen in der erwähnten Hülle stecken und können deshalb ihren Pollen nicht nach außen entleeren [1]).

Das würde nun in der Natur regelmäßig der Fall sein, wenn an den Blütenstielen keine geotropische Umstimmung stattfände, wenn sie also aufrecht blieben. Dadurch aber, daß sie transversal-geotropisch umgestimmt werden, kommen die Blüten erst in eine Lage, die es den Staubblättern ermöglicht, ihre negativ-geotropische Reizbarkeit auszuwirken.

So hängt also hier das geotropische Verhalten der Blütenstiele und das der Filamente eng miteinander zusammen. Die Filamentbewegungen aber sind für die Pollenentleerung und damit für die Befruchtung der Pflanze notwendige Vorgänge. Und da sie auf die horizontale Einstellung des Blütenstieles begründet sind, so muß auch dessen Krümmung als notwendig für die geschlechtliche Fortpflanzung der Art bezeichnet werden.

Wird so durch die Filamentkrümmungen überhaupt erst die Pollenentleerung ermöglicht, so läßt sich andererseits fragen, ob die ganze durch die Bewegung erreichte Stellung der Organe von Bedeutung für die Bestäubung ist. Diese Frage muß entschieden bejaht werden. Denn durch die Stellungsänderung werden die Antheren nicht nur in einer „area d'impollinazione" vor dem Blüteneingang angeordnet, also aufeinander konzentriert, sondern auch dem besuchenden Insekt — Apiden sind nach Knuth (25, III), der sich auf die Beobachtungen

1) Dies tritt z. B. an den Blüten von Zweigen ein, die als Stecklinge behandelt werden. Der Blütenstiel wächst hier wohl wegen Baustoffmangel (Wurzelbildung!) nicht mehr und kann sich deshalb nicht in die Horizontale krümmen.

von Ducke in Brasilien stützt, die häufigsten Blütenbesucher — in einer Weise dargeboten, die es ermöglicht, daß der Pollen leicht aus den „Blasebalgantheren" herausgearbeitet und der Unterseite der Insekten angeheftet wird. Bei der Griffelkrümmung dürfte es schwer sein, einen überzeugenden Vorteil anzugeben. Es wird durch sie die Narbenfläche in horizontale Lage gebracht, also dem Blütenbesucher direkt dargeboten, ferner die Narbe in die „area d'impollinazione" eingeordnet. Mag damit ein Vorteil verbunden sein, so muß es doch als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß es auch ohne die Griffelkrümmung ginge, ähnlich wie das bei Epilobium angustifolium oder Lopezia der Fall ist.

Wenn die Krümmungen vorteilhaft sein sollen, so müssen sie jedenfalls vollständig sein. Sie durch Summation kleiner Stellungsänderungen, also darwinistisch, entstanden zu denken, ist nicht möglich, schon deshalb nicht, weil die kleinen Änderungen nicht nützlich sein können, was doch die Theorie unbedingt voraussetzen müßte. Auch verbietet der geotropische Charakter der Bewegungen solche Gedankengänge, wie bei Dictamnus gezeigt wurde, ebenso der enge Zusammenhang mit den Blütenstielkrümmungen; denn daß beide Vorgänge nebeneinander aus kleinen vorteilhaften Stellungsänderungen hergezüchtet wurden, kann man doch nicht ernstlich vertreten. Mit der darwinistischen Deutung ist also nichts anzufangen.

Wohl aber ist es möglich, daß Arten, deren Filamente bzw. Blütenstiele nicht reizbar waren, die deshalb ihres Pollens sich nicht entledigen konnten, im Laufe der Zeit ausgestorben sind und daß nur diejenigen übrig geblieben sind, die die beschriebenen Eigenschaften besaßen.

Das Zustandekommen der Blütenverhältnisse haben wir dann dem ja gerade auch bei den Melastomaceen so reichen „Gestaltungstriebe" der Pflanze zuzuschreiben, wenn wir uns mit Goebel (12, p. 5) vorstellen, daß die Natur sozusagen „künstlerisch" verfährt, d. h. frei und ungebunden, jedenfalls „ohne Rücksicht auf den Nutzen" Gestaltungen hervorbringt, teils nützliche, teils gleichgültige, teils unvorteilhafte. „Bezüge" nun „gibts überall". „Wenn diese Bezüge unvorteilhaft sind, wird ein Gestaltungsverhältnis sich nicht dauernd erhalten können." Sind sie vorteilhaft, so kann es sich erhalten und erscheint dem reflektierenden Beobachter als „Anpassung", die in diesem Sinne aber nur eine sekundäre oder indirekte sein kann, die „Ausnützung" eines aus anderen Ursachen entstandenen Gestaltungsverhälnisses.

An die Melastomaceen seien die nahestehenden Onagraceen angeschlossen, die in

Epilobium angustifolium L.

einen typischen Vertreter besitzen.

Zuerst beschrieb Koelreuter in seiner vorläufigen Nachricht(26) die Blüteneinrichtung dieser Pflanze; er erkannte an ihr die Notwendigkeit der Insektenhilfe bei der Bestäubung. Doch erschloß sich ihm nicht das volle Verständnis für die Dichogamie. Erst Sprengel (38) erkannte deren Wesen und Zusammenhang mit der Fremdbestäubung.

Die Blüte ist so oft beschrieben worden, daß ihr Bau und die Bewegungen ihrer Staubblätter und ihres Griffels als bekannt vorausgesetzt werden dürfen.

Die Frage, ob es sich um autonome oder induzierte Bewegungen handele, wurde von Vöchting (41) aufgeworfen und in letzterem Sinne beantwortet. Zunächst sind die Bewegungen des Griffels geotropisch, sowohl seine Abwärtskrümmung als auch seine nachherige Geradestreckung, wie Umkehrversuche zeigten; auf dem Klinostaten unterbleiben die Bewegungen des Griffels. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Bewegungen der Staubblätter, deren seitliche und obere eine Torsion ausführen ähnlich wie die von Monochaetum, wodurch die Antherenbreitseite der Symmetrieebene der induziert dorsiventralen Blüte zugekehrt wird. Auf dem Klinostaten krümmen sich die Staubblätter sämtlich symmetrisch nach außen. Wenn also kein einseitiger Schwerkraftseinfluß vorhanden ist, so beruhen die Staubblattbewegungen auf einfacher Epinastie. Bei normaler Stellung im Freien genügt die letztere allein, die erste Abwärtsbewegung der unteren Staubblätter herbeizuführen.

Verf. prüfte diese Vöchtingschen Angaben nach und konnte sie bestätigen. Die Frage nach dem physiologischen Charakter der nach seiner Abwärtskrümmung erfolgenden Geradestreckung des Griffels ließ Vöchting offen. Umkehrversuche zeigten, daß die Bewegung rein geotropisch ist, wie schon vorausgeschickt wurde.

Was die zugleich mit einer Auswärtskrümmung verbundene Torsion der seitlichen und insbesondere oberen Staubblätter anlangt, so führt sie Verf. wie bei Monochaetum zurück auf das schräge Angreifen der Schwerkraft an den dorsiventralen Filamenten. Nur verbindet sich hier mit dem geoinduzierten Wachstum die Epinastie. Diese sucht das Filament in der Symmetrieebene nach außen zu krümmen. Das schräge Angreifen der Schwerkraft aber fördert den oberen Rand des positiv-geotropischen Filamentes, und zwar vorzüglich dessen Oberseite, würde also zu einer mit Torsion verbundenen Krümmung nach unten führen.

Beide Momente aber wirken zusammen und bedingen so die tordierende Bewegung nach schräg-abwärts.

Vöchting (41) glaubt, daß verschiedene Verhalten der einzelnen Staubblätter durch die Annahme erklären zu müssen, „daß zwischen den Gliedern des Androeceums und dem tragenden Organ innere Wechselbeziehungen bestehen und daß für das Verhalten des einzelnen Staubblattes nicht nur seine Lage und Neigung zum Erdradius, sondern auch seine Stellung im System entscheidend sei". Er bezeichnet diese Wechselbeziehungen mit dem Namen Korrelation, gibt aber selbst zu bedenken, „daß dieses Wort lediglich ein Ausdruck für unsere Unkenntnis ist". Die Annahme solcher Wechselbeziehungen, eine so große Rolle sie z. B. in der Morphologie spielen, ist hier absolut unnötig, wäre es selbst dann, wenn man sich etwas darunter vorstellen könnte. Sie wird dadurch direkt unmöglich gemacht, daß man die einzelnen Staubblätter durch verschiedene Orientierung der Blüte zur Vertikalen ohne Unterschied zu symmetrischer oder asymmetrischer Bewegung veranlassen kann. Das wäre nicht möglich, wenn zwischen ihnen und dem tragenden Organ feste Beziehungen bestünden. Vielmehr genügt der dorsiventrale Bau der positiv-geotropischen Filamente und und ihre schräge Orientierung zur Schwerkraft in Verbindung mit dem epinastischen Wachstum zum Verständnis der Bewegungen.

Ihre teleologische Deutung dürfte zum Teil auf Schwierigkeiten stoßen. Wohl wird die auf der mit Torsion verbundenen Abwärtskrümmung der Staubblätter beruhende Näherung der Antheren und die auf den gleichen Ursachen beruhende gleichmäßige Orientierung ihrer Antherenbreitseiten nach innen-oben für die sternotribe Pollenübertragung vorteilhaft sein. Nicht überzeugend aber wäre die Behauptung, die anfängliche Abwärtskrümmung des Griffels sei deshalb vorteilhaft, weil der Griffel dadurch der Pollenentnahme aus den Antheren nicht im Wege stünde. Dagegen läßt sich vor allem einwenden, daß ja der Griffel erst während des männlichen Stadiums der Blüte heranwächst zu seiner definitiven Länge. Man könnte viel eher der Ansicht sein, er böte, falls er seine zentrale Lage nicht verließe, eine bequeme Anflugsgelegenheit für die Insekten.

Im ganzen handelt es bei den besprochenen Stellungsänderungen um durch geotropische Reizbarkeit modifizierte Vorgänge von Streckungswachstum der betreffenden Organe, die am Griffel gleichgültig, an den Staubblättern wohl vorteilhaft sind, deren Notwendigkeit zur Herbeiführung der Bestäubung aber keineswegs erwiesen ist. „Es geht so,

es ginge aber auch anders", wie in so vielen Fällen. Damit erledigt sich eine darwinistische Erklärung von selbst.

Anders verhält sich die zur gleichen Familie gehörige

Lopezia coronata.

Die Blüteneinrichtung dieser Pflanze wurde zuerst von Hildebrand (18, p. 76) beschrieben; auf seine Mitteilungen stützen sich alle späteren Autoren. Er lenkte das Hauptaugenmerk auf die bei Lopezia coronata bestehende Entfaltungsspannung, welche die Schnellbewegungen des einzigen Staubblattes der Blüte bedingt, und deutete sie als Anpassungserscheinung an die Bestäubung. Goebel (11) hat sich ausführlich mit der Hildebrandschen Deutung auseinandergesetzt und sie dahin widerlegt, daß es sich um eine zufällige Entfaltungsspannung handelt, der für die Bestäubung keine irgendwie wesentliche Bedeutung beizumessen ist.

Das Filament trägt durch sein Wachstum auf der Oberseite wesentlich zur Herbeiführung dieser Spannung bei. Nach deren Lösung nun setzt sich dieses Wachstum fort, so daß sich das Staubblatt in Bogen nach rückwärts zwischen die beiden schmäleren Blumenblätter krümmt.

Es fragt sich, ob diese Bewegung autonom oder induziert ist, ferner ob ihr eine Bedeutung für die Bestäubung der Blüten beizumessen ist.

Das Licht ist jedenfalls ohne Einfluß auf sie. Dagegen unterbleibt sie auf dem Klinostaten (abgesehen von Nachwirkungserscheinungen, die aber bald in Wegfall kommen). Zwar biegen sich die Filamente sämtlich etwas zurück; es ist dies aber ein passives Verhalten, bedingt durch den vom heranwachsenden Griffel auf die Filamentbasis ausgeübten Druck; entfernt man den Griffel auf frühen Stadien, so ist davon nichts wahrzunehmen.

Läßt man die Schwerkraft durch entsprechendes Festbinden der Blüte schräg einwirken, so antwortet das Filament nur mit einer recht unvollkommenen, mit einer Drehung verbundenen Aufkrümmung. Es ist dies bei seinem stark dorsiventralen Bau sehr leicht verständlich. Eine wirklich vollständige Überkrümmung kann nur dann zustande kommen, wenn die Schwerkraft in der Symmetrieebene angreift. Die ganze Bewegung ist also negativ-geotropisch.

Befremdend ist die Tatsache, daß sich das Filament weit über die Vertikale hinauskrümmt. Vielleicht liegen die Verhältnisse so, daß das Wachstum von der Schwerkraft nur ausgelöst wird, nachher aber autonom weiterläuft. Es ist aber auch möglich, und das ist wahrscheinlicher, daß nur die jeweils nachwachsende Partie sich vertikal stellt,

während in den älteren oberen Teilen des Filamentes das Wachstum erlischt und damit die Fähigkeit der geotropischen Reaktion. Es erstreckt sich übrigens das Wachstum anfänglich über das ganze Filament, doch erreicht es seine größte Intensivität in der unteren Hälfte, wie aus der Vergleichung verschiedener Stadien abgeleitet werden kann.

Es möge erwähnt sein, daß in den Rindenzellen des Filamentes sehr reichlich große freibewegliche Stärkekörner vorhanden sind.

Was eine eventuelle teleologische Deutung der Bewegungen betrifft, wie eine solche in der Literatur nicht existiert, so könnte man sagen, daß dadurch der Griffel freigelegt und die Narbe als ganze den Insekten dargeboten wird; doch ist Verf. der Überzeugung, daß auch ohne die Bewegung des Staubblattes eine sichere Bestäubung zustande käme, da die Narbenfläche vertikale Lage hat.

Ähnlich verhält es sich mit der Behauptung, daß durch diese Krümmung Selbstbestäubung vermieden wird. Das würde auch ohne die Krümmung vielleicht mit seltenen Ausnahmen durch die ausgesprochene Proterandrie der Blüte erreicht. Bei dem außerordentlich hohen Insektenbesuch, den Lopezia aufzuweisen hat, tritt Fremdbestäubung mit großer Sicherheit ein. Sollte diese aber ausbleiben, so wäre wegen der Narbennähe der Anthere doch wohl einige Aussicht auf Selbstbestäubung vorhanden (wenn die Blüte nicht selbststeril ist!), was man doch sonst nicht müde wurde, hervorzuheben (vgl. z. B. das bei Ruta Gesagte!).

Wir sehen also, daß ein überzeugender Nachweis der Zweckmäßigkeit der besprochenen Zurückbewegung des Staubblattes nicht möglich ist. Somit kann man die Bewegung nicht als Anpassungserscheinung auffassen. Viel näher liegt es, in ihr eine Entfaltungsbewegung zu sehen, ähnlich der, welche das dem Staubblatt gegenüberliegende Staminodium ausführt, mit dem Unterschied, daß sie dieser gegenüber der auslösenden Wirkung der Schwerkraft bedarf. Übrigens gibt Dufour (9) für Lopezia racemosa, die L. coronata sehr nahe steht und die gleiche Blüteneinrichtung besitzt, an, die Bewegung ihres Filamentes sei „de nature spontanée“, sie erfolge auch auf dem Klinostaten. Es würde somit bei zwei ganz nahestehenden Spezies in einem Falle eine autonome, im anderen eine induzierte Bewegung vorliegen.

Damit sind nun die sich am Lopeziafilament abspielenden Bewegungen noch nicht erschöpft. Vielmehr zeigt dieses bei der untersuchten Lopezia coronata noch eine interessante Torsion in seinem oberen Teil und im Konnektiv. Merkwürdigerweise wird dieselbe weder von Hildebrand noch von H. Müller erwähnt (ganz zu schweigen von

Knuth, der ja über nur wenige eigene Beobachtungen verfügt und hauptsächlich auf den beiden genannten Autoren und ihren Vorgängern fußt), trotzdem sie eigentlich recht auffällig ist. Auf sie geht die schwache Aufbiegung des terminalen Filamentteiles zurück, wie sie z. B. in der von Goebel gegebenen Abbildung (11, Abb. 185 *II*) sehr deutlich hervortritt. Die Torsion beträgt in ihrem Enderfolg 90° und bringt die Anthere in eine Lage, in der ihre Breitseite in die Symmetrieebene der Blüte fällt. Sie wendet also ihre geöffneten Antherenfächer einerseits nach oben, anderseits nach unten.

Die Drehung verläuft vollstädig autonom und tritt schon in der späten Präfloration noch in der Knospe auf. Doch bleibt hier die Anthere, da sie in den löffelförmigen Teil des Staminodiums eingezwängt ist, noch in ihrer ursprünglichen Lage; sie dreht sich erst zur Seite bei Befreiung des Staubblattes aus der Stamonodialklemme (vgl. die Schnittserien Fig. 24 u. 25!).

Ihre anatomischen Ursachen liegen klar zutage. Einmal ist das Filament in seinem terminalen Teil, am Übergang ins Konnektiv, stark asymmetrisch, genauer klinotroph, man kann also an ihm eine durch die Blütensymmetrieebene von der Minusseite getrennte Plusseite unterscheiden (Fig. 14, *V*, 15, *V* u. *VI*). Sodann herrscht in diesem Teil ein schräger Zellverlauf (Fig. 13), der aber erst kurz vor dem Eintreten der Torsion sich stärker ausbildet. Die Plusseite ist natürlich während des Längenwachstums des Filamentes darin gefördert; so kommt die an der Plusseite konvexe Krümmung des Filamentes zustande; gleichzeitig aber bedingt der an gleicher Stelle vorhandene schräge Zellverlauf eine Drehung, die dann die Antheren in die bezeichnete Lage bringt.

Eine teleologische Deutung des Vorganges ist nach Ansicht des Verf. nicht möglich. Man könnte denken, es würde dadurch jeweils ein Antherenfach den besuchenden Insekten direkt dargeboten, während das in der symmetrischen Lage der Anthere nicht der Fall wäre. Dazu aber ist zu bemerken, daß die Antheren beim Öffnen so stark schrumpfen, daß sie über und über mit Pollen bedekt sind. Unter diesen Umständen ist nicht einzusehen, wieso eine Drehung der Anthere von Vorteil sein sollte.

„Ziel und Zweck" hat also diese Bewegung nicht und kann deshalb auch nicht als Anpassung an die Bestäubung gedeutet werden. Man ist gezwungen, sie als zufällig, d. h. nicht adaptiv entstanden, anzusehen.

Anschließend sei noch einer merkwürdigen Erscheinung gedacht, die der Verf. während eines Klinostatenversuches mit Lopezia beobachtete. Es zeigt sich nämlich, daß die sich auf dem Klinostaten öffnenden

Blüten im terminalen Ende des Blütenstieles resupinierten, und zwar um 180°, wenn die entsprechenden Knospen lange genug der Drehung ausgesetzt waren. Bis zu diesem Winkel zeigten sich alle Übergänge von den Teilen der Infloreszenz ab, deren Blüten sich kurz nach dem Anbringen auf dem Klinostaten öffneten. War diese Winkelgröße erreicht, so blieb sie konstant. Es liegt hier ein merkwürdiger Fall vor: offenbar wird an den unbeeinflußten Infloreszenzen diese autonome Resupination durch die Schwerkraft unterdrückt, was bei der gegebenen Blüteneinrichtung sicher von Vorteil ist. Wiederholte Versuche bestätigten, daß die Erscheinung regelmäßig eintritt [1]).

Den Molastomaceen und Onograccen reiht sich die Polemoniacee

Cobaea scandens

an. Leider standen dem Verf. die anderen interessanten Vertreter des Genus, insbesondere Cobaea macrostenma, nicht zur Verfügung, so daß sich die Untersuchungen auf die genannte Pflanze beschränken mußten.

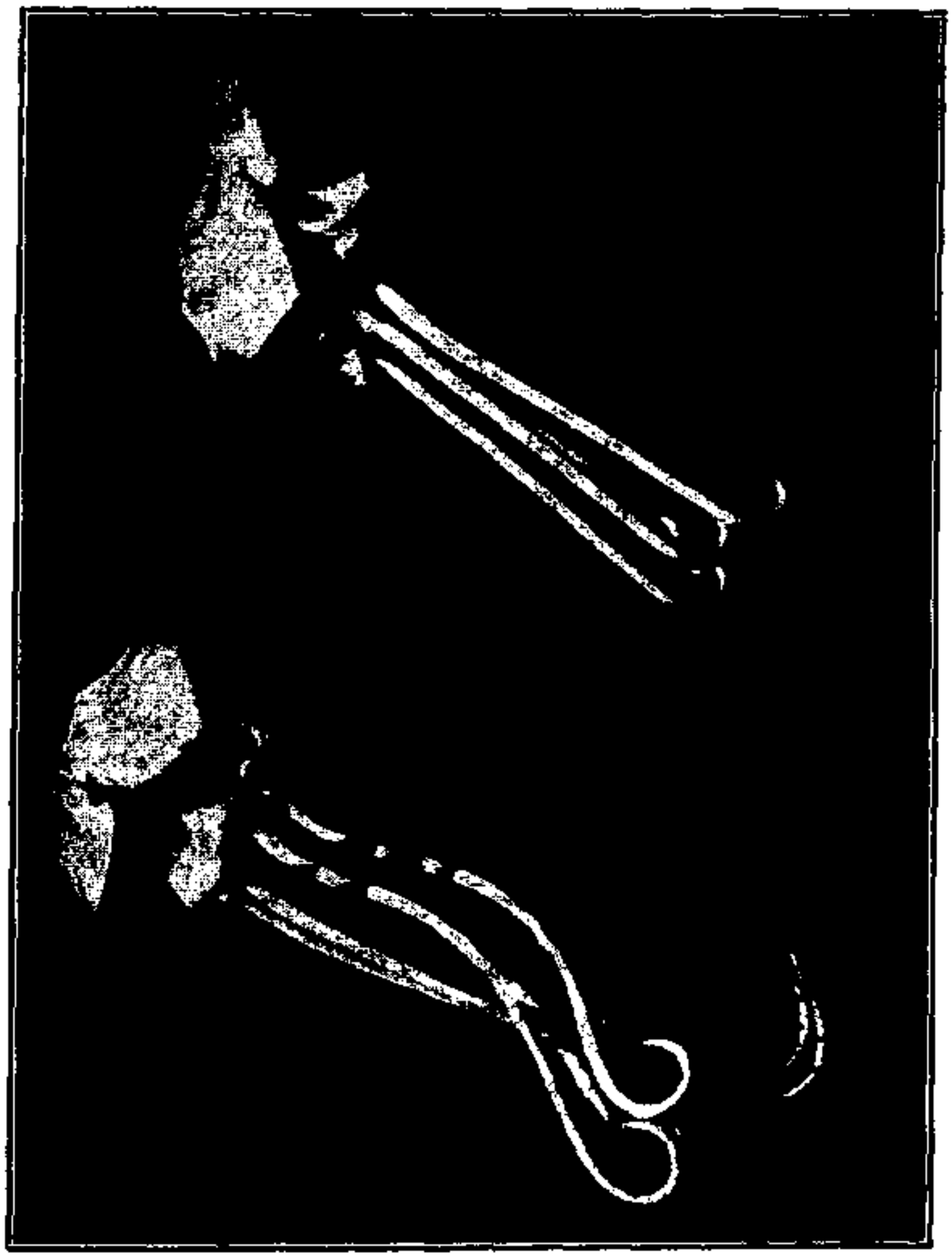
Ihre Blüten sind radiär angelegt und bleiben so bis ins mittlere Knospenstadium. Hier wird das Androeceum durch Stellungsänderungen der Staubblätter dorsiventral, ebenso das Gynaeceum durch Bewegungen des Griffels, die sich über die ganze Blütezeit erstrecken. An der Blumenkrone läßt sich eine Förderung der erdnahen Seite erst nach dem Aufblühen deutlich feststellen.

Das Androeceum besteht aus fünf sehr kräftigen Staubblättern mit extrorsen Antheren, die dies aber schon der Anlage nach sind. Im Verlaufe des Streckungswachstums der Filamente nun krümmen sich sämtliche Staubblätter an ihrer Basis nach unten, so daß sie auf die Kronröhre zu liegen kommen, ein Vorgang, der bei den seitlichen und oberen von einer Torsion nach außen begleitet ist. Dadurch kommen die Antheren parallel zueinander in eine Ebene zu liegen. Mit dieser Bewegung verbindet sich eine solche im oberen Teil der Filamente. Durch sie werden die Filamentenden bogig zurückgekrümmt und nachher vertikal gestellt, zugleich die Antheren nebeneinander mit den Breitseiten (Außenseiten) nach oben vor dem Eingang der noch geschlossenen Blüte angeordnet. Bis zum Aufblühen und noch in den ersten Stadien

---

1) Nach der Abbildung, die Kirchner (24, p. 159) von der Blüte vom Lopezia miniata gibt, sowie nach ihrer Beschreibung wäre diese resupiniert, und zwar um 180°. Er schreibt, daß das Staminodium nach aufwärts gerichtet ist. Auf des Verf. Veranlassung verglich Herr Geheimrat Kirchner die Originalzeichnung, wobei sich die Angabe, die Blüten dieser Art seien resupiniert, als Irrtum herausstellte. Auch Hildebrand (20, p. 476) gibt eine Beschreibung der Pflanze.

der Anthere strecken sich die Filamente noch stark in die Länge, auch in ihrer Stellung und Krümmung treten noch kleine Veränderungen auf (Fig. 26 oben, Fig. 17). Erst nachdem sie verstäubt sind, biegen sich ihre Enden noch weiter zurück, aber nicht ganz symmetrisch, so daß eine schlingenförmige Figur entsteht (Fig. 16 unten). Während des männlichen Stadiums der protandrischen Blüte hat sich der Griffel stark



Cobaea scandens. Staubblätter und Griffel nach Entfernung des Perigons im letzten Knospenstadium (oben) und während des Verstäubens der Antheren (unten).

in die Länge gestreckt. Nachdem er sich schon mit den Filamenten an seiner Basis nach abwärts gekrümmt hat, geschieht dies jetzt bei der Narbenreife in umgekehrter Richtung an seiner Spitze. So verwelkt er.

Merkwürdig sind die Umfärbungen der Krone. Diese ist anfänglich mattgrünlich und färbt sich bis zum weiblichen Stadium der Blüte dunkelviolett um. Verf. vermutete, es möchte die Erscheinung mit den ausgezeichneten, lange vorhandenen Kelchblätterknospenschutz der Blüte

zusammenhängen und beraubte deshalb eine Anzahl von Blüten auf frühen Stadien desselben. Es zeigten sich aber keinerlei Veränderungen.

Durch entsprechende Versuche [1]) wurde festgestellt, daß sämtliche Bewegungen von Staubblättern und Griffeln geoinduziert sind, wie schon Scholtz (36) vermutet hat. Das Licht ist ohne Einfluß auf ihren Ablauf. Die Filament- und Griffelbasis reagiert positiv-geotropisch, oberes Filament- und Griffelende dagegen negativ-geotropisch, während das viel längere Mittelstück beider Organe sich indifferent verhält. Freilich kann sich unter normalen Verhältnissen die Bewegung nicht auswirken, die Kronröhre, auf welcher die Organe zu liegen kommen, steht dem im Wege. Entfernt man sie, so stellen sich sowohl Staubblätter wie Griffel in die Richtung des Erdradins. Das hat natürlich auch eine Modifikation der Krümmung im oberen Filamentende zur Folge; während dieses bei normaler geneigter Lage der Staubblätter bei vertikaler Stellung mit dem unteren Filamentteil einen Winkel von ca. 70° bildet, krümmt es sich in dieser Lage so stark zurück, daß es wieder vertikal, also mit dem unteren Teil parallel steht. Das Griffelende krümmt sich, wie leicht verständlich, bei vertikaler Griffellage nicht.

Staubblätter und Griffel wachsen bis zu ihrer Reife stark in die Länge, und zwar in ihrer ganzen Ausdehnung, also auch im mittleren Abschnitt. Für die Enden ist das ohne weiteres klar, da die Krümmungen auf dem Längenwachstum beruhen. Das gleiche allgemeine Streckungswachstum hat also an der positiv-geotropischen Basis eine Krümmung nach unten, am negativ-geotropischen Ende eine solche nach oben zur Folge, während das indifferente Mittelstück gerade bleibt.

Im übrigen bewirkt das schräge Angreifen der Schwerkraft an der Basis der seitlichen und obenstehenden Filamente auch hier wie bei Epilopium angustifolium, eine Torsion. Die Verhältnisse liegen hier den dortigen beinahe analog, nur fehlt hier die autonome Komponente, die Filamentepinastie. Auch sind die Filamente an der Basis nicht so stark dorsiventral wie dort oder gar bei Monochaetum (Fig. 18, *II*). Durch diese Torsion werden sämtliche Staubblätter symmetrisch zur Schwerkraftsrichtung orientiert; die Schwerkraft muß so in den oberen Teilen in deren Symmetrieebene angreifen, was der Grund dafür ist, daß die Filamentenden nur symmetrische Krümmungen ausführen.

---

1) Auf dem Klinostaten brachte Verf. trotz wiederholter Versuche keine Blüte zum Aufblühen. Doch blieben die Blüten radiär bis zum Vertrocknen, das in einem Stadium erfolgte, wo normale längst dorsiventral waren. Nebenbei sei bemerkt, daß auch die schmale Dorsiventralität der Kronröhre geotropischer Natur ist.

Mit dem Verstäuben der Antheren setzen im Filament Schrumpfungen ein, und zwar schrumpft nicht das axile Gewebe, wie Scholtz (36) meint, stärker als das periphere, sondern, wie ohne weiteres zu sehen ist, das periphere stärker als das axile. Das hat zur Folge, daß sich das axile Gewebe in wellenförmige Falten legt. Die Schrumpfung des Hautgewebes hat auch zur Folge, daß die basale Krümmung zum Teil rückgängig gemacht wird, d. h. sich die Filamente aufrichten.

Im Filamentende ist der Vorgang ein anderer. Dieses wird nämlich unter (passiver) Fortsetzung der Überkrümmung aufgerollt, so daß eine Schleife entsteht. Diese Aufrollung stellt sich meist als die erste Windung einer Spirale dar. Offenbar beruht die Erscheinung auf einem verschiedenen Verhalten von Ober- und Unterseite des Filamentendes beim Austrocknen. Schneidet man nämlich verstäubende Staubblätter ab und legt sie auf den Tisch, so tritt die terminale Einrollung nach kürzerer oder längerer Zeit auf; legt man ebensolche in Wasser, so zeigt sich überhaupt keine Einrollung; legt man eben eingerollte Staubfäden in Wasser, so wird in vielen Fällen die Einrollung rückgängig gemacht. Im übrigen besitzt dieser obere Filamentteil einen ziemlich unregelmäßigen anatomischen Bau, der das asymmetrische Verhalten beim Einrollen verständlich macht (Fig. 18, *I*). Diese Filamentschrumpfung verkürzt natürlich die Staubblätter, so daß sich die Antheren von der Narbe entfernen, abgesehen davon, daß sie infolge des Welkens schlaff herabsinken.

Es sei noch kurz erwähnt, daß die Krümmungsebene des Griffels keine konstante Beziehung zu seinem anatomischen Bau erkennen läßt, d. h. zu einer seiner drei Symmetrieebenen.

Damit ist der kausale Zusammenhang klar gestellt und es fragt sich nun, in welcher Beziehung die Stellungsänderungen von Staubblättern und Griffel zur Bestäubung der Blüte stehen. Leider sind aber noch nicht einmal die Bestäuber bekannt. Was darüber angegeben wird, ist unbrauchbar, da es sich auf einheimische Tiere beschränkt. Die Pflanze bewohnt aber das tropische Amerika. Knuth (25) vermutet größere Kolibris als Bestäuber, was vielleicht zutrifft. Verf. erscheint es wahrscheinlicher, daß, wie bei verwandten Arten (z. B. Cobaea macrostemma (35) Sphingiden die Blüte bestäuben. Nach der Stellung der Antheren handelt es sich um eine sternotribe Pollenübertragung; Delpino (8) stellt die Pflanze die Klasse „apparecchi tubati“ zum „tipo digitaliforme forma sternotriba“ und beschreibt die Blüte ausführlich. Besonderen Wert legt er auf die Dichogamie und die gleichmäßige Stellung von

Antheren und Narbe in der „area d'impollinazione", wodurch notwendig Fremdbestäubung erreicht werde.

Daß diese Stellung sehr vorteilhaft ist, kann kaum bestritten werden; das gilt auch für die der reifen Narbe, die an die Stelle der Antheren zu stehen kommt. Somit sind auch die Bewegungen, die Staubblätter und Griffel ausführen, bei der gegebenen extrorsen Antherenstellung als *nützliche* zu bezeichnen. Die nebeneianderliegenden Antheren bieten dem besuchenden Insekt tatsächlich eine so große Fläche an, daß es sich wohl notwendig mit Blütenstaub beladen muß.

Die gesamten Bewegungen, denen wir hier begegnen, sind nun Folgen von Bau und geotropischer Reizbarkeit der Staubblätter, können also nicht adaptiv oder darwinistisch gedeutet werden. Verf. ist der Ansicht, daß es sich hier um einen „zufälligen" Anordnungsmodus von Staubblättern und Griffeln handelt; Cobaea scandens ist eben nur eine Möglichkeit neben anderen, die in der gleichen Gattung realisiert sind, z. B. in Cobaea macrostemma oder C. penduliflora. Auch hier kann man wohl mit vollem Rechte sagen: „Es geht so, es ginge aber auch anders" (Goebel). Wenn von einem Nutzen die Rede ist, so handelt es sich um die Ausnützung eines Gestaltungsverhältnisses und von Bewegungen, die in der Pflanze begründet liegen; man kommt mit Goebel (12, p. 305) zu der Ansicht, „daß die Natur das Gute nimmt, wo sie es findet; wie es zustande kommt, ist ihr offenbar gleichgültig".

Über Behauptungen wie die von Comes (6), daß der Nektar der Pflanze dazu diene, den Pollen von den Antheren auf die Narbe zu schwemmen und so Autogamie herbeizuführen — eine Bemerkung, die wahrscheinlich auf der Beobachtung beruht, daß manchmal ein Tropfen Nektar aus dem „Safthalter" hervordringt — braucht kein Wort verloren zu werden. Dagegen soll nach Kerner (23) Autogamie dadurch zustande kommen, daß sich in der ersten Postfloration der Blütenstiel nach abwärts krümmt, die Blüte so in vertikale Lage bringt, wodurch Antheren und Narbe genähert und zur Berührung gebracht würden. Verf. konnte einen derartigen Vorgang nie beobachten. Die erwähnte Krümmung des Blütenstieles tritt erst ein, wenn Blumenkrone und Staubblätter längst abgefallen sind. Außerdem hätte die gegenseitige Berührung von Narbe und Antheren keinen Wert, da Autogamie nach Behrens (1) wegen Selbststerilität unmöglich ist.

Mit den Verhältnissen von Cobaea scandens stimmen in vieler Hinsicht jene überein, die wir in einer Reihe von

Liliaceen und Amaryllidaceen

vorfinden, d. h. es krümmen sich in ihren Blüten die Filamente an der

Basis abwärts — ein Vorgang, der bei den oberen und seitlichen wie dort von einer mehr oder weniger bedeutenden Torsion begleitet ist — in ihrem oberen Teil dagegen aufwärts. Gleiches gilt vom Griffel. Dazu verändern bei einer Reihe von Arten die Perigonblätter ihre Stellung, so daß dorsiventrale Blüten resultieren.

Mit diesen Pflanzen hat sich Vöchting (41) beschäftigt und er hat gefunden, daß wir es bei Asphodelus luteus, Hemerocallis, Funckia und Agapanthus mit geotropischen Bewegungen der Blütenorgane zu tun haben, daß also die Dorsiventralität dieser Blüten eine geoinduzierte ist. Die Staubblätter und ihr Griffel sind an ihrem Grunde positiv, in ihren oberen Teilen negativ-geotropisch.

Es gibt aber auch andere Verhältnisse, so bei Amaryllis formosissima, bei der die Blütendorsiventralität eine besonders ausgeprägte und „konstitutionelle", d. h. autonome ist. Deshalb gestaltet sich die Frage nach dem physiologischen Charakter der Staubblatt- und Griffelbewegungen hier besonders interessant. Vöchtings Untersuchung lehrte nun, daß die Stellungsänderungen der Staubblätter und Griffel hier autonom oder induziert sein können. „Spontaneität" und Geotropismus stehen gewissermaßen in einem Wettstreit derart, daß gewöhnlich die Schwerkraft überwiegt. Bringt man die Blüten auf den Klinostaten, so erfolgen die Krümmungen autonom und in der Symmetrieebene der Blüte, hier ist die Schwerkraft vollkommen ausgeschaltet. Wird aber z. B. die Blüte umgebunden, oder ihre Symmetrieebene schräg zur Vertikalen orientiert, so treten die nämlichen Krümmungserscheinungen in einer außerhalb der Symmetrieebene gelegenen Ebene auf, diesmal unter dem Einfluß der Schwerkraft; diese hat das Übergewicht über die Klino-, Epi- und Hyponastie der einzelnen Filamente.

Wieder anders liegen die Verhältnisse bei Lilium Martagon L.; hier zeigt vor allem der Griffel eine interessante Krümmung in seinem mittleren und oberen Teil, die unter normalen Bedingungen stets nach der Außenseite der Pflanze erfolgt und gewöhnlich zur Berührung der Narbe mit der einen oder anderen Anthere führt, die sehr leicht beweglich an ihren Filamenten aufgehängt sind. Die Filamente krümmen sich in ihrer mittleren Achse schwach epinastisch nach außen.

Die Griffelkrümmung wurde von Chodat (5) untersucht und als induziert erkannt. Bei ihrem Zustandekommen müssen zwei Faktoren zusammenwirken, das Licht und die Schwerkraft, von denen das erstere von entscheidender Bedeutung ist; im Dunkeln nämlich erfolgt überhaupt keine Krümmung, im diffusen Licht krümmt sich der Griffel in der Vertikalebene, bei einseitiger Beleuchtung aber gewinnt das Licht

wieder die Oberhand, so daß es sich dabei nach der Lichtquelle wendet. Das Licht hat also hier eine auslösende und die Richtung der Bewegung beeinflussende Wirkung. Wir haben es hier mit einer Bewegung zu tun, die auf Licht und Schwerkraft beruht.

Wir finden so bei den Liliaceen und Amaryllidaceen rein geotropische Induktion neben einer auf Licht und Schwerkraft beruhenden; außerdem in Amaryllis formosissima noch einen Fall autonomer, in die Richtung der Symmetrieebene fallender Bewegungen, deren autonomer Charakter aber bei schrägem Angreifen der Schwerkraft von dieser vollständig verdeckt wird.

Was die Teleologie der Stellungsänderungen in den Fällen von Funckiatyp anlangt, so werden dadurch die Antheren zu einer Gruppe zusammengeordnet, in die auch die Narbe durch die Griffelkrümmung zu liegen kommt, kurz: es kommt eine „area d'impollinazione" zustande. Daß diese Anordnung der Antheren und der Narbe einen gewissen Vorteil bedeutet in der Sicherheit der Pollenübertragung, ist, wie schon früher erwähnt, Verf. nicht zweifelhaft. Es ist aber immer zu bedenken, daß es bei anderen Liliaceen bei im wesentlichen gleicher Bestäubungsweise auch ohne oder mit nur unwesentlichen Krümmungen geht.

Die Griffelbewegung bei Lilium Martagon scheint insofern von Vorteil zu sein, als bei ausgebliebener Kreuzbefruchtung durch die durch sie herbeigeführte Berührung von Antheren und Narbe Autogamie eintreten kann, welche, wie schon Sprengel (38) nachwies, von Erfolg ist. Dieser Autor glaubt sogar, es sei dies die einzige Art, wie Lilium Martagon befruchtet werde, und begreift als echtes Kind einer naiv-teleologischen Naturauffassung nicht, warum die Blume sechs Antheren hat (der Griffel berührt gewöhnlich nur die beiden obenstehenden!) und dazu Farbe und Nektar. Es wird jedoch die Blume eifrig von Tagfaltern und Sphingiden (namentlich Macroglossa) besucht. Bei der hier stattfindenden Autogamie handelt es sich natürlich nur um eine „Ausnützung".

Zu Amaryllis formosissima soll noch kurz bemerkt werden, daß sich diese Art natürlich von einer mit radiären Blüten ableitet, wie sie sogar innerhalb ihres Genus vorkommen und durch Übergänge mit ihr verknüpft sind. Wahrscheinlich beruhten auch hier die Bewegungen im Androeceum und am Griffel ursprünglich ausschließlich auf der Schwerkraftseinwirkung. Die auf Ernährungsverhältnisse zurückzuführende Änderung der Blütensymmetrie beeinflußt nun auch bei fehlenden äußeren Einwirkungen das Verhalten, d. h. die Wachstumsverhältnisse von Filamenten und Griffel. Wenn man eine „Prognose" stellen will,

so würde diese dahin lauten, daß die in Rede stehenden Krümmungsbewegungen unter dem Einfluß der Gesamtsymmetrie der Blüte auf dem Wege sind, aus induzierten in autonome überzugehen.

Einen eigentümlichen Blütenbau zeigt die sich an Lilium Martagon anschließende Gloriosa superba L. Die Blüten werden, anfangs aufrecht, im späten Knospenstadium nickend. In dieser Stellung öffnen sie sich, wobei sich die sechs grellgelb und feuerrot gefärbten Perianthblätter weit nach rückwärts schlagen, so daß sie schräg nach oben stehen. Dadurch kommt das Androeceum und Gynaeceum vollständig frei zu liegen (Fig. 19). Die Staubblätter stellen sich senkrecht zur Blütenachse ein und spreizen so radförmig auseinander; ebenso verhält sich der auf dem länglichen Fruchtknoten sitzende Griffel.

Die Bewegungen der Staubblätter machen dem Verständnis keine Schwierigkeit, wenn man sie in Verbindung mit den energischen Entfaltungsbewegungen der Perianthblätter betrachtet. Anders beim Griffel. Der Gedanke, es handle sich bei ihm um transversalen Geotropismus, ist naheliegend, aber bestätigt sich nicht. Vielmehr liegt eine autonome Bewegung vor, die nicht schwer zu durchschauende anatomisch-morphologische Grundlagen hat. Das Gynaeceum ist nämlich stark dorsiventral ausgebildet, insofern, als das eine der drei Fruchtblätter um ca. $^1/_4$ der Länge den beiden anderen nachsteht (Fig. 20, *D I*). Im Querschnitt kommt die Dorsiventralität des Fruchtknotens nicht zum Ausdruck (Fig. 21), wohl aber die des Griffels; seine dem kürzeren Fruchtblatt entstammende Seite ist viel schwächer ausgebildet als die den bei den größeren Fruchtblättern zugehörende (34).

Der Dorsiventralität des Fruchtknotens entsprechend steht der Griffel nicht in dessen Mitte in der Blütenachse, sondern erhebt sich in der Symmetrieebene des Gynaeceums im Bogen aufrechtstehend; der obere freie Teil steht in der Knospe aufrecht (Fig. 20, *I*); aus dieser Stellung gelangt er durch eine Krümmung im unteren Abschnitt die in der Symmetrieebene erfolgt und auf stärkeres Wachstum der geförderten Seite zurückgeht, in die horizontale Lage, in der die dreiästige Narbe in Aetherennähe entfaltet (Fig. 19, Fig. 20, *II*).

Die Dorsiventralität des Gynaeceums, allerdings nicht die des Griffels, findet sich einzig bei Piffard (34) für Gloriosa simplex L., die nach der Diagnose ganz mit Gloriosa superba L. übereinstimmt, kurz erwähnt, als vornehmlichste Eigentümlichkeit der Blüte. Sonst, z. B. bei Engler-Prantl, werden zwar die Zahlenverhältnisse erwähnt, nicht aber anscheinend so nebensächliche Kleinigkeiten im Blütenbau, wie sie hier interessieren.

Es knüpft sich an die kausale Untersuchung die teleologische Frage: Ist diese Griffelstellung und damit die Griffelbewegung für die Bestäubung von Bedeutung und kann sie als Anpassung gedeutet werden?

Der Beantwortung dieser Frage geht die nach den Bestäubern voraus. Darüber finden sich in der Literatur nur Vermutungen. Man könnte an Ornithophilie denken. Es müßten dann Naktariniiden die Bestäubung vollziehen, da die Pflanze im tropischen Afrika und Asien zu Hause ist. Verf. dünkt das aber wenig wahrscheinlich wegen des Baues der Nektarien. Der Nektar wird nämlich an der Basis der Perigonblätter in einer rinnenförmigen Vertiefung über dem Mittelnerven abgesondert, die von zwei Falten überdacht ist, deren Ränder sehr fest zusammenschließen (Fig. 10, *II*). Die Möglichkeit des gelegentlichen Vogelbesuches wird damit nicht in Abrede gestellt. Wahrscheinlicher ist es, daß größere Insekten die Bestäubung vollziehen, wobei nach Delpino (7), referiert bei Hildebrand (19, p. 276) die Staubblätter als Anflugstangen dienen. Ob Hymenopteren, wie Delpino ursprünglich, oder Sphingiden, wie er später glaubte, oder aber Tagfalter, wie Fritz Müller (28) vermutet im Hinblick auf die Geruchlosigkeit, die Farbe und den Farbwechsel der Blumen, die sich nach der Bestäubung lebhaft röten, die Blüte bestäuben, ist nicht bekannt. Es werden aber wohl Hymenopteren und Falter in Betracht kommen. Jedenfalls erscheint bei der Stellung der Perigon- und Staubblätter, die Lage der Nektarien und die Art und Weise des durch sie gegebenen Insektenbesuches die Stellung und mithin Bewegung des Griffels als sehr vorteilhaft, weil dadurch die Narbe ungefähr die Lage der Antheren einnimmt und der Berührung durch die pollenbeladene Körperunterseite der Blumengäste dargeboten wird, somit große Aussicht auf Bewegung hat.

Hildebrand (19, p. 278) gibt an, eine Verschiedenheit in der Stellung der „Geschlechtsteile“ bei jungen und alten Blüten gefunden zu haben. Verf. konnte solches nie sehen. Sollte die Hildebrandsche Angabe zu Recht bestehen, so müßte es sich um ein außerordentlich rasch vorübergehendes Stadium handeln. Dann aber könnte der Erscheinung nicht die Bedeutung zukommen, die ihr Hildebrand beilegt, nämlich die, daß Fremdbestäubung dadurch herbeigeführt wird; denn es liegt keine ausgeprägte Dichogamie vor.

Sehr einleuchtend ist Hildebrands Bemerkung, daß „Selbstbestäubung durch die Insekten nicht zu den Unmöglichkeiten gehört“; wir dürfen annehmen, daß sie häufig eintritt (wenn die Blüte nicht

selbststeril ist. Piffard (34) ist der Ansicht, es käme auch ohne Insektenbesuch regelmäßig zur Selbstbestäubung, ein Vorgang, „which accounts for the singular shape of the blossom“. Verf. konnte an geschützten Blüten von Exemplaren des Münchener Botanischen Gartens nie beobachten, daß Pollen auf die Narbe gelangte. Piffard meint, die Wahrscheinlichkeit der Selbstbefruchtung sei bedeutend erhöht „by a rotary movement of one of the locules of the ovary“. Auch diese Bemerkung muß als wenigstens für Gloriosa superba L. unzutreffend zurückgewiesen werden — sie ist ja auch für Gloriosa sehr unwahrscheinlich; bei dem geschilderten Bau der Blüte ist das Zustandekommen eines „rotary movement“ des Griffels gänzlich unverständlich.

Es wurde oben die Blüteneinrichtung und besonders die Griffelbewegung von Gloriosa als zur Bestäubung geeignet bezeichnet; es ist aber hier namentlich im Hinblick auf die bei Lilium Martagon vorliegenden Verhältnisse besonders klar, daß es sich lediglich um eine Modifikation des Liliaceenblütentypus handelt, für die eine Notwendigkeit nicht besteht: „es ginge anders, es geht aber auch so“. Damit ist jedoch einer darwinistischen Deutung der Boden unter den Füßen entzogen.

Ganz anders geartet sind die Bewegungserscheinungen der Staubblätter und Griffel von Passiflora und Nigella.

Passiflora.

Es wurde Passiflora Impératrice Eugénie hort. untersucht, ein Gartenbastard, dessen Blütenbau und Blütenbiologie aber nicht von der gewöhnlichen Passiflora coerulea abweicht.

Sowohl Staubblätter wie Griffel dieser Pflanze vollführen Bewegungen, die seit Medicus die Botaniker beschäftigen. Der gröbere Bau der Blüte wird als bekannt vorausgesetzt.

Wenn sich die Blüte öffnet, sind die Antheren noch intrors und die Griffel stehen gerade empor. Schon während des Öffnungsvorganges aber ändert sich das: die Antheren krümmen sich im Konnektiv über, bis sie in der spiegelbildlichen Stellung angelangen, um dann durch eine Torsion im Konnektiv mit ihrer Längsachse sich rechtwinklig zur Spitze der Filamente, wo sie befestigt sind, zu orientieren. In dieser Stellung öffnen sie sich. Unterdessen haben sich die drei Griffel durch eine Krümmung im basalen Teil abwärts bewegt, so daß sie gerade gestreckt sind und die Narben sich in Antherenhöhe befinden (Fig. 23 u. 24).

Es entsteht die Frage, ob es sich dabei um autonome oder induzierte Bewegungen handelt. Geotropischer Charakter war von vorn-

herein nicht zu erwarten, da sich in den einzelnen Blüten der Versuchspflanze, die ganz verschieden zum Erdradius orientiert waren, keine Modifikationen zeigten. Eigens daraufhin angestellte Umkehrversuche bestätigten dies.

Auch das Licht ist ohne Einfluß, wie Dunkelversuche bewiesen. Es liegen also autonome Bewegungen vor.

Der nähere Mechanismus, besonders der komplizierten Bewegungen am Staubblatt, wurde nun genauer untersucht.

Die Bewegungen beschränkten sich auf das sehr dünne und zarte Konnektiv. Es bildet die Forsetzung des mittleren Filamentstreifens. Das Filament ist breit und gedrungen. Von besonderer Bedeutung für das Zustandekommen der Bewegungen der Anthere sind die Ränder seines oberen Teiles. Diese erheben sich nach außen wulstartig und umschließen so eine Art Furche, deren Fortsetzung das Konektiv darstellt. Dieses ist etwas unterhalb der Mitte der Anthere zwischen zwei höckerartigen Hervorragungen inseriert. Im folgenden soll die erwähnte Furche „Filamentpfanne", die Höcker des Antherenmittelstückes „Antherenkugel" heißen wegen der evidenten Analogien mit tierischen Gelenken.

Die Resupination der Anthere erfolgt nun durch starkes epinastisches Wachstum im Konnektiv, wodurch dessen äußere Seite (Unterseite) sehr stark in Falten geworfen wird (Fig. 27 u. 28), ein Vorgang, der mit Gewebequetschungen und teilweisem Loslösen der Epidermis von den hypodermalen Gewebeschichten begleitet ist.

Das Konnektiv verjüngt sich nach oben zu sehr stark (Fig. 29 und 30). Das drückt sich im Zellverlauf der Epidermis darin aus, daß randständige Zellreihen von der Oberseite auf die Unterseite bzw. umgekehrt übergreifen. Das entspricht natürlich einem schrägen Zellverlauf an einem Konnektiv von gleichmäßiger Breite, einem nicht verjüngten Konnektiv. Ferner lehren Querschnitte, daß das Konnektiv in seinem verjüngten Teile stark asymmetrisch gebaut ist, was nicht nur im Gesamtbilde des Querschnittes, sondern auch im Bau des Leitbündels zum Ausdruck kommt (Fig. 25). Wir können also eine Plus- und Minusseite unterscheiden. Die Plusseite ist offenbar auch in Längenwachstum gegenüber der anderen gefördert; das zeigt sich schon (allerdings nicht stets in gleich hohem Maße), wenn man die Anthere vom Konnektiv abtrennt und dieses von der Fläche betrachtet (Fig. 30). Es ist weiter für das Folgende noch wichtig, daß der Querdurchmesser der Antherenkugel bedeutend größer ist als der der Filamentpfanne. Bei der Überkrümmung wird nun erstere gegen die „Pfanne" gedrückt,

kann aber in diese aus dem erwähnten Umstande nicht eindringen. Dies wird möglich, wenn Anthere und Filamentende senkrecht zueinander orientiert sind; dann stimmen „Kugel“ und „Pfanne“ aufeinander.

Die Epidermis von Konnektivhöcker und Filamentfurche ist wie am ganzen Filament sehr glatt und damit ist eine sehr leichte Verschiebbarkeit der Antherenkugel gegen die Pfannenwände gewährleistet.

Dies alles ist für das Zustandekommen der Antherendrehung von Wichtigkeit und muß bei der Erklärung ihres Zustandekommens berücksichtigt werden. Eingeleitet wird dieselbe, wie man annehmen muß, durch das asymmetrische Wachstum des Konnektives, das im Verein mit dem erwähnten einem schrägen gleichkommenden Zellverlauf eine, wenn auch leichte Torsion des Konnektives bedingt. Dadurch wird die Anthere aus ihrer mit dem Filament gleichsinnigen Lage gebracht und die Antherenkugel gegen die Filamentpfanne verschoben. Da erstere nun vom Konnektiv gegen die Pfanne gezogen wird, so entsteht ein Drehmoment, das durch die Glätte der Epidermisoberfläche verstärkt wird und sich, da kein Hindernis entgegensteht (das schwache Konnektiv dürfte nicht wesentlich entgegenwirken!) natürlich voll auswirkt; das ist erreicht, wenn die Kugel auf dem Boden der Filamentpfanne ruht. Dann befindet sich die Anthere in senkrechter Lage zum Filament. Daß das Konnektiv die Anthere an das Filament heranzieht, beruht letzten Endes auf seinem stark epinastischen Wachstum, das wohl mit seiner ausgeprägten Epitrophie (Fig. 28) zusammenhängt und durch das es schwanenhalsartig übergebogen wird, so daß es mit seiner Unterseite auf dem Filament aufliegt und so ganz in die Filamentpfanne zu liegen kommt (Fig. 28). Ans dieser seiner Lage kann man es nicht lösen, ohne es abzubrechen, infolge der starken Turgeszenz des Gewebes seiner Oberseite. Dieses ist im unteren breiteren Konnektivteil noch einmal so stark als das unter dem Leitbündel gelegene. Im oberen verjüngten Konnektivabschnitt dagegen ist es nicht stärker entwickelt und darauf beruht es wohl, daß diese schmale Gewebebrücke wenig resistent ist. Dieser Umstand macht sie als Gelenk in doppelter Hinsicht geeignet. Einmal muß sie als Gelenk funktionieren zwischen dem unteren Konnektivabschnitt und der Anthere, die ja dem Konnektiv in die Filamentpfanne, wie erwähnt, nicht folgen kann. In diesem Fall muß sie sich vom unteren Teil abbiegen lassen (Fig 28). Sodann wirkt sie als Torsionsgelenk, indem sie sich selbst schwach tordiert (als aktives Gelenk) und indem sie der passiven Fortsetzung der Drehbewegung keinen Widerstand entgegensetzt (passives Gelenk).

Nach der vorausgehenden Schilderung des Zustandekommens der Antherenbewegung ist diese teils eine aktive, teils eine passive. Aktiv ist die ganze erste Phase, d. h. der Ablauf bis zur Beendigung der Resupination, von der zweiten Phase, der Drehbewegung, ist aktiv nur der erste Teil, die ungefähr bis 30° aus der Ausgangsstellung führende Torsion. Der weitere Drehungsablauf ist rein passiver Natur und wird auf Grund der vorausgegangenen Wachstumserscheinungen lediglich durch die morphologischen Eigenschaften von Anthere und Filament in ihrem Zusammenwirken bedingt.

Das läßt sich durch folgenden kleinen Versuch erhärten. Würde die Pfannenbildung, die auf die Randwulstbildung des Filamentes zurückgeht, keine Bedeutung haben, so müßte das Konnektiv allein imstande sein, die Anthere in horizontaler Lage zu erhalten. Dies ist nicht der Fall. Trägt man die Randwülste vorsichtig ab, so sinkt die Anthere herab bis zu dem Winkel von ca. 30° der Eigendrehung des Konnektives. Es wäre auch nachgerade nicht verständlich, wie so das schwache Gelenk des Konnektives imstande sein sollte, die doch verhältnismäßig recht große und schwere Anthere in die wagerechte Stellung zu befördern, zumal der ursprünglich obere, nach der Resupination untere Teil der Anthere nach oben, der kürzere und leichte aber nach unten gedreht wird.

Daß diese Drehung der Anthere nicht regelmäßig eintritt, ist daraus verständlich, daß die Konnektivasymmetrie nicht regelmäßig ausgebildet wird, was auch bei ihrem Auftreten erst in den späten Stadien der Präfloration stattfindet. Außerdem kann die Torsion in manchen Fällen zu schwach sein, um die Anthere soweit zu drehen, daß die Gelenkvorrichtung zum Einschnappen gebracht wird. Dann aber kann man das künstlich durch Schütteln der Blüte erreichen, wobei man eine ruckartige Bewegung der Antheren wahrnimmt, die das Einschnappen bezeichnet.

Es handelt sich also hier um einen recht komplizierten Bewegungsvorgang, an dessen Zustandekommen sowohl innere wie äußere Formverhältnisse beteiligt sind.

Auch die Griffelkrümmung ist von äußeren Einflüssen unabhängig. Sie stellt also eine einfache Nutation dar, die vielleicht aus dem dorsiventralen Querschnitt des Griffels verständlich wird, womit ja sehr häufig eine verschiedene Intensität des Wachstums auf Ober- und Unterseite gegeben ist (physiologische Dorsiventralität). Das ist auch von der Resupination des Konnektives zu sagen; es muß gegenüber dem ebenfalls stark dorsiventralen Filament durch eine physiologische

Dorsiventralität ausgezeichnet sein, die das rege epinastische Wachstum hervorruft, das im Filament nicht auftritt.

Die Griffelbewegung hält Medicus (30) für einen Ausfluß der „Neigung der Pflanze sich zu begatten". Die über den Staubblättern stehenden Pistille „würden keiner Befruchtung fähig sein, wenn sie ihre erste Stellung behielten". Erst dadurch, daß sie „zu den Staubblättern heruntersteigen" (in die „area d'impollinazione" nach Delpino, die hier ringförmig ist), können sie ihre Narben mit Pollen beladen und befruchten. Nun findet man tatsächlich sehr häufig Pollen auf den Narbenflächen, der durch gegenseitige Berührung von Antheren und Narben dahin gekommen ist. Es könnte also Selbstbefruchtung stattfinden — aber die Blüten sind selbststeril, wie schon John Scott 1875 (37) gezeigt hat. Die Medicussche Deutung der Griffelbewegung ist also unbrauchbar. Sein Zeitgenosse Sprengel (38) dagegen hat richtig den Bestäubungsmechanismus der Blüte erkannt und ihn anschaulich beschrieben; spätere Autoren wie Delpino und H. Müller haben zudem nichts Wesentliches hinzugefügt.

Auf Grund der geschilderten Bewegung öffnen sich die Antheren nach dem Blütengrund hin. Die Bestäuber, als welche vor allem, wie aus den nur spärlichen Angaben in der Literatur hervorzugehen scheint — Delpino (7, p. 31, ref. bei Hildebrand, Bot. Ztg. 1867, p. 284) hat Hummeln die Bestäubung ausführen sehen — große Hymenopteren in Frage kommen, werden durch die eigenartige „Krone" gezwungen, bei der Honigausbeutung die Blütenachse zu umwandern, wobei sie mit ihrem Rücken den Pollen von den Antheren abbürsten. Daß für diese Art der nototriben Pollenübertragung die zu den Filamenten rechtwinklige Lage der Antheren eine besonders günstige ist, ist ohne weiteres einleuchtend, da so die Antherenflächen gänzlich in die Umwanderungsrichtung fallen, also sich in ihrer ganzen Ausdehnung den Insekten darbieten. Desgleichen ist die Bewegung des Griffels für eine sichere Bestäubung entschieden von großer Bedeutung. Denn durch sie werden die Narben mit den Antheren auf gleiche Höhe gebracht, also den Insekten dort dargeboten, wo in der dichogamen, und zwar protandrischen Blüte vorher die Antheren sich öffneten.

Man muß also hier den Bewegungen eine große Bedeutung zusprechen; damit aber ist nicht gesagt, daß sie zur Herbeiführung der Bestäubung unbedingt notwendig sind. Bei einfacheren Formen der Familie, wie bei Tryphostemma, geht es auch ohne derartige Bewegungen von Staubblättern und Griffeln. Sie gar als „herangezüchtet" zu betrachten, ist gänzlich unmöglich. Angenommen, sie hätten sich aus lauter kleinen

Abweichungen summiert, so müßte sich zeigen lassen, daß die nützlich gewesen sind. Für eine Resupination, die die Anthere aber nur z. B. bis zu $^1/_8$ der ganzen Bewegung umdreht oder den Griffel nur zur Hälfte herabkrümmt, kann das aber wohl nicht behauptet werden. Vielmehr muß der ganze Apparat so, wie er jetzt ist, vorliegen, wenn er überhaupt vorteilhaft und für die Bestäubung in besonderem Maße geeignet sein soll. Überdies ist er auch bei Passiflora alata Ait. in gleicher Weise wie bei Passiflora coerulea ausgebildet, hier aber muß er, soweit Verf. sehen kann, wirklich vollständig gleichgültig sein. Von einer Umwanderungseinrichtung kann hier nicht gesprochen werden, da sich die „Krone" nicht auseinanderspreizt, sondern als Scheide das Gynostemium umgibt. Die Bewegungen aber haben nur Vorteile in einer Blüte mit Umwanderungseinrichtung, einem „apparecchio perambulatorio" (Delpino).

Viele Formen zeichnen sich durch eine sehr tiefe, glockenförmige Blumenkrone aus, die dann ein entsprechend langes Androgynophor birgt. Vermutungsweise waren es solche Arten, für die Fritz Müller in Brasilien ausschließlichen oder vorzugsweisen Kolibribesuch festgestellt hat. Honigreichtum kann dabei nicht als Zeichen des Kolibribesuches gelten, da eine Art in F. Müllers Garten in Itajahy in Südbrasilien, die sehr fleißig von Kolibris besucht wurde, gar keinen Honig enthielt und geruchlos war. Er spricht die Vermutung aus, daß die Kolibris vorzüglich den kleinen Insekten, die sich häufig in die Blüte verirren, nachjagen. Leider hat F. Müller die beobachteten Pflanzen nicht bestimmt.

Alle diese Arten mit glockenförmiger Krone verstäuben ebenfalls in extrorser Antherenstellung. Es mag das hier wie dort vorteilhaft sein, daß es aber notwendig ist, müßte erst nachgewiesen werden und ist wenig wahrscheinlich; zu einer auf Umwanderung beruhenden Bestäubung steht die Erscheinung hier nicht in Beziehung, da der Blütenbau eine solche nicht zuläßt.

Nach des Verf. Ansicht liegt bei diesen Stellungsänderungen ein in der Blütenorganisation, die ja hier eine kolossale Breitenentwicklung aufzuweisen hat, begründeter Entfaltungsmodus vor, der in verschiedener Weise ausgenützt wird, teils mit mehr, teils mit weniger Vorteil, je nach den „Bezügen", die ihn mit der Umwelt, den Bestäubern, verbinden. Bei Passiflora alata scheinen die Bewegungen keinerlei Bedeutung zu haben. Bei den Formen mit glockenförmiger Krone mag ein Nutzen damit verbunden sein, es müßte das aber erst überzeugend dargetan werden. Dort, wo das obere Filamentende die beschriebene Modifikation

zeigt (was nicht überall der Fall zu sein scheint), kann diese im Verein mit der Konnektivkrümmung zu einer schrägen Stellung der Anthere führen, die vorteilhaft sein kann, wenn ein „apparecchio perambulatorio" vorliegt, wie bei Passiflora coerulea oder unserem Bastard, und dann als hochwertige „Anpassung" erscheint. In Wirklichkeit richten die Insekten ihr Verhalten nach dem vorliegenden Blütenbau ein.

Anschließend soll

Nigella arvensis L.

besprochen werden wegen der Ähnlichkeit ihrer Blüteneinrichtung mit der von *Passiflora coerulea*. Die Blüte ist zwar protandrisch, jedoch sind die beiden Phasen nicht scharf voneinander getrennt. Das weibliche Stadium fällt noch zum Teil in das männliche hinein.

Die Perianthblätter bewegen sich bei der Entfaltung der Blüte weit nach auswärts. Ihnen folgen in akropetaler Reihenfolge die Staubblätter unter Verlängerung, sie stehen in der Knospe aufrecht, an das Gynaeceum angeschmiegt. Dieses besteht aus fünf Fruchtblättern, die in einen, in der Knospe kurzen, später sich stark verlängernden Griffel auslaufen. Dieses Wachstum ist neben einem allgemeinen Streckungswachstum vorzugsweise ein epinastisches. Licht und Schwerkraft haben darauf, wie auch auf die Filamentbewegung, keinen Einfluß. Während seines Ablaufes bewegen sich die Griffeläste nach außen und, da sich in ihren oberen Teilen mit einer allgemeinen Asymmetrie ein stark schräger Zellverlauf in der Epidermis (Fig. 31 *III*) verbindet, so werden die Griffel dort schraubenförmig gedreht. Nach einiger Zeit kommt das epinastische Wachstum zum Stillstand, worauf ein hyponastisches einsetzt, das antagonastisch wirkend, die Torsion rückgängig macht und den Griffel wieder gerade streckt (Fig. 31 *I* u. *II*).

Das epinastische Filamentwachstum ist nichts anderes als eine Fortsetzung des Blütenentfaltungsvorganges, der mit dem epinastischen Wachstum der Perianthblätter beginnt und akropetal fortschreitet. Ebenso dürfte das epinastische Wachstum des Griffels damit zusammenhängen, daß zunächst alle Blütenorgane im Wachstum der Oberseite gefördert sind. Daß es von einem hyponastischen abgelöst wird, ist eine Erscheinung, die uns auch bei Sproß- und Blattnutationen entgegentritt und die nichts Auffälliges in sich birgt. Die Torsion ist eine auf dem asymmetrischen Griffelbau beruhende Begleiterscheinung.

Bisher war Nigella ebenso wie Passiflora einer kausalen Betrachtung bezüglich der in ihren Blüten auftretenden Bewegungserscheinungen noch nicht unterzogen worden. Vielmehr hat man sich nur mit der einseitigen teleologischen Einstellung ihnen genähert.

Schon Linné hat sich damit beschäftigt. Die ersten eingehenden Angaben aber finden sich bei Medicus (30). Er deutet wie bei Passiflora die Griffelbewegung als der „Neigung der Pflanze sich zu befruchten“ entspringend und sieht darin ein "deutliches Sehnen nach der Begattung“, einen „Kunsttrieb“, wie er sich ausdrückt, worunter er einen Instinkt verstanden wissen will — ein interessanter Fall des naiven Anthropomorphismus, der seinen Gipfel in folgender Bemerkung über Nigella orientalis erreicht: „Die Pistille neigen sich so tief herab und scheinen zu verschämt, der Befruchtung mit so großer Begierde nachzuschleichen wie die beiden anderen Arten“ (nämlich Nigella arvensis und damascena). Sprengel (38) hat dann wie bei Passiflora so auch hier die Dichoganie entdeckt und den Blütenbau in seiner Beziehung zur Bestäubung, die durch Immen vollzogen wird, erkannt. An seinen Ansichten hat sich seither nichts mehr geändert. Darnach besitzen die allein genauer bekannten Blüten von N. arvensis und damascena eine Umwanderungseinrichtung. Im männlichen Stadium sind die Griffel noch kurz. Die Staubblätter entleeren, während sie noch mehr oder weniger aufrecht stehen, ihren Pollen aus dem etwas der Unterseite des Filamentes genäherten Antheren, was für die nototribe Pollenübertragung sehr günstig ist. Ebenso ist zweifellos das nacheinander erfolgende Reifen der Staubblätter vorteilhaft für die Pflanzen, zumal die Blüte nicht den mindesten Regenschutz genießt: die einmal geöffnete aufrecht stehende Blüte schließt sich bei Regen nicht.

Im weiblichen Stadium haben sich die Griffel ungefähr bis in Antherenhöhe zurückgekrümmt, in die hier wie bei Passiflora ringförmige „area d'impollinazione“, und bieten nun ihre Narbe an derselben Stelle dar, wo sich die Antheren öffneten. Die Griffeltorsion hat dabei sicher eine nicht zu unterschätzende Bedeutung; denn durch sie wird die ursprünglich mit der Verwachsungslinie der Karpellränder zusammenfallende, also auf der Oberseite des Griffels befindliche Narbe teilweise nach unten gewendet und so in eine für die nototribe Pollenübertragung günstige Lage gebracht.

Wenn man so nur diese beiden Spezies und eine Reihe anderer mit im wesentlichen derselben Blüteneinrichtung (wie N. tuberculata Griseb., N. sativa L.. N. intermedia Coss., N. hispanica L., N. Gallica Jord., N. aristata Sibth., N. divaricata D. C., N. bethynica Azn., wovon verschiedene wohl nur Varietäten von N. arvensis und damascena sind) berücksichtigt, so erhält man den Eindruck, als liege in den Bewegungserscheinungen eine ziemlich komplizierte Anpassung vor. Durchmustert man aber eine größere Anzahl von Vertretern des Genus,

so kommt man zu einem anderen Resultat. Zunächst zeigt sich, daß eine Griffeltorsion durchaus nicht die Regel ist, wohl aber die Nutation des Griffels, so z. B. N. ciliaris D. C., N. fumariaefolia Kotsch., N. orientalis L., N. oxypetala Boiss., u. a. Die Stärke der Nutation kann wieder verschiedene Grade aufweisen: von kaum nennenswerter Krümmung bei N. fumariaefolia Kotsch. führen Übergänge über N. oxypetala Boiss. zu N. orientalis L., deren Griffel sich schwanhalsartig weit zurückbiegt, aber ohne Torsion (Fig. 47 *I*). Letztere Art hat ein dermaßen hohes Gynaeceum und so kurze Staubblätter, daß ein Einrücken des Griffels in die Stellung der Antheren unmöglich ist, es mithin nicht zur Ausbildung einer eigentlichen „area d'impollinazione" kommt.

Bei N. fumariaefolia Kotsch., wo die Narbe auf nur kurzem Griffel sitzt, bleibt diese während der ganzen Blütezeit nach oben gewendet wegen der nur geringen Überkrümmung des Griffels. Anders bei N. oxypetala Boiss.; hier erleichtert die mehr horizontale Orientierung es der Krümmung des Griffels die Narbe in die Ebene der Antheren zu bringen (Fig. 32 *II* u. *III*). Bei dieser Art aber haben wir es offenbar nicht mit einer Umwanderungseinrichtung zu tun; aller Wahrscheinlichkeit nach wird die Blüte in ihrer ganzen Ausdehnung von den Insekten überkrochen und dabei die Bestäubung bewerkstelligt. Es ist aber unter diesen Umständen ein Nutzen der starken Überkrümmung des Griffelendes nicht einzusehen, wenigstens nicht für die Fremdbestäubung

Bei Nigella orientalis dagegen liegt sicher eine ausgesprochene Umwanderungseinrichtung vor. Trotzdem Selbstbestäubung nicht erfolgen kann, setzt die Pflanze doch reichlich an, was beweist, daß für die Bestäubung die Griffeltorsion und Nutation bis in Antherenhöhe nicht wesentlich ist und daß es auch ohne sie geht. Das zeigt ja auch N. fumariaefolia Kotsch., vielleicht noch besser als die vorige Art, da sie fast völlig mit N. arvensis L. im Blütenbau übereinstimmt, also auch einen „apparecchio perambulatorio" repräsentiert; es geht aber bei ihr ohne nennenswerte Nutation und Torsion des Griffels.

Lag in L. orientalis L. ein Beispiel einer Art mit extrem hohen Karpellen vor, so haben wir in N. integrifolia Bgl. genau das Gegenteil: ein kleines Gynaeceum mit ganz kurzen Griffeln, das von den zahlreichen Staubblättern um ein Bedeutendes überragt wird und ganz in diesen geborgen ist. Es liegt kein triftiger Grund vor anzunehmen, daß diese Blüte, die ja etwa der eines Ranunculus entspricht, schlechter funktioniert, als die komplizierteren ihrer Gattungsgenossen.

Nun spielt bei Nigella zweifellos die Selbstbestäubung eine große Rolle (Knuth (25), H. Müller (32), Kirchner (24)); und zwar vor-

züglich bei den Arten, bei denen Narben und Antheren in ihrer Stellung sich gegenseitig ablösen. Das ist bei N. arvensis und damascena und den anderen oben angeführten Arten gleichen Blütenbaues der Fall, weiter dürfte hierher N. oxypetala Boiss. gehören, bei der durch die starke Überkrümmung des Griffelendes Selbstbestäubung ermöglicht wird. Bei N. fumariaefolia Kotsch. und N. orientalis L. ist sie, wie schon erwähnt, ausgeschlossen. Trotzdem setzen diese Spezies recht reichlich an; die Annahme einer wesentlichen Benachteiligung dieser Arten gegenüber solchen mit Selbstbestäubungsmöglichkeit erschiene dem Verf. gezwungen. Jedenfalls müßte sie erst nachgewiesen werden. Dieser Nachweis würde aber nichts ändern an der Auffassung, daß es sich bei den Arten mit Selbstbestäubungsmöglichkeit um die Ausnützung eines anderweitig bedingten Bewegungsvorganges handelt.

Dasselbe gilt von den gesamten Bewegungserscheinungen in den Nigellablüten, speziell von den auffallend „zweckmäßigen" bei den beiden vorangestellten Arten. Wie aus den angeführten Beispielen zur Genüge hervorgehen dürfte, hat das Grundschema des Blütenbaues bei Nigella je nach der Stärke der Ausbildung der einzelnen Teile eine Reihe von Formverhältnissen geliefert. Alle, soweit sie oben angeführt sind, sind geeignet zur Herbeiführung der Bestäubung. Daß aber in dieser immerhin reichen Auswahl auch Fälle vorkommen, die als auffallende Anpassungen erscheinen, ist leicht verständlich. Übrigens sind das gerade die Arten, deren Staubblätter, Fruchtblätter und Griffel einen mittleren Stärkegrad der Ausbildung erreichen; bei den Extremen nach der einen oder anderen Richtung, N. integrifolia Bgl. und N. orientatlis L. ist das nicht der Fall.

Die Auffassung dieser Verhältnisse als Ausnützungen von Gestaltungen und Bewegungserscheinungen, die der Ausfluß eines in den Gattungscharakteren begründeten „Gestaltungstriebes" sind, lag so lange ferne, als eine einseitig teleologisch orientierte Naturaffassung nur denjenigen Naturobjekten eine eingehendere Beachtung schenkte, die sich gut teleologisch ausdeuten ließen — eine Erscheinung, die sich auch in der Geschichte der Morphologie zeigt.

Damit darf auch eine darwinistische Erklärung der Griffelnutation als widerlegt bezeichnet werden, ebenso die der Torsionen und der Staubblattbewegung. Diese letztere ist nur vorteilhaft als ganze, kleine Stellungsänderungen wären gänzlich belanglos. Das gilt auch für die Griffelbewegungen. Hier widerlegt die Existenz von Formen, in deren Blüte keine Nutationen und Torsionen des Griffels auftreten, sowie die Existenz von Übergangsbildungen, direkt eine selektionistische Deutung.

Merkwürdige Bewegungen führen Staubblätter und Griffel der Arten der Verbenaceengattung Clerodendron aus. Untersucht wurde

Clerodendron Thomsoniae Bal.

Die Blüten der Pflanze sind stark dorsiventral (Fig. 48), was sich im Antroeceum besonders darin ausdrückt, daß das untere Staubblatt unterdrückt ist (es ist auch entwicklungsgeschichtlich nicht mehr nachzuweisen). Die Staubblätter liegen nach oben eingebogen in der Knospe Beim Entfalten der Blüte wachsen sie stark in die Länge und strecken sich aus der schwach-spiraligen Knospenlage heraus gerade. So ragen sie in der Umgebung der virtuellen Blütenachse aus der Blüte hervor und öffnen ihre Antheren. Sodann krümmen sie sich weiter zurück; dabei rollen sie sich so stark spiralig auf, daß sie als wenig auffällige Gebilde unter den Blüteneingang zu liegen kommen. Die Torsionen erfolgen sehr häufig unter ein- oder zweimaligem Richtungswechsel, wie die Umkehrpunkte an den Filamentspiralen erkennen lassen. Auch kommt zuweilen symmetrische Einrollung der Filamente vor. Während der Phase der Pollentleerung ist der Griffel vor dem Blüteneingang rechtwinklig nach abwärts gekrümmt. Er bewegt sich dann aber wieder aufwärts, bis er in die vorher von den Staubblättern eingenommene Lage kommt. Hier entfaltet er seine zweiästige Narbe ungefähr an der Stelle, wo die Antheren verstäubten (Fig. 33).

Wie die diesbezüglichen Versuche ergaben, verlaufen diese sonderbaren Bewegungen vollständig autonom. Es handelt sich um epi- und hyponastische Krümmungen, die sonst gewöhnlich leicht zu durchschauende Strukturgrundlagen haben. Dies ist hier, wenigstens was die Filamente anlangt, nicht der Fall. Diese sind dorsiventral, aber nicht etwa asymmetrisch. Auch ist von einem schiefen Zellverlauf nichts zu erkennen, weder in der Epidermis noch in tieferen Schichten. Es muß also die Ursache der Torsion tiefer liegen, in einem asymmetrischen bezw. spiraligen Bau der Zellwand und damit des Protoplasten, da die Membran ein Protoplasmaprodukt ist.

Für die Zellwand wurde der Nachweis einer derartigen Struktur mittels der Untersuchung im polarisierten Licht zu erbringen gesucht. Leider wurde aber diese Methode infolge der Feinheit der Membranen als unbrauchbar erkannt.

Dagegen deutet eine andere Erscheinung auf eine Erklärung in der angedeuteten Richtung. Läßt man nämlich gestreckte Staubblätter austrocknen, so tordieren sie sich um ihre eigene Achse, was ja nicht verwunderlich ist, da keine einseitige Verlängerung oder Verkürzung

statthat. Diese Erscheinung macht es außerordentlich wahrscheinlich, daß die Ursache der Filamenttordierungen in den Membranen bezw. den Protoplasten begründet ist. Man hat sich dann vorzustellen, daß das Membranwachstum der einzelnen Zellen in schräger Richtung erfolgt, so daß es summiert zu einer Drehung des Filamentes um seine Achse während des Längenwachstums führt. Die oben erwähnte Epinastie bedingt dann auf Grund dieser Torsion die korkzieherartige Einrollung des ganzen Filamentes. Das epinastische Wachstum sowohl von Staubblättern als Griffel ist aus der allgemeinen Förderung der oberen Blütenhälfte leicht verständlich. Der Griffel ist bilateral gebaut, seine durch die Leitbündel gehende, in den größeren Durchmesser fallende Mediane liegt in der Symmetrieebene der Blüte, in der auch seine Bewegung erfolgt, sowohl die Zurückkrümmung wie die Aufwärtskrümmung. Das Auftreten einer solchen antagonistischen Bewegung ist schon vom Nigellagriffel erwähnt worden, wo darauf hingewiesen wurde, daß diese Erscheinung auch anderweitig auftritt.

Damit ist das kausale Verständnis für diese Bewegungsvorgänge wenigstens angebahnt und es erübrigt sich, noch auf ihre teleologische Deutung einzugehen. Dazu wäre die Kenntnis der Bestäuber notwendig. Leider aber kann Verf. darüber keine Mitteilungen finden, was ja für die meisten Tropenpflanzen der Fall ist. Asa Gray (13, p. 221) hat die Bestäubungseinrichtung kurz beschrieben, aber er macht keine Angaben über die Bestäuber. Man wird indes Knuth (25) zustimmen können, wenn er sagt, die Blüte mache den Eindruck einer ausgezeichneten Tagschwärmerblume. Tagschwärmer etwa vom Typ der Macroglossa als Bestäuber vorausgesetzt, eignet sich die Blüte natürlich vortrefflich für eine durch diese ausgeführte sternotribe Pollenübertragung, der graziöse Blütenbau würde einen ebenso graziösen Bestäubungsvorgang ermöglichen.

Was das Zurückkrümmen der Staubblätter anlangt, so wird dadurch die Narbe vollständig freigelegt. Daß damit aber ein entschiedener Vorteil verbunden ist, ist wenig wahrscheinlich. Verf. möchte sich dahin äußern, daß es auch ohne dies ganz gut ginge. Sicher gleichgültig, wenigstens soweit man bis jetzt sehen kann, ist aber die Griffelnutation Der Griffel wächst erst nach der Antherenreife zu seiner definitiven Länge heran, würde also, was eventuell geltend gemacht werden könnte, bei der Pollenentnahme keineswegs hinderlich sein, ganz abgesehen von seiner Zartheit, die eine solche Ausdeutung ohne weiteres hinfällig macht.

Bei der extremen Dichogamie der Blüte ist an eine Selbstbestäubung nicht zu denken. Ob eine solche aber möglich wäre, falls

kein Platzwechsel von Staubblättern und Griffeln einträte, muß dahingestellt bleiben. Eine Zufälligkeit wäre ihr Eintreten jedenfalls. Übrigens ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Blüten selbststeril sind, sehr groß.

Das Ergebnis der teleologischen Betrachtung ist also ein recht dürftiges und es ist klar, daß es sich bei dem Bestäubungsvogang um die Ausnützung der mittleren bezw. Endphase eines Entfaltungsvorganges handelt, der einerseits die Staublätter aus der gerollten Knospenlage heraus geradestreckt (wobei sie in die Verlängerung der Kronröhre zu stehen kommen und so verstäuben) und in seiner Fortsetzung unter korkzieherartiger Einrollung noch weiter abwärts bewegt, bis das Längenwachstum erlischt; der andererseits den Griffel nach vorheriger epinastischer Krümmung durch antagonistisches hyponastisches Wachstum wieder nach oben bewegt in eine Stellung, in der er seine Narbe in der „area d'impollinazione" entfaltet und schließlich vertrocknet.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Clerodendron fallax Lindl. Die Staubblattorsionen sind jedoch hier schwächer ausgeprägt als bei voriger Art, auch manchmal nicht nachzuweisen.

Wegen des sehr ähnlichen Verhaltens soll hier noch die Labiate Plectranthus fruticosus angeschlossen werden. Der Vorgang der Entfaltung des Androeceums ist hier derselbe wie bei Clerodondron und ist auch autonomer Natur; es treten aber keine Torsionen auf. Der Griffel führt vor der Narbenentfaltung, die vor dem Blüteneingang (wie bei Cloredondron) erfolgt, keine Nutation aus. Er wächst gerade aus der Blüte hervor, krümmt sich aber an seiner Spitze bogig aufwärts, was auf negativ-geotropische Reizbarkeit seines oberen Abschnittes zurückgeht, eine Eigenschaft, die er mit dem Griffel von Coleus und einer Reihe anderer Pflanzen (Cobaea, Monochaetum, verschiedener Liliaceen u. a.) teilt. Über die Telcologie sei für das Androeceum auf das bei Clerodendron Gesagte verwiesen, die Antheren öffnen sich auch hier vor dem Blüteneingang; der Griffelkrümmung kommt wohl keine Bedeutung zu. Die Bestäubung wird wahrscheinlich von Apiden vollzogen.

Abschliesend sollen noch die Filamenttorsionen bei Cruciferen und die postmortalen Antherendrehungen bei Erythraea Centarium betrachtet werden.

Cruciferen.

Bei einer Reihe von Arten der Familie der Cruciferen vollführen die inneren längeren Staubblätter Drehungen von verschiedener Stärke bis zu 180°, also zur extrorsen Stellung. Ihnen hat neben den anderen Merkmalen der Cruciferenblüte A. Günthart (14) eine Betrachtung

gewidmet. Sie finden im oberen Teil des Filamentes statt, und zwar unterscheidet Günthart Drehungen, die schon in der Knospe erfolgen, sogenannte primäre, und solche, die erst nach dem Aufblühen einsetzen, sogenannte sekundäre. Für letztere gibt er keine kausale Erklärung; die erstere aber führt er auf die Raumverhältnisse innerhalb der Blütenknospe zurück.

Indem nämlich die beiden kürzeren Staubblätter bei einer Reihe von Arten den längeren gegenüber im Wachstum stark zurück sind, entsteht über ihnen in der Knospe ein Hohlraum, in den hinein die längeren ausweichen sollen, um dabei eine Drehung zu erfahren. Wahrscheinlich denkt sich Günthart die sekundäre Drehung dann als Fortsetzung zur primären, nach seiner Ansicht den Filamenten durch die Raumverhältnisse in der Knospe aufgezwungen. Es liegt nichts näher als bei entspreckenden Arten Kelch- und Blumenblätter an noch jungen Knospen, in denen noch keine Staubblattdrehungen eingetreten sind, zu entfernen, um zu sehen, ob nun die Torsionen unterbleiben, was der Fall sein muß, wenn die Günthartsche Theorie richtig ist.

Das wurde an zwei Arten, deren Staubblattorsionen 45° bezw. 90° betragen, ausgeführt: an Alyssum saxatile und an Erysimum Perowskyanum F. et. M. Das Ergebnis war in beiden Fällen (wie Verf. von vornherein nicht zweifelhaft war) ein negatives im Günthartschen Sinn, die Torsionen erfolgten ebenso, als wenn Kelch- und Blumenblätter belassen worden wären. Damit ist die Günthartsche Auffassung widerlegt und es ist eine den Verhältnissen gerechtwerdende kausale Erklärung der Torsion zu geben auf Grund von anatomischen Strukturen, was für Erysimum Perowskyanum wegen der Größe seiner Filamente geschehen soll.

Es zeigt sich, daß die lateralen kürzeren Staubblätter, die keine Torsion ausführen, einen symmetrischen, dorsiventralen Querschnitt haben (Fig. 34 *III*), während die sich drehenden längeren asymmetrisch sind, und wenn auch nicht sehr deutlich, eine Plus- und Minusseite im oberen Filamentabschnitt erkennen lassen (Fig. 34 *II*). Die geförderten Seiten liegen alle nach außen (Fig. 34 *I*). Durch stärkeres Wachstum derselben in Verbindung mit dem asymmetrischen Gesamtbau des Filamentes werden die Staubblätter alle in gleicher Weise gedreht, so daß ihre Antheren ihre Breitseite den Antheren der kürzeren Filamente zuwenden.

Im vorliegenden Fall ist die Drehung für eine möglichst reichliche Pollenentnahme entschieden geeignet. Der Nektar wird nämlich hauptsächlich zu beiden Seiten der kürzeren Staubblätter abgeschieden.

Wenn also das Insekt direkt zu ihm vordringt, so muß es den Rüssel zwischen den drei Staubblättern einführen, die einander ihre Breitseite zuwenden, sich also reichlich mit Pollen beladen. Es ist das eine deutliche Anpassung im Sinne einer Ausnützung. Denn daß zum Zustandekommen der Bestäubung die Filamenttorsion nicht notwendig ist, zeigen diejenigen zahlreichen Cruciferen, die sie nicht besitzen, bei denen „es aber dennoch geht". Weiterhin existieren Fälle mit einer Drehung von nur 45°, aber auch von 135°, ja sogar 180°, womit für jeden Fall eine sicher nicht sehr vorteilhafte extrorse Antherenstellung erreicht ist. Außerdem zeigen sich in den einzelnen Blüten große Unregelmäßigkeiten in diesen Verhältnissen. Die eben entwickelte Reihe nun wirft Licht auf die Deutung des behandelten Falles und erhärtet die oben ausgesprochene Auffassung, daß es sich auch hier nur um die Ausnützung eines Filamententfaltungsvorganges handeln kann.

Erythraea Centaurium.

Die Antheren dieser Pflanze drehen sich beim Aufspringen schraubenartig. Die Drehungen sind offenbar postmortal und hygroskopisch, beim Befeuchten werden sie rückgängig gemacht.

Bei der Frage, in welchem Gewebe sich die Torsionen abspielen, war in erster Linie an das Konnektiv zu denken. Es wurden von ihm die beiden Antheren vorsichtig abpräpariert. Nach dem Austrocknen zeigte sich nun am Konnektiv keinerlei Drehung, es schrumpfte unregelmäßig zusammen. Trennte man dagegen eine einzelne Antherenvalve ab, so drehte sie sich spiralig. Die Untersuchung ergab folgendes: Die Epidermis zeigt keinerlei Besonderheit. Dagegen besteht das Endothecium aus vier nebeneinander liegenden Abschnitten von jeweils verschiedenen Zellen (Fig. 35). Der äußerste setzt sich aus Zellen kollenchymatischer Natur zusammen, die nur in den Kanten verdickt sind: sie mögen nach Goebels bei Ricinus verwendeter Nomenklatur (11, p. 339) „Schwachzellen" genannt werden. Sie gehen über in die Zellen des zweiten Abschnittes, die dem entsprechen, was Goebel bei Ricinus „Starkzellen" nennt. Aus ihnen geht durch Reduktion der verdickten Membranstellen ein weiterer Typus hervor, den Verf. den der „Netzzellen" nennen möchte und der im dritten Streifen gegen das Konnektiv zu lokalisiert ist. Dieser wieder ist durch Übergänge, an denen die Anastomosen der Verdickungsleisten immermehr schwinden, mit den Zellen des innersten Abschnittes, den „Spiralzellen", verbunden.

Präpariert man diese einzelnen Gewebestreifen frei und läßt sie austrocknen, so tordieren sich nur die Streifen, die Spiralzellen enthalten.

Da jeder der Streifen außer den Endothecium auch noch die Epidermis besitzt, diese aber überall gleich ausgebildet ist, während die Endotheciumzellen verschieden sind, so geht die Torsion jedenfalls auf die Spiralzellen zurück.

Mazeriert man solche Antherenklappen und verfolgt des Verhalten der einzelnen Zellen beim Austrocknen unter dem Mikroskop, so kann man an den Spiralzellen häufig eine freilich schwache Drehung beim Schrumpfen beobachten, nicht bei den übrigen.

Damit ist die innerste, konnektivnahe Endotheciumschicht als Sitz der Torsion nachgewiesen. Durch sie werden alle übrigen Zellschichten mit in die Bewegung hineingezogen, deren Zellen übrigens in der Aufsicht keine Volumverringerung beim Austrocknen erkennen lassen, wie dies bei den Spiralzellen der Fall ist (Längsversteifungen!).

Was die teleologische Deutung betrifft, scheint H. Müller (32) „die schraubenförmige Drehung der Staubgefäße (geradeso wie die schraubenförmige Drehung der Narbe bei mehreren, dem Schmetterlingsbesuche angepaßten Silenen) eine Anpassung zu sein, welche die Berührung durch den dünnen Rüssel eines an der Blüte saugenden Schmetterlings sichert". Daß man hierin mit Goebel (11, p. 226) nur den „Ausdruck einer ausschließlich teleologischen Naturauffassung" sehen kann, für die nichts in der Natur, auch nicht die geringste Struktur, nicht das kleinste Tüpfelchen im Bau des Holzes nutzlos ist, ist doch ziemlich klar. Warum sollte es hier wie bei so vielen anderen Pflanzen nicht ohne Drehung geradeso gehen? Es liegt bis heute kein Grund vor, hierin eine Anpassung zu sehen.

Bei knapper

Zusammenfassung

obiger Ausführungen ergibt sich abschließend folgendes:

1. Es kommen autonome und induzierte Staubblatt- und Griffelbewegungen vor und das selbst innerhalb einer Familie (Ruta, Dictamnus) und vielleicht auch innerhalb einer Gattung (Lopezia coronata und racemosa). In Amaryllis formosissima können die Bewegungen je nach den Bedingungen autonom oder induziert verlaufen, wobei das autonome Moment auf die Symmetrienverhältnisse der Blüte zurückgeht. Mit der Blütendorsiventralität hängen auch die autonomen Bewegungen der Staubblätter und des Griffels von Clerodendron Thomsoniae zusammen.

Von induzierenden Faktoren kommen Licht und Schwerkraft in Betracht; letztere hat bei weitem die größte Bedeutung (Dictamnus, Aesculus, Melastomaceen, Epilobium angustifolium, Lopezia coronata,

verschiedene Liliaceen, Cobaea scandens). Vom Licht scheinen die Parnassiafilamentbewegungen induziert zu sein. Bei Lilium Martagon überwiegt gewöhnlich die Geoinduktion, bei einseitiger Beleuchtung das Licht.

Die Bewegungserscheinungen bei Ruta, Barosma, Coleonema, ferner bei Gloriosa und Lopezia coronata (Konnektivtorsion) sind autonom nnd lassen durchgehend enge Beziehungen zu den Symmetrieverhältnissen der Organe, an denen sie auftreten, erkennen, insofern bei symmetrischen Krümmungen eine symmetrische, bei asymmetrischen Krümmungen dagegen eine asymmetrische Anisotrophie vorliegt. Schräger Verlauf der epidermalen Zellreihen kann dazu treten (Barosma- und Nigellagriffel, Lopezia coronata).

Torsionen können aber auch an symmetrisch anisotrophen, also dorsiventralen Filamenten auftreten, wenn sie am tragenden Organ so orientiert sind, daß die Schwerkraft die eine Symmetriehälfte stärker im Wachstum fördert als die andere (Monochaetum, Cobaea u. a.).

Bei *Clerodendron Thomsoniae* liegt den Filamenttorsionen allem Anschein nach ein asymmetrischer (spiraliger) Bau der Zellmembranen bzw. des Protoplasten zugrunde, was asymmetrisches Wachstum zur Folge hat.

2. Eine phylogenetische Erklärung der untersuchten Bewegungen im darwinistischen Sinne *ließ sich in keinem Falle durchführen*. Wohl aber wäre es denkbar, daß der „Kampf ums Dasein“ solche Arten verschonte, welche die Bewegungen besaßen (aus inneren Gründen bzw. durch Induktion), während andere infolge Mangels derselben ausgemerzt wurden, wenn sich zeigen ließe, daß die Bewegungen für das Zustandekommen der Bestäubung *notwendig* sind. Diese Notwendigkeit ergab sich nun für Monochaetum hirtum in dem Sinne, daß durch die Aufkrümmungen der Filamente erst die Pollenentleerung ermöglicht wird. Was aber die Beziehungen der Stellungsänderungen der Staubblätter und des Griffels dieser Pflanze zur Bestäubung betrifft, so konnte für sie wie in allen anderen Fällen eine Notwendigkeit sich nicht überzeugend nachweisen lassen. Der Wahrscheinlichkeit, daß die meisten der besprochenen Stellungsänderungen von mehr oder weniger bedeutendem Vorteil für eine sichere Bestäubung sind, steht die gewonnene Überzeugung: „Es geht so, es ginge aber auch anders“ nicht im Wege.

Die kausale Betrachtung lehrt, daß es sich um Entfaltungsvorgänge an Staubblättern und Griffeln handelt, in die hinein bzw. an deren Ende die Antheren- und Narbenreife fällt. Wenn die dabei von

den tragenden Organen eingenommenen Stellungen vielfach vorteilhaft sind, so haben sie doch nicht den „Zweck", Antheren und Narbe in bestimmter Weise zu orientieren, wie schon daraus hervorgeht, daß die Bewegungen sich da und dort über die Antheren- und Narbenreife hinaus fortsetzen (Nigellagriffel, Clerodendronstaubblätter, Rutafilamente, Erythraeaantheren) und daß Filamente und Griffel gewissermaßen „Umwege" machen, wo sie die Reifestellung direkt erreichen könnten (Ruta Barosma, Coleonema). Man muß also von der Ausnützung einer bestimmten Phase des Entfaltungsvorganges sprechen. Wenn auch die Frage, ob vielleicht den Krümmungen als solchen „eine Bedeutung bei der Regulierung des Stoffwechsels" (11) zukommt, offengelassen werden muß, so kann doch nirgends von einer aktiven Anpassung seitens der Pflanze die Rede sein. Wo dies oberflächlich so aussieht, wie in besonders hohem Grade bei Passiflora coerulea und Nigella arvensis, erscheinen die frappanten teleologischen „Bezüge" in einem ganz anderen Licht, wenn man die Pflanzen mit Beziehung auf ihre Gattungsgenossen betrachtet. Man kommt dann, wie überall bei der vorliegenden Untersuchung, zu dem Resultat, daß die Natur auch in den Blüten sich ungebunden in Formen und damit zusammenhängenden Bewegungen auswirkt, ohne Rücksicht auf „Ziel und Zweck", daß aber die Ergebnisse dieses „Gestaltungsgetriebes" oder „Formenspieles" (wenn man will) einer weitgehenden „Ausnützung" unterliegen, so daß man auch hier mit Goethe sagen kann: „Ich sehe, man mag in die Natur eindringen, von welcher Seite man wolle, man kommt immer auf einige Weisheit." (Gespräche mit Eckermann III, 1827.)

Die vorliegende Arbeit entstand in der Zeit vom Juni 1920 bis Juni 1921 im Botanischen Institut der Universität München unter Leitung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. von Goebel. Der experimentelle Teil der Untersuchungen wurde vorwiegend in den Frühlings- und Sommermonaten ausgeführt, während der anatomische Teil sich in den Wintermonaten an Alkoholmaterial erledigen ließ.

Es sei mir nun vor allem gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, dessen persönlicher Einfluß sich weit über den Rahmen dieser Arbeit hinaus auf meine ganze Stellung zur Natur erstreckte, für die ständige Anteilnahme am Fortschritt meiner Arbeit und die zahlreichen praktischen Winke bei der Ausführung der einzelnen Untersuchungen den schuldigen Dank auszusprechen. Zu großem Danke bin ich ferner Herrn Geheimrat von Kirchner ver-

pflichtet für bereitwillige Überlassung von Beobachtungsnotizen und einiger entlegener Literatur.

München, den 3. Juni 1921.

Botanisches Institut.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Behrens, W., Der Bestäubungsmechanismus bei der Gattung Cobaea. Flora 1880.
2) Beyer, H., Die spontanen Bewegungen der Staubgefäße und Stempel. Wehlau 1888.
3) Bonnet, C., Usage des feuilles. Übersetzung von C. F. Boeckh. Ulm 1803.
4) Carlet, G., Sur le movement des étamines dans les Ruta. Comptes rendus de l'academie franç. Vol. LXXVII, 1873.
5) Chodat, R., La floraison du Lilium Martagon. Bull. de la Société Botanique de Genève. Vol. XI, 1919.
6) Comes, O., Studii sulla impollinazione in alcune piante. Napoli 1874.
7) Delpino, F., Sugli apparecchi della fecondatione nelle piante autocarpe. Firenze 1867.
8) Ders., Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale Atti d. Soc. ital. di scienze naturale. Milano 1873 und 1874.
9) Dufour, I., Sur l'influence de la gravitation sur le mouvement des quelques organes florissants. Arch. des sciens. phys. et nat. 14. III. 1885.
10) Francé, R. H., Die gamotropen Bewegungen von Parnassia palustris. Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre. 1909.
11) Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung. Jena 1920.
12) Ders., Organographie der Pflanzen: I. Allgemeine Organographie. 2. Aufl. Jena 1913.
13) Gray, Asa, Structural Botany. London 1885.
14) Günthart A., Prinzipien der physikalischen Blütenbiologie. Jena 1910.
15) Hansgirg, A., Phytodynamische Untersuchungen. Prag 1889.
16) Ders., Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
17) Hildebrand, F., Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867.
18) Ders., Über die Vorrichtungen an einigen Blüten zur Befruchtung durch Insektenhilfe. Botan. Zeitung 1866.
19) Ders., F. Delpinos Beobachtungen über die Bestäubungsvorrichtungen bei den Phanerogamen mit Ergänzungen. Botan. Zeitung 1867.
20) Ders., Weitere Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse an Blüten. Botan. Zeitung 1869.
21) Ders., F. Delpinos weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreich mit Ergänzungen. Botan. Zeitung 1870.
22) Kabsch, W., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane. Botan. Zeitung 1861.
23) Kerner, A. v., Marilaun, Pflanzenleben II. Leipzig 1888.
24) Kirchner, O., Blumen und Insekten. Leipzig und Berlin 1911.
25) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie I, II, III. Leipzig 1898.

26) Koelreuter, I. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig 1761.
27) Linné, C. v., Disquisitio de sexu plantarum. 1735.
28) Ludwig, Referat über eine briefliche Mitteilung von Fritz Müller. Justs Botan. Jahresberichte 1886, I.
29) Macchiati, L., Del movimento periodico spontaneo degli stami nella Ruta bracteosa D. C. e Smyrnium rotundifolium. Nuovo Giornale botan. ital. XII, 1880.
30) Medicus, J. K., Von der Neigung der Pflanzen sich zu begatten. Pflanzenphysiologische Abhandl. I. Leipzig 1803.
31) Müller, H., Two Kinds of stamens with different functions in the same flower. Nature, Vol. XXIV. 1881.
32) Ders., Die Befruchtung der Blumen. Leipzig 1873.
33) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie II. Leipzig 1904.
34) Piffard, B., Fertilisation of Methonica gloriosa. Journal of Botany XXI. 1883.
35) Ross, H., Blütenbiologische Beobachtungen an Cobaea macrostemma Pav. Flora 1898.
36) Scholtz, M., Die Orientierungsbewegungen des Blütenstieles von Cobaea scandens Cav. und die Blüteneinrichtung dieser Art. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VII. 1893.
37) Scott, I., Notes on the sterility and hybridisation of certain species of Passiflora. Journal Linn. Soc. Bot. Vol. VIII. 1865.
38) Sprengel, Chr., Das entdeckte Geheimnis der Natur. Berlin 1793.
39) Treviranus, L. C., Über Dichogamie nach C. C. Sprengel und Ch. Darwin. Botan. Zeitung 1873.
40) Urban, I., Zur Biologie und Morphologie der Rutaceen. Jahrb. d. k. bot. Gartens in Berlin. Bd. II, 1883.
41) Vöchting, H., Über Zygomorphie und deren Ursachen. Pringsheims Jahrbücher, XVII.

Verzeichnis der Abbildungen.

Fig. 1. *I* Querschnitt durch ein Rutastaubblatt an dessen Basis, *II* dasselbe in der mittleren Region, ca. 60/1.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch eine im Anfang der Anthere stehende Blüte von Barosma foetidissima. *s* Kelchblatt, *c* Blumenblatt, *st* Staminodium, *d* Diskus, *b* Staubblatt, *g* Griffel.

Fig. 3. Barosma foetidissima: *I* Anfangs-, Mittel- und Endstadium der symmetrischen Griffelnutation; *II* tordierter Griffel.

Fig. 4. Barosma foetidissima, Filamentquerschnitte: *I* von der Basis, *II* aus der mittleren (sich krümmenden) Region. Leitbündel schraffiert, 70/1.

Fig. 5. Barosma foetidissima: *I* Querschnitt eines dorsiventralen, *II* eines asymmetrischen Griffels mit Bezeichnung der den einzelnen Leitbündeln zugehörenden Sektoren (s. Text!), ca. 65/1.

Fig. 6. Flächenansicht eines Teiles von einem asymmetrischen Barosmagriffel. „Zentralzylinder" schraffiert. Der mittlere Sektor ist schärfer konturiert, ca. 50/1.

Fig. 7. Coleonema album. Medianer Längsschnitt durch eine im Anfang der Anthese stehende Blüte. Die späteren Stadien der Staubblattbewegung (*II*, *III*, *IV*) punktiert; *IV* tritt nur auf, wenn die Blütenhülle entfernt wurde. Sonst Bezeichnung wie bei Fig. 3.

Fig. 8. Coleonema album. *I* Griffelquerschnitt; *II* Flächenansicht der Narbe (nach dem Pfeil mit *I* übereinstimmend zu orientieren!); *III* Endabschnitt des Griffels mit Narbe in seitlicher Ansicht.

Fig. 9. Monochaetum hirtum. *I* Junge Blütenknospen; *II* zwei Knospen kurz vor dem Aufblühen; *III* geöffnete Blüte; *IV* Knospenquerschnitt des Androeceums und Griffels: *G* Griffel, *S* episepale und *P* epipetale Staubblätter.

Fig. 10. Monochaetum ensiforme, Blüte von der Seite. L_1 Griffelstellung kurz nach der Blütenentfaltung, L_2 Folgestadium von L_1.

Fig. 11. Querschnitt durch den basalen sich tordierenden Teil eines episepalen Filamentes von Monochaetum hirtum.

Fig. 12. Monochaetum ensiforme, Blüte von vorne, *X* unterstes, nicht tordiertes, sondern symmetrisch aufgekrümmtes Staubblatt, 2/1.

Fig. 13. Zellverlauf am Rand des Filamentes von Lopezia coronata am Übergang ins Konnektiv.

Fig. 14. Schnittserie durch eine noch junge Blütenknospe von Lopezia coronata. *k* Konnektiv, *a* Anthere, *t* Staminodium, *c* Kelch, *g* Griffel, *f* Filament (am Übergang ins Konnektiv). Konnektiv noch nicht gedreht!

Fig. 15. Schnittserie durch eine blühreife Knospe von Lopezia coronata. Bezeichnung wie in Fig. 24. Konnektiv gedreht! In *V* und *VI* ist die Klinotrophie der Übergangsstelle des Filamentes ins Konnektiv deutlich zu erkennen.

Fig. 16. Cobaea scandens. Durch Entfernen der Blumenkrone und des Kelches freigelegtes Androeceum und Gynaeceum, oben von einer blühreifen Knospe, unten während der Anthese. Textfigur!

Fig. 17. Reihenfolge der Veränderung in Stellung und Krümmung eines Cobaeafilamentes von der Knospe bis zum Welken.

Fig. 18. Cobaea scandens. *I* Querschnitt durch den terminalen und *II* durch den basalen Teil des Filamentes. Holzteile der Leitbündel des „Zentralzylinders" schwarz, 30/1 und 35/1.

Fig. 19. Gloriosa superba. *I* Blüte total, *II* Querschnitt des basalen Abschnittes eines Perigonblattes mit Nektarium, *o* Oberseite, 1/1 und 9/1.

Fig. 20. Gloriosa superba. *I* Gynaeceum in Knospenstadium (Perigon und Androeceum entfernt); *II* Gynaeceum während der Anthese, 1/1 und 5/2.

Fig. 21. Querschnitt durch das ausgebildete Gynaeceum von Gloriosa superba.

Fig. 22. Querschnitt durch den sich krümmenden Abschnitt des Griffels von Gloriosa superba.

Fig. 23. Passiflora Impératrice Eugénie hort., Androeceum und Gynaeceum beim Öffnen der Blüte.

Fig. 24. Dasselbe im weiblichen Stadium der Blüte.

Fig. 25. Passiflora Imp. Eug., Querschnittserie durch den oberen Filamentabschnitt und Konnektiv eines Staubblattes mit noch nicht resupiniertem Konnektiv. *f* Filament, *k* Konnektiv (Leitbündel schraffiert!), *a* Anthere.

Fig. 26. Querschnitt durch den basalen Teil eines Griffels von Passiflora Imp. Eug.

Fig. 27. Passiflora Imp. Eug. Medianer Längsschnitt durch ein Filament mit noch nicht resupinierten Konnektiv. *a* Anthere, *f* Filament, *k* Konnektiv, *l* Leitbündel.

Fig. 28. Dasselbe durch ein Filament mit resupiniertem Konnektiv. Die hinter der Schnittfläche gelegene Hälfte des Filamentes ist plastisch gezeichnet. *a* Anthere, *f* Filament, *r* dessen einer „Randwulst", *k* Konnektiv, dessen Unterseite in Falten geworfen ist, *l* Leitbündel.

Fig. 29. Passiflora Imp. Eug. Filament mit noch nicht resupiniertem Konnektiv von unten. *an* Anthere, *ak* „Antherenkugel", *k* Konnektiv, *f* Filament, *r* Randwülste des Filamentes, *fp* „Filamentpfanne".

Fig. 30. Passiflora Imp. Eug. Oberes Ende eines Filamentes mit resupiniertem Konnektiv (Anthere abgeschnitten!). *r* Randwulst, *k* Konnektiv, *pf* Filamentpfanne.

Fig. 31. Nigella arvensis. *I* Fruchtblatt mit tordiertem Griffel; *II* dasselbe mit geradegestrecktem Griffel (Postfloration). *n* Narbe. *III* Abschnitt aus einem geradegestreckten Griffel, den schrägen Verlauf der Epidermiszellreihen zeigend.

Fig. 32. Schemat. Darst. der Stellungs- und Größenverhältnisse von Androeceum und Gynaeceum. *I* bei Nigella orientalis, *II* von N. fumariaefolia, *III* N. oxypetala.

Fig. 33. Clerodendron Thomsoniae Balf. *I* Blüte kurz nach dem Aufblühen, *II* Blüte im männl. Stadium, *III* Blüte im weibl Stadium.

Fig. 34. Erysimum Perowskyanum. *I* Lage von Staubblättern und Gynaeceum in der Blüte (in direkter Umgebung des Griffels die längeren Staubblätter); *II* Querschnitt der Filamente eines Paares der längeren Staubblätter, stärker vergrößert; *III* Querschnitt des Filamentes eines kürzeren (lateralen) Staubblattes (Leitbündel angedeutet).

Fig. 35. Aufsicht auf das Endothecium einer Antherenvalve vou Erythraea Centaurium. *I* Schwachzellstreifen, *II* Starkzellstreifen, *III* Netzzellstreifen, *IV* Spiralzellstreifen. Etwas schematisiert.