Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten.

Von **Helene Ritzerow.**

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Seitdem die Tatsache der Kleistogamie bekannt wurde, ist diese ein Gegenstand eifriger Forschung, die Ursache ihres Entstehens und ihre Bedeutung für die Pflanze eine vielumstrittene Frage gewesen. Die Blütenbiologen Müller[1]), Kirchner[2]), Knuth[3]) und Ludwig[4]) machten teleologische Erklärungsversuche: sie meinten, in dem Mangel an Bestäubungsvermittlern oder dem spärlichen Samenansatz der chasmogamen Form eine Erklärung für das Auftreten der Kleistogamie zu finden. Diese Anschauungen erhielten eine weitere Stütze durch Darwin[5]), der behauptete, es seien in der kleistogamen Blüte bestimmte Abweichungen von der chasmogamen Form vorhanden, welche Anpassungserscheinungen an die Befruchtung innerhalb der Blüte darstellten. Im Gegensatz zu diesen Forschern zeigte Goebel[6]) darauf in seiner im Jahre 1905 erschienenen Abhandlung „Über kleistogame Blüten und die Anpassungstheorien" einerseits, daß die Kleistogamie eine Folge von ungünstigen Ernährungsverhältnissen sei, andrerseits, daß in morphologischer Beziehung keine Anpassungserscheinungen vorlägen; die kleistogamen Blüten seien vielmehr Hemmungsbildungen, welche sich insofern von den gewöhnlich so benannten Erscheinungen unterschieden, daß sich die Hemmung hauptsächlich auf die von Sachs als „morphologisch" bezeichnete Periode erstreckte, die Reifungsperiode dagegen nicht betroffen würde.

Nach dem Erscheinen von Goebels Abhandlung sind noch mehrere dieselbe Frage behandelnde Untersuchungen veröffentlicht worden, z. B. von W. Burck[7]) und E. Loew[8]). Während ersterer, im Gegensatz zu Goebel, meint, die kleistogamen Blüten seien durchaus nicht immer

---

1) Hermann Müller, Das Variieren der Größe gefärbter Blütenteile. Kosmos I, pag. 136 u. 137 (Okt. 1877).

2) Kirchner, Flora von Stuttgart 1888, pag. 318.

3) Knuth, Blütenbiologie (I, pag. 66).

4) Ludwig, Biologie der Pflanzen, pag. 514. Bot. Ztg. 1878, pag. 739.

5) Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art.

6) Goebel, Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, Nr. 21, 22, 23 u. 24.

7) Burck, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Recueil des Travaux Botaniques Neerlandais 1905. Vol. II, Livraisons 1—2.

8) C. Loew, Bemerkungen zu Burk, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Biol. Zentralbl. XXVI, Jahrg. 1906, pag. 129.

Hemmungsbildungen, außerdem sei die Kleistogamie bei den „habituell kleistogamen“ Pflanzen, denjenigen, bei denen die anormalen Blüten regelmäßig jedes Jahr auftreten, erblich fixiert und durch „Mutation“ entstanden, schließt sich letzterer Goebels Ansichten an. Auf einige Beweise, die Burck zur Begründung seiner gegen die Theorie der Hemmungsbildungen geäußerten Bedenken anführt, werde ich in vorliegender Arbeit noch zurückkommen. In bezug auf die Vererbungsfrage soll nur noch erwähnt werden, daß die auch von Correns[1]) vertretene Annahme Burcks von vielfach erblich fixierten, vielleicht durch „Mutation“ entstandenen, rein kleistogamen Rassen mir keineswegs im Gegensatz zu den von Goebel bewiesenen Tatsachen zu stehen scheint. Aus meinen eigenen Beobachtungen ging überall der direkte Einfluß der Ernährungsverhältnisse auf die Kleistogamie klar hervor. Daneben ist aber nicht zu verkennen, daß die einzelnen Arten unter ziemlich gleichen Bedingungen sehr verschieden prädisponiert zur Kleistogamie erscheinen. Daß einzelne Rassen die Fähigkeit zur Hervorbringung chasmogamer Blüten ganz verloren haben, ist also durchaus nicht unwahrscheinlich und scheint sich vielleicht aus einigen später zu erwähnenden Beispielen zu ergeben. Goebel[2]) weist übrigens selbst darauf hin, es könnten möglicherweise aus dem Samen kleistogamer Blüten konstante Rassen erzielt werden, und zieht neben äußeren Bedingungen als Ursache der Kleistogamie die „innere Konstitution“ der Pflanze in Betracht, die vielleicht, nach den von Darwin vertretenen Ansichten, durch kontinuierliche Autogamie der Vorfahren geschwächt worden sei.

Vorliegende Untersuchungen sind auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Professor Goebel ausgeführt worden, dem ich für seine freundliche, bereitwillige Hilfe und das mir zur Verfügung gestellte Material meinen herzlichen Dank sage. Auch den übrigen Herren, denen ich Material verdanke, wie Herrn Professor Strasburger, Herrn Gymnasiallehrer Brandt, Herrn Dr. Roß und Herrn A. Gage, spreche ich hiermit meinen besten Dank aus.

Zweck dieser Arbeit war, einerseits den Bau der kleistogamen Blüten bei den einzelnen Familien zu untersuchen und durch Vergleich mit der chasmogamen Form die Frage der Hemmungsbildung zu prüfen, andererseits die Befruchtungsvorgänge bei den kleistogamen Blüten

---

1) Correns, Ein Vererbungsversuch mit Dimorphoteca pluvialis. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1906, pag. 173, Anmerkung.

2) Goebel, Chasmogame und kleistogame Blüten bei Viola. Flora 1905, Ergänzungsband, pag. 234.

näher zu verfolgen. In betreff der letztgenannten Aufgabe möchte ich noch einige Literaturangaben machen.

In der ersten Zeit, als das Vorhandensein der anormalen, später kleistogam benannten Blüten bekannt wurde, glaubte man, diese entwickelten Samen ohne voraufgehende Befruchtung. Überhaupt zog man die Anwesenheit von Staubblättern und Pollenkörnern in Frage. Noch zur Zeit Linnés bezweifelte man die Sexualität dieser Blüten, bis dieser bei mehreren der in Betracht kommenden Arten, z. B. bei Anandria, Viola, Specularia, Ruellia, das Vorhandensein von Staubgefäßen mit Sicherheit nachwies[1]). In einer Besprechung von Goebels Arbeit in Englers Jahrbüchern[2]) wird nun auf die Möglichkeit hingewiesen, daß trotz des vorhandenen Pollens bei den kleistogamen Blüten Parthenogenesis oder Nucellarembryonie vorliegen könnte; deshalb wurden die näheren Befruchtungsvorgänge von Viola-Arten und einigen anderen Spezies untersucht.

Ich werde nun die Ergebnisse meiner Arbeit nacheinander an den einzelnen Pflanzen schildern, und zwar in der Weise, daß ich bei denjenigen, die mir lebend zur Verfügung standen, die physiologischen Beobachtungen, welche ich machen konnte, zuerst beschreibe, darauf die Struktur der kleistogamen Blüten schildere, indem ich die chasmogame Form zum Vergleich heranziehe, und zuletzt ein Bild der Befruchtungsvorgänge gebe bei denjenigen kleistogamen Blüten, die ich daraufhin untersuchte.

A. Monokotyle Pflanzen.

Gramineen.

Eine ausführliche Beschreibung der Kleistogamie bei Gräsern findet sich in einer kürzlich erschienenen Arbeit von E. Hackel[3]). Da einige Punkte, z. B. die Zahl der Pollensäcke in den Antheren, die Art und Weise, wie die Pollenkörner auf die Narben gelangen, u. a. nicht berücksichtigt worden sind, habe ich an der Hand von Herbarmaterial bei einigen Arten eine Nachuntersuchung vorgenommen.

1. Festuca myurus und Festuca microstachys. Von Festuca myurus hatte ich nur die kleistogame Form zur Verfügung. Diese hat ein Staubblatt und zwar bleibt das median stehende allein übrig, wie es Eichler[4]) als

1) Siehe die Angaben von Mohl, Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Ztg. 1863, pag. 309.

2) Englers bot. Jahrbücher 34, Literaturbericht pag. 77.

3) Hackel, Über Kleistogamie bei Gräsern. Österreichische bot. Zeitschrift, Jahrg. 1906, No. 3, 4, 5 u. 6.

4) Eichler, Blütendiagramme I, pag. 125 u. 126.

Regel für die monandrischen Gramineenblüten angibt. Die Anthere ist mit vier Pollensäcken versehen, von denen die beiden vorderen schwächer entwickelt sind als die hinteren. Sie besitzt ein Endothecium und öffnet sich normal. Einmal fand ich auch zwei Staubblätter, doch oft scheinen die beiden seitlichen vollkommen abortiert zu sein. Auch die chasmogame Blüte dieser Art soll monandrisch sein. Hackel gibt folgende Größenverhältnisse an: Die Anthere der kleistogamen Blüte ist 0.5 mm lang, die Lodiculae 0,2 mm.

Festuca microstachys wird von Hackel als dimorph bezeichnet, d. h. es sollen zwei streng geschiedene, wahrscheinlich samenbeständige Rassen existieren, von denen die kleistogame nur ein Staubblatt, die chasmogame drei hat. Ich fand dagegen an dem mir zur Verfügung stehenden Material, von Eastern Oregon stammend, nur kleistogame Blüten mit drei Antheren; davon war die median stehende am besten entwickelt, die beiden anderen sehr reduziert, was ja mit der vorher erwähnten Reduktionserscheinung anderer Gramineen übereinstimmt. Alle Antheren haben nur zwei Pollensäcke, und, da die Öffnung nach innen zu erfolgt, so fehlen wahrscheinlich die vorderen, wie es nach den bei Festuca myurus beschriebenen Größenverhältnissen der Pollensäcke zu erwarten war. Bei der großen wie bei den kleinen Antheren ist ein gut entwickeltes Endothecium vorhanden. In einer kleinen Anthere war ein Pollenfach schon geöffnet, und innerhalb desselben fanden sich Pollenkörner, die Schläuche trieben. Die median stehende Anthere hing stets an den Narbenästen, doch auch von den beiden kleinen war oft die eine oder die andere mit der Narbe verflochten. Ein Vergleich der Pollenkörnerzahl ergab für die große Anthere in je einem Falle 16 Körner, für die kleinen dagegen in einem Falle nur vier, eine Reduktion, wie sie in ähnlicher Weise von Goebel[1]) bei Cardamine chenopodifolia beschrieben wurde. Die Antheren der chasmogamen Form sollen nach Hackels Angaben 2—2,5 mm lang sein. Eine Messung der kleistogamen Blüten führte zu folgenden Resultaten: Länge der großen Anthere = 0,4 mm, der kleinen Anthere = 0,325 mm, der Narben = 0,6 mm. In der Größe der Pollenkörner stimmten große wie kleine Antheren überein.

Ob die von Hackel und mir gefundenen drei verschiedenen Formen wirklich streng gesonderte Rassen darstellen, ist an der Hand von Herbarmaterial nicht zu entscheiden. Wie unsicher solche Schlüsse sind, zeigen die Untersuchungen an Aristida-Arten, die Hackel als

---

1) Goebel, Über kleistogame Blüten und die Anpassungstheorien, pag. 747.

rein kleistogam angibt, während ich an der Spitze der Infloreszenzen von Aristida gracilis chasmogame Blüten fand, oft dicht daneben und tiefer Übergangsformen nebst kleistogamen Blüten.

2. Aristida gracilis und Aristida basirimea. Die erwähnten chasmogamen Blüten von Aristida gracilis wurden an beiden mir zu Gebote stehenden Exemplaren gefunden, von denen das eine von Schimper, das andere von Asa Gray stammte. Das Öffnen schien freilich nur ein teilweises zu sein; ich fand meistens nur einen Teil der Narben und eine der großen Antheren aus den Spelzen hervortretend. Alle möglichen Übergangsformen sind vorhanden, oft Blüten mit drei ziemlich gleich großen Staubfäden, oft mit einer größeren und zwei sehr reduzierten Antheren, manchmal auch waren die letzteren ganz verkümmert. Die Antheren der chasmogamen Blüten wie die normal entwickelte, median stehende der kleistogamen Form haben vier Pollensäcke. Das Endothecium ist gut ausgebildet; die Antheren öffnen sich, und die Narbenäste liegen über der seitlichen Spalte ausgebreitet (Fig. 1). Die Pollenkörner treiben an den Narbenpapillen hängend ihre Schläuche; innerhalb der Antheren gekeimte Körner wurden nicht beobachtet. Die Größenunterschiede beider Formen sind bedeutend:

Fig. 1. Aristida gracilis. Freigelegter Fruchtknoten mit Antheren. *A* rudimentäre Antheren; *B* Lodiculae. Die entwickelte Anthere ist mit der Narbe verbunden.

	Chasmogame Blüte.	Kleistogame Blüte.
Länge der Antheren	= 1,98 mm	= 0,4 mm
Länge der Narben	= 0,95 mm	= 0,45 mm
Durchmesser der Pollenkörner	= 25—30 μ	= 20 μ

Zu erwähnen ist noch, daß die nach Hackel fehlenden Lodiculae in Form von dünnen laubblattartigen Lamellen gefunden wurden.

Von Aristida gracilis hatte ich nur kleistogame Blüten zur Verfügung. Auch die Gipfelblüten mit schon ziemlich weit entwickelter Frucht hatten innerhalb der geschlossenen Spelzen eine an den Narben

festsitzende Anthere, doch sind oft im Gegensatz zu Hackels Angabe die anderen beiden Antheren als Rudimente vorhanden. Die Anthere besitzt ein Endothecium und öffnet sich. Die vorderen Pollensäcke sind auch hier die kleineren. In den kleinen Pollenfächern fand ich 8 und 12 Körner, in den größeren 16 und 23.

3. Amphicarpum Purshii. Die an den unteren Ausläufern sitzenden kleistogamen Blüten haben drei Antheren mit nur zwei Pollensäcken. Diese scheinen sich nach innen zu öffnen und haben ein gut entwickeltes Endothecium. Ob das Fehlen der anderen beiden konstant ist, kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, da mir nur eine Blüte zur Verfügung stand. Die Blüten der Gipfelrispe sind von Hackel als chasmogam beschrieben worden; auch sollen sie nach Asa Gray und anderen Angaben keine Frucht ansetzen; ich fand dagegen in noch geschlossenen Gipfelblüten geöffnete Antheren, welche die Narben umschlossen, auf diesen gekeimte Pollenkörner. Also kommen auch hier Übergangsformen vor. Daneben waren Blüten vorhanden, denen die Antheren fehlten, die sich also wahrscheinlich geöffnet hatten. Gut entwickelte Früchte wurden auch bei dem mir vorliegenden Material nicht gefunden, was um so überraschender ist, da die Pollenkörner Schläuche getrieben hatten. Es ist aber möglich, daß die Blüten noch zu jung waren. Die Antheren der Gipfelblüten haben vier Pollensäcke. Die Narben sind ungefähr 2—$2^1/_2$ mal so lang als die der unteren kleistogamen Blüten.

4. Sporobolus vaginiflorus und Sporobolus minor. Hackel unterscheidet zwei Formen von Sporobolus vaginiflorus: eine rein kleistogame, bei der auch die Gipfelrispen zum Teil oder ganz in der obersten Scheide eingeschlossen sind, und eine viel seltenere chasmogam-kleistogame, bei welcher die Gipfelrispen 1—2 cm von der obersten Scheide entfernt sein sollen. Fast alle Exemplare im Münchener Herbarium zeigen die Gipfelrispen teilweise oder ganz aus der Scheide hervorragend. Die strenge Sonderung in eine kleistogame und eine chasmogam-kleistogame Form scheint mir auch hier unwahrscheinlich. Die „rein kleistogame“ Form ist wahrscheinlich gesammelt worden, als die chasmogamen Blüten noch nicht entwickelt waren. Die aus den geschlossenen Scheiden stammenden Exemplare der Seitenrispen hatten schon weitentwickelte Früchte; drei stark reduzierte Antheren mit nur zwei Pollensäcken sind vorhanden; diese öffnen sich und befestigen sich mit ihren innerhalb der Anthere getriebenen Schläuchen an die Narben (Fig. 2). Das Endothecium ist nur schwach entwickelt. Die Zahl der Pollenkörner ist sehr reduziert, ähnlich wie bei Festuca. Die

aus der Scheide hervorragenden Gipfelblüten sind teilweise Übergangsbildungen, teilweise sind sie chasmogam. Diese Übergangsblüten haben etwas größere Antheren als die unteren Blüten, doch ebenfalls nur zwei Pollensäcke. Bei den Antheren der chasmogamen Blüte mit vier Pollensäcken ist eins der vorderen Fächer viel kleiner als die übrigen. Also trifft die Reduktion auch hier die vordere Seite. Die Antheren der chasmogamen Form sind ungefähr sechsmal so lang wie die der kleistogamen. Die Griffellänge der ersteren beträgt 1,10 mm; die der letzteren 0,35 mm. Der Durchmesser der Pollenkörner beträgt für die chasmogame Form 32—40 μ, für die kleistogame 25—39 μ.

Sporobolus minor, eine von Hackel nicht beschriebene Art, unterscheidet sich wenig von der erwähnten. Die Antheren sind etwas kleiner als bei Sporobolus vaginiflorus, auch fand ich an dem einzigen vorhandenen Exemplare keine chasmogamen Blüten.

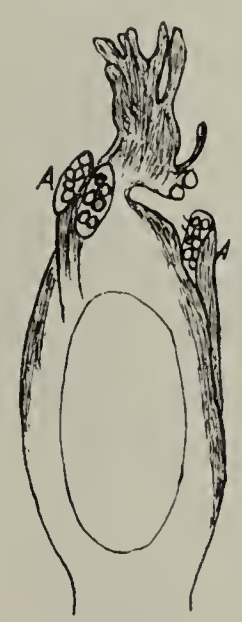

Fig. 2. Sporobolus vaginiflorus. Kleistogame freipräparierte Blüte. Die Pollenkörner treiben innerhalb der geöffneten Anthere Schläuche. *A* Antheren.

5. Triodia decumbens. Die kleistogamen Blüten haben drei Staubblätter; die mit zwei Pollensäcken versehenen Antheren öffnen sich und haben ein gut entwickeltes Endothecium. Hackel, der auch die chasmogame Form beschreibt, gibt folgende Größenunterschiede an: Die Antheren der kleistogamen Form sind 0,2—0,3 mm lang, die der chasmogamen 2 mm. Die Lodiculae der ersteren 0,2 mm, die der letzteren über 1 mm.

Was die Verteilung der kleistogamen und chasmogamen Blüten bei den Gramineen anbetrifft, so zeigte sich bei Sporobolus, daß letztere den Gipfel der Hauptachse einnehmen, erstere an den Seitenachsen inseriert sind; bei Aristida befinden sich die chasmogamen Blüten an der Spitze, die kleistogamen weiter nach unten, bei Amphicarpum sitzen die letzteren an besonderen Ausläufern in der unteren Region der Pflanze, alles Tatsachen, die bei den kleistogam blühenden Pflanzen häufig wiederkehren und welche an die später zu besprechenden Erscheinungen bei Specularia, Collomia und anderen Arten erinnern.

Die Reduktion der kleistogamen Gramineenblüten erstreckt sich also in allen Fällen auf die Zahl der Antheren, der Pollensäcke und der Pollenkörner, außerdem auf die Länge der Antheren, der Narben und der Lodiculae und auf die Größe der Pollenkörner. Abweichende Bildungen, die nicht als Hemmungserscheinungen zu erklären waren, wurden in keinem Falle gefunden.

Juncaceen.

Juncus bufonius. Die Kleistogamie von Juncus bufonius wurde zuerst von Batalin[1]) beschrieben, welcher angibt, in Rußland nur geschlossene Blüten beobachtet zu haben. Von Ascherson[2]) wurden im Gegensatz zu diesen Angaben Übergangsformen, d. h. halbgeöffnete Blüten und chasmogame, sternförmig ausgebreitete gefunden. Das Vorhandensein chasmogamer Blüten wurde von Buchenau[3]) bestätigt. Ob hier wirklich, wie Burck annimmt, verschiedene erblich fixierte Rassen vorliegen, bedarf noch einer näheren Untersuchung. Batalin gibt Dreimännigkeit der kleistogamen Blüten an, und zwar sind die drei vorhandenen Staubfänden den äußeren Perigonblättern supponiert. Daß das Verschwinden der drei inneren Staubblätter auch sonst bei Juncaceen vorkommt, wird von Buchenau[4]) erwähnt: „In einigen Untergattungen zeigt sich Neigung zum Schwinden des inneren Staminalkreises, bei einzelnen Arten sind die inneren Staubblätter völlig geschwunden, bei anderen sind sie bald vorhanden, bald fehlen ein, zwei oder alle drei.“ Die Zahlenverhältnisse bei Juncus bufonius schwanken übrigens bedeutend. Ascherson fand geöffnete Blüten mit fünf, vier, selbst drei Staubblättern, und Buchenau[5]) beobachtete Dimerie bei dieser Art. Meine Beobachtungen wurden spät im Herbst angestellt, und so fand ich keine sternförmig geöffneten Formen mehr. Meistens hatten die Blüten drei Antheren, doch auch fünf und vier Staubfäden wurden gefunden. Ein Endothecium war stets vorhanden; die Antheren haben vier Pollensäcke und öffnen sich in den meisten Fällen.

Fig. 3. Juncus bufonius. Kleistogame Blüte nach Fortnahme des Perigons. *A* Antheren; *N* Narben.

---

1) Batalin, Die Selbstbestäubung bei Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1871, pag. 388.

2) Ascherson, Über die Bestäubung bei Juncus bufonius. Bot. Ztg. 1871, pag. 551.

3) Buchenau, Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung von Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1871, pag. 845.

4) Buchenau, Monographie der Juncaceen. Englers Bot. Jahrbücher 1890, Bd. XII, pag. 28.

5) Buchenau, Über die Dimerie bei Juncus. Kleine Beiträge zur Naturg. der Juncaceen in Abh. des Naturw. Vereins zu Bremen 1871, II, pag. 370.

Die Pollentetraden keimen innerhalb der Fächer und treiben Schläuche durch die Öffnung auf die zu einem dichten Gewebe verflochtenen, langen fadenförmigen Narbenpapillen (Fig. 3). Wahrscheinlich kommt auch ein Durchwachsen der Schläuche durch die dünne Wandschicht der normalen Öffnungsstelle und am Scheitel vor.

Pontederiaceen.

Heterantheraarten. Da mir leider kein Material dieser Pflanzen zur Verfügung stand, sollen nur einige hierher gehörige Literaturangaben gemacht werden. Burck[1]) nennt Heterantheraarten neben Commelina bengalensis und Amphicarpaea monoica als Beweise seiner Behauptung, daß die kleistogamen Blüten nicht in jeder Beziehung durch Ernährungsverhältnisse bedingte Hemmungsbildungen der chasmogamen seien. Er sagt von ihnen: „Auch unter denjenigen Pflanzen, deren kleistogame Blüten viel kleiner sind als die chasmogamen, gibt es solche, die gewiß für ihre ganze Entwicklung mehr Nahrung bedürfen als die anderen; bei Heteranthera spicata ist die kleistogame Frucht um die Hälfte größer als die chasmogame, und bei Heteranthera Potamogeton Solms und Heteranthera Kotschyana Fenzl ist nach Solms die kleistogame Frucht kolossal, mehr als zweimal so groß als die der anderen Arten und mit einer großen Zahl Samen.“ Solms Laubach[2]) sagt nun folgendes über Heteranthera Potamogeton und Heteranthera Kotschyana Fenzl: „Es kommen hier zweierlei verschiedene Arten von Infloreszenzen vor. Einmal Ähren denen anderer Arten ähnlich und oberwärts mit normalen, unten mit kleistogamen Blüten besetzt, deren bei Heteranthera Kotschyana Fenzl nur eine, bei Heteranthera Potamogeton mehrere sich finden. Und ferner andere, die nur eine einzige kleistogame Blüte erzeugen, die dann, in der Scheide des obersten Laubblattes stecken bleibend, zur Frucht reift. Die Kapseln, die sich an diesen einblütigen Infloreszenzen entwickeln, sind kolossal, sie übertreffen die, welche aus den Ährenblüten entstehen, um mehr als das Doppelte, enthalten dann auch eine entsprechend größere Menge von Samen.“ Es geht aus dieser Angabe klar hervor, daß diese Größendifferenz durchaus nicht immer mit der Kleistogamie zusammenfällt. Solms Laubach sagt über eine auffallend kräftige Ausbildung der mit den chasmogamen Blüten an derselben Infloreszenz sitzenden kleistogamen Früchte nichts.

---

1) Burk, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Recueil des Travaux botaniques Neerlandais 1905, Vol. II, Livraisons I—II.

2) Solms Laubach, Über das Vorkommen kleistogamer Blüten in der Familie der Pontederiaceen. Bot. Ztg. 1883, pag. 302.

So ist dieselbe auch sicher nicht vorhanden. Nur die an den einblütigen Infloreszenzen entstehenden Früchte der kleistogamen Blüte sind „kolossal“, eine Erscheinung, die wahrscheinlich auf Korrelationsverhältnisse zurückzuführen ist, und die, wie bekannt, in ähnlicher Weise häufig vorkommt. Die Verhältnisse bei Heteranthera spicata müssen jedenfalls noch näher untersucht werden, denn auch hier soll die kleistogam erzeugte Frucht größer sein als die der chasmogamen Blüten, ohne daß nach Solms die soeben erwähnte Sonderung in verschiedenartige Infloreszenzen vorliegt.

Die Reduktionserscheinungen bei Heterantheraarten betreffen nach Solms Angaben das Perigon, welches klein und von zarter Beschaffenheit ist, die Pollenschläuche und die Zahl der Antheren. Die Pollenschläuche treten aus den Antheren direkt zur Narbe über, und bei den beiden Arten Heteranthera Potamogeton und Heteranthera Kotschyana Fenzl ist nur eine Anthere vorhanden; nach Solms Vermutung verschwinden die beiden seitlich-unteren des inneren Kreises, eine Reduktion, die mit der bei den kleistogamen Gramineenblüten beobachteten übereinstimmt.

Es mag bei dieser Gelegenheit noch kurz auf Commelina bengalensis hingewiesen werden. Es sollen hier nach Burcks Angaben die Samen der kleistogamen Blüten doppelt so schwer sein als die der chasmogamen. Eine Abbildung in Englers[1]) „natürliche Pflanzenfamilien“ zeigt nun die Frucht einer chasmogamen Blüte, welche vier Samen besitzt; dagegen soll nach dortigen Angaben die kleistogame unterirdische Blüte eine ein- bis zweifächerige Kapsel mit nur ein bis zwei Samen hervorbringen. Selbst wenn man den Fall annimmt, daß zwei Samen entwickelt werden, so sind zur Ausbildung der chasmogam erzeugten Frucht noch immer ebensoviel Nährstoffe erforderlich wie für die Kapsel der kleistogamen Form.

Aus den soeben geschilderten Untersuchungen und Literaturangaben geht klar hervor, daß bei monokotylen Pflanzen alle Reduktionserscheinungen der kleistogamen Blüten auf einer Hemmung der chasmogamen Form beruhen.

B. Dikotyle Pflanzen.

Cistifloren.

a) Violaceen.

Was physiologische und morphologische Untersuchungen anbetrifft, so ist auf Goebels Arbeit „Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien“ hinzuweisen. Danach sind auch hier in dem ab-

1) Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien II, 4, pag. 64.

weichenden Bau der kleistogamen Blüten nur Hemmungsbildungen zu sehen. Die Befruchtungsvorgänge wurden von mir genauer untersucht. Weder Nucellarembryonie noch Parthenogenesis liegt vor, denn ich konnte den Pollenschlauch durch den Griffelkanal, die Mikropyle und durch das Gewebe des Nucellus bis zum schon gebildeten Embryo verfolgen.

b) Cistaceen.

1. Halimium glomeratum.

Die Kleistogamie, eine weitverbreitete Erscheinung bei den Cistaceen, zeigt innerhalb dieser Familie sehr verschiedene Grade der Reduktion.

Während nach Grosser[1]) die altweltlichen Formen keinen äußerlich auffallenden Dimorphismus zwischen chasmogamen und kleistogamen Blüten aufweisen, bilden sich bei den neuweltlichen Arten der Gattung Halimium auf demselben Individuum dimorphe Blüten aus, größere, meist länger gestielte chasmogame und kürzer gestielte oder in Knäueln sitzende apetale kleistogame, welche hinter den chasmogamen an Größe weit zurückstehen. Das mir zur Verfügung stehende Material aus dem hiesigen Herbarium von Halimium glomeratum zeigt die letztgenannte stark reduzierte Form. Soweit man an demselben und den Abbildungen bei Grosser sehen kann, nehmen die chasmogamen Blüten meistens die Spitze der Infloreszenz ein.

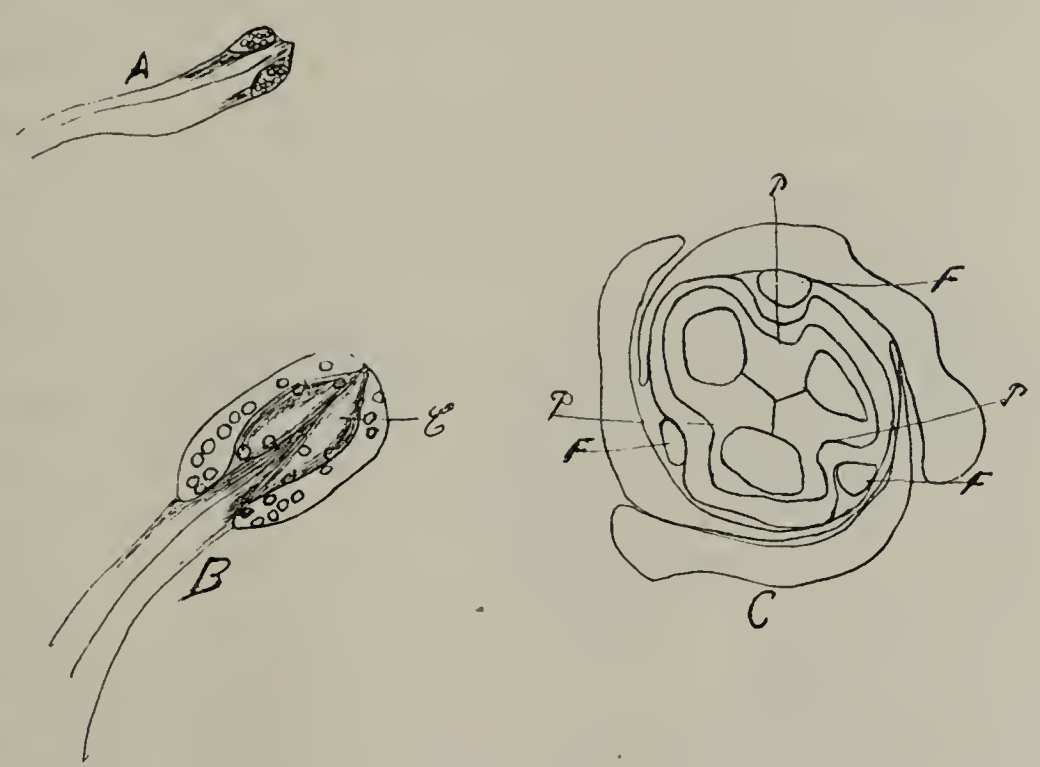

Fig. 4. Halimium glomeratum. *A* Anthere einer kleistogamen Blüte; *B* einer chasmogamen; *C* vordere schwächer entwickelte Pollensäcke. (Beide Figuren mit derselben Vergrößerung gezeichnet.) *C* Querschnitt einer kleistogamen Blüte; *F* die den Placenten *P* superponierten Filamente.

Der Kelch der kleistogamen Blüten ist, wie gewöhnlich, am wenigsten von der Reduktion betroffen und besteht aus fünf Blättern wie bei der chasmogamen Form. Die Korolle scheint ganz abortiert

1) Grosser, Monographie der Cistaceen, pag. 5 u. 6; Englers Pflanzenreich.

zu sein, das Androcoeum besitzt drei, selten vier Staubfäden, eine bedeutende Reduktion im Vergleich zu der großen Menge der chasmogamen Blüten; ich zählte hier in einem Falle 31. Wie Fig. 4 *C* zeigt, sind die drei allein übrigbleibenden den Placenten superponiert und gehören nach Payers[1]) Abbildungen dem episepalen, zuerst angelegten Kreise an, der mit den Fruchtblättern alterniert. Die Antheren haben zwei Pollensäcke (Fig. 4 *A* u. *B*) mit nur wenig Pollenkörnern; ich zählte einmal 13 und 10 in je einem Fache. Die beiden vorhandenen Pollensäcke sind, ihrer Insertion am Filamente nach zu schließen, wahrscheinlich die hinteren. Sie besitzen ein Endothecium und Pollenkörner, die teilweise innerhalb der Anthere keimen und ihre Schläuche durch das endotheciumlose Gewebe des Scheitels treiben, teilweise kommt ein Öffnen der Antheren vor, so daß man häufig freie Pollenkörner an den Narben findet (Fig. 5 *B*). Griffel und Narben zeigen bedeutende Reduktionen in der Größe (Fig. 5 *A*). Drei Fruchtblätter, wie bei der chasmogamen Form, sind vorhanden. Die Zahl der Samen ist bedeutend reduziert, und es bleiben meistens eine oder zwei hinter den anderen in der Entwicklung zurück. Es wurden z. B. gefunden:

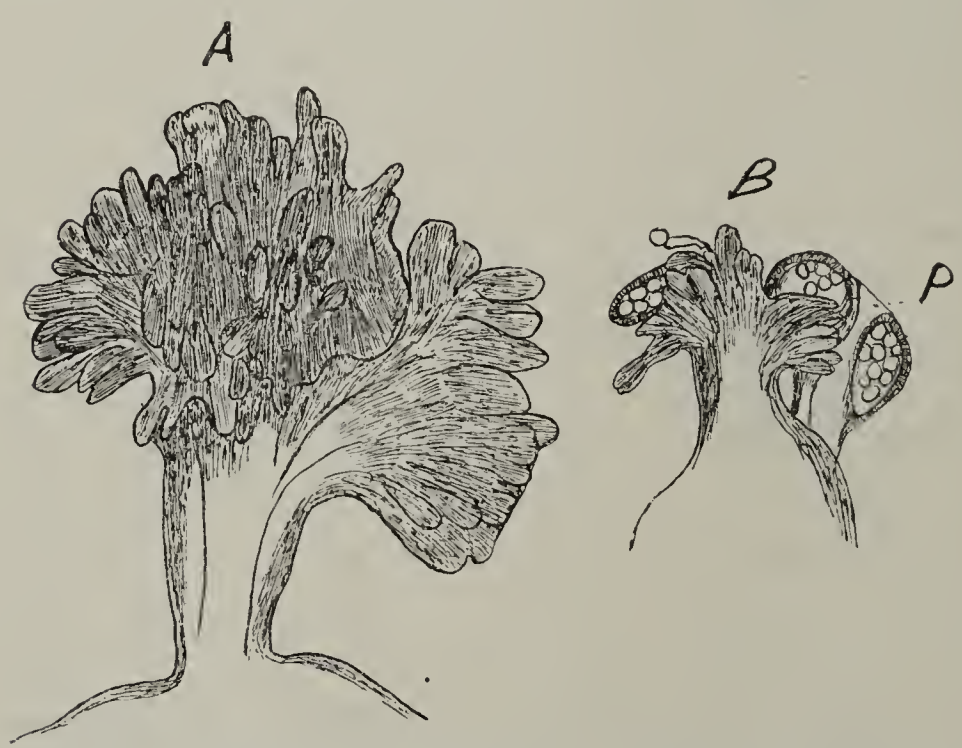

Fig. 5. Halimium glomeratum. Freigelegter Griffel und Narben: *A* einer chasmogamen Blüte, *B* einer kleistogamen; bei letzterer sieht man zwei Antheren durch Pollenschläuche mit der Narbe verbunden. *P* Anthere. (Mit derselben Vergr. gezeichnet.)

I. Zwei gut entwickelte, ein kleinerer Samen.
II. Zwei gut entwickelte, zwei kleinere.
III. Drei ziemlich gleich große Samenanlagen.
IV. Zwei große Samen, zwei kleinere.

In den chasmogamen Blüten zählte ich dagegen 11 und 13 Samen. Messungen der Organe beider Formen führten zu folgenden Resultaten:

---

1) Payer, Organogénie de la Fleur.

	Chasmogame Form	Kleistogame Form
Innere Kelchblätter	= 7 —8 mm	= 1—1,5 mm
Äußere Kelchblätter	= $3^1/_2$—4 „	= 0,5 „
Länge der Anthere	= 0,45 „	= 0,17 „
Durchmesser der Pollenkörner	= 40—50 μ	= 25—30 μ
Länge der Kapsel	= 6 mm	= 2 mm

Die Maße für Kelch und Kapsel wurden Grossers Monographie entnommen.

Auch bei Halimium glomeratum wird die Befruchtung durch den Pollenschlauch vollzogen; man konnte denselben bis zum Nucellus verfolgen.

2. Helianthemum cairicum.

Ascherson[1]) beschreibt die kleistogamen Blüten von Helianthemum cairicum, einer altweltlichen Art, und gibt an, daß die Größenunterschiede zwischen chasmogamer und kleistogamer Form unerheblich sind. Da das Material, welches ich der freundlichen Vermittlung von Herrn Professor Goebel und Herrn Professor Strasburger verdanke, keine vollentwickelten chasmogamen Blüten besaß, kann ich nichts hierüber aussagen, doch beruht Volkens[2]) Angabe, nach welcher die kleistogamen Blüten größer als die chasmogamen sein sollen, jedenfalls auf einem Vergleich verschiedener Entwicklungsstadien; die Korolle der kleistogamen Blüte ist farblos und wird durch die reifende Frucht emporgehoben. Die Antheren öffnen sich, haben ein Endothecium und Pollenkörner, die in den Fächern keimen. Meistens sind die Staubfäden durch die Schläuche an die Narbe fixiert, doch kommen Übergangsbildungen vor, bei welchen die Antheren frei und die Pollenkörner auf den Narben verstreut zu finden sind. Sehr häufig haben die Antheren nur zwei gut entwickelte Pollensäcke. Übergangsformen zeigen, daß auch hier die vorderen von der Reduktion betroffen werden. Diese sind auch bei den mit vier Pollensäcken versehenen Antheren schwächer entwickelt (Fig. 6). Der Griffel der kleistogamen Form ist nach Ascherson kürzer als bei den chasmogamen Blüten. Sonstige Hemmungsbildungen scheinen nicht vorzuliegen.

Malvaceen.

Pavonia hastata. In den Gewächshäusern des hiesigen botanischen Gartens waren mehrere Exemplare dieser Pflanze vorhanden. Diese

1) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1880—1882, pag. 97.

2) Volkens, Flora der ägypt.-arab. Wüste (1887) 101.

hatten, solange sie hier kultiviert waren, nur kleistogame Blüten getragen. Zu Anfang meiner Beobachtungen im April 1905 begannen zwei ältere Exemplare kleistogam zu blühen, und die Pflanzen fuhren während der Monate Mai, Juni und Juli mit der Blüte fort. Ungefähr Anfang August wurden alle Pflanzen aus den Gewächshäusern ins Freie in eins der Mistbeete transportiert, das sich durch günstige Beleuchtung, guten Boden und starke Bodenwärme auszeichnete. Kurz darauf bildeten sich schöne, große, geöffnete Blüten an jüngeren wie älteren Exemplaren. Ob erstere auch vorher kleistogam geblüht haben, ist mir nicht bekannt, doch wohl anzunehmen. Jedenfalls war hier die Wirkung der günstigeren Ernährungsverhältnisse sehr auffallend. Ungefähr Mitte Oktober hörten die Pflanzen mit der chasmogamen Blüte auf; auch die kleistogamen Blüten wurden spärlicher. Es wurden darauf mehrere Pflanzen in das Gewächshaus gestellt, welches die höchste Temperatur aufweist. Hier entwickelten sich neue Blüten, doch keine chasmogamen Exemplare mehr. Viele waren anormal entwickelt; eine ziemlich große, geschlossene Blüte hatte nur eine Antherenhälfte, die übrigen waren verkümmert. Daneben traten andere auf mit der für die kleistogamen Blüten typischen Fünfzahl der Antherenhälften. Im ganzen stellten die im Winter hervorgebrachten Blüten mehr oder minder Übergangsformen dar, die sich meistens freilich mehr dem kleistogamen Typus näherten. Im Dezember fand ich an einem in dem kälteren Gewächshaus stehen gebliebenen Exemplare eine geöffnete Blüte. Sie hatte, wie die chasmogame Form im allgemeinen, 25 Antherenhälften; die Griffeläste aber waren kürzer als gewöhnlich und sahen nur wenig aus der Staubfädenröhre hervor. Im nächsten Sommer 1906 wurden die Pflanzen in ähnlicher Weise behandelt; es bildeten

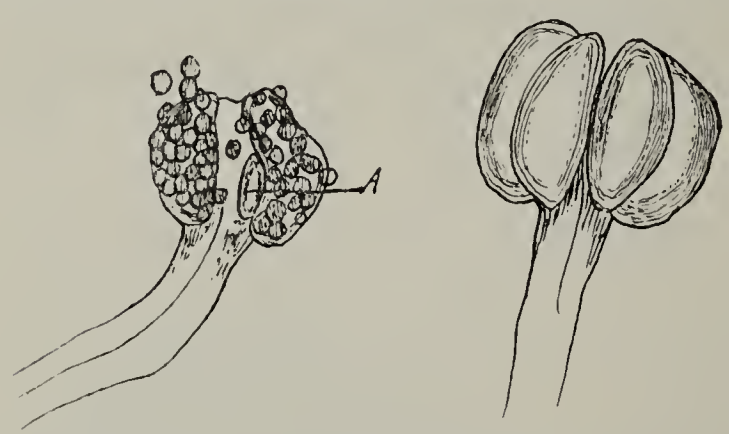

Fig. 6. Helianthemum cairicum. Antheren einer kleistogamen Blüte und einer Übergangsform. *A* Vorderer rudimentärer Pollensack.

Fig. 7. Pavonia hastata. Teil der Staubfadenröhre einer kleistogamen Blüte. *A* Entwickelte monothecische Antherenhälften; *B* rudimentäre in Form von Höckern.

sich aber keine vollkommen geöffneten Blüten, was wahrscheinlich auf die ungünstigen Temperaturverhältnisse im letzten Sommer zurückzuführen ist. Ende November dagegen öffnete sich noch eine kleine verkümmerte Blüte; dieselbe hatte nur fünf monothecische Antherenhälften wie die typisch kleistogamen Blüten und Blumenkronblätter, die den Kelch kaum überragten. So sind alle möglichen Übergänge zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüten vorhanden. Ich fand auch Blüten mit 6, 10 und 16 Antheren.

Die kleistogamen Blüten sind von den inneren Kelchblättern und den ziemlich farblosen Blumenkronblättern eng umschlossen; die äußeren Kelchblätter öffnen sich dagegen frühzeitig. Die Zahl der Sepalen und Petalen ist nicht reduziert, dagegen diejenige der Antherenhälften auf fünf. Außer diesen fünf, die gut entwickelt sind, findet man verkümmerte in Form von Höckern. Davon scheinen fünf senkrecht unter den anderen stehende konstant zu sein (Fig. 7). Ein Vergleich mit der von Goebel[1]) erwähnten Malva parviflora zeigt, daß die bei Pavonia hastata vorhandenen Staubfäden identisch sind mit den bei Malva parviflora übrigbleibenden, denselben, die sich bei allen Malvaceen zuerst anlegen. Goebel sagt von diesen: Diese fünf Antheren stehen weder genau vor den Blumenblattanlagen, noch genau vor den Kelchblättern, sondern fallen über den Zwischenraum zwischen beiden, doch mehr der Mitte des Kelchblattes genähert (Fig. 8 *B*). Die Entwicklung von Pavonia hastata zeigt Übereinstimmung mit derjenigen von Malva parviflora. Es findet sich dieselbe stumpf-fünfkantige Form der Blütenachse (Fig. 8 *A*), dieselbe Spaltung der Antherenanlagen in monothecische Antherenhälften. Nur geht die Reduktion noch weiter, denn von den 10 bei der Spaltung

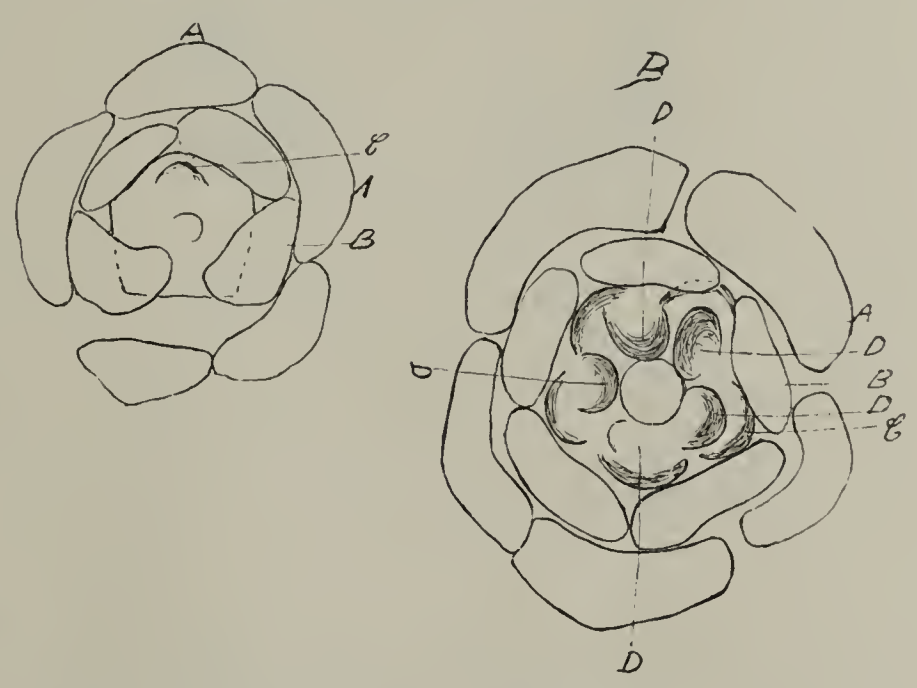

Fig. 8. Pavonia hastata. Querschnitte durch junge Entwicklungsstadien von wahrscheinlich kleistogamen Blüten. *A* Jüngeres Stadium: man sieht die fünfkantige Blütenachse. *B* Älteres Stadium mit den fünf Antherenanlagen, die weder genau vor den Kelchblättern noch den Kronblättern stehen. *A* Außenkelch, *B* Innenkelch, *C* Korolle, *D* Antherenanlagen.

1) Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XVII, pag. 234.

entstandenen Hälften, welche bei Malva parviflora gut entwickelt sind, gibt es bei Pavonia nur fünf, die anderen sind, wie schon erwähnt, rudimentär und nur als kleine Höcker vorhanden. Bei den chasmogamen Blüten findet man dagegen 25 solcher Antherenhälften, und man sieht auch hier genau, wie zwei untereinander stehende durch Spaltung der Filamente entstanden sind.

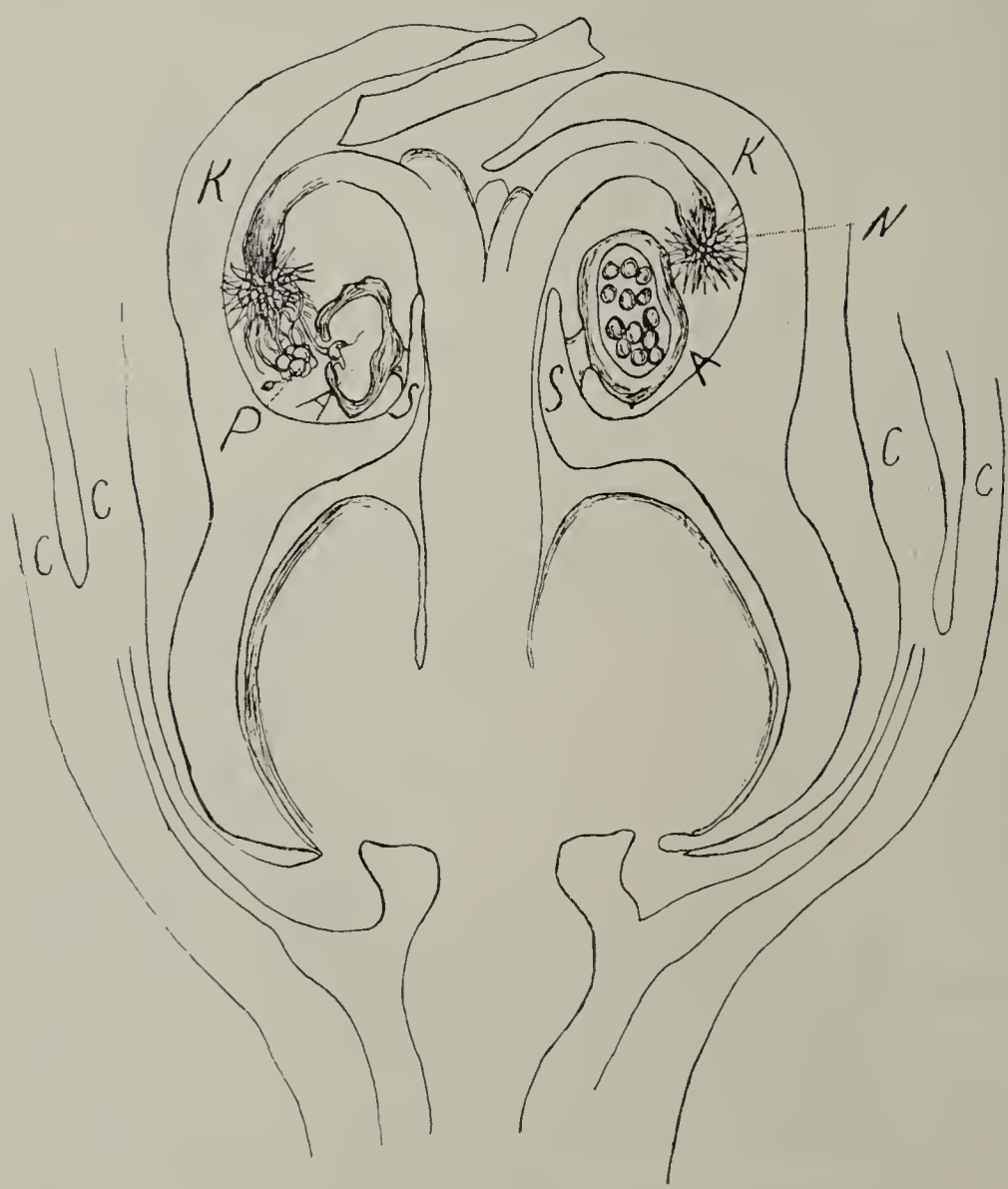

Fig. 9. Pavonia hastata. Längsschnitt durch eine kleistogame Blüte. *C* Kelchblätter, *K* Kronblätter, *A* Antheren, *N* Narben, *P* keimende Pollenkörner, *S* Staubfadenröhre.

Es gehören ontogenetisch also immer zwei senkrecht zu einander stehende Antherenhälften zusammen, nicht die schräg nebeneinander stehenden. Die Reihenfolge, in der sich die Reduktion bei den kleistogamen Blüten vollzieht, zeigt auch, daß die Spaltung der zuerst angelegten fünf Antheren in die monothecischen Hälften wahrscheinlich früher erfolgt als das Auftreten der daneben liegenden und basipetal darunter stehenden Antherenanlagen; es fanden sich z. B. Übergangsbildungen mit sechs Antherenhälften; davon stand die sechste dicht unterhalb einer der normal entwickelten, während die anderen Antherenanlagen gar nicht zu sehen oder doch nur in Form von ganz rudimentären Höckern vorhanden gewesen sein müssen. Es scheint daraus hervorzugehen, wie es auch Goebels[1]) Ansicht ist, daß diese Staubblattanlagen unabhängig voneinander auftreten.

1) Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XVII, pag. 238.

Die Antheren haben ein gut entwickeltes Endothecium und öffnen sich normal. Innerhalb geschlossener Antheren keimende Pollenkörner wurden nicht beobachtet. Die Pollenkörner fallen teilweise heraus, meistens aber bleiben sie in den Pollensäcken liegen und treiben durch die Öffnung Schläuche auf die Narben.

Während die Griffeläste bei der chasmogamen Form meistens gerade aufgerichtet sind, krümmen sie sich bei der kleistogamen Blüte nach abwärts; sie schieben sich zwischen Blumenkronblätter und Antheren hindurch und liegen so gewissermaßen in einer Nische eingeschlossen, in welcher sie dicht an die Antheren gedrängt werden (Fig. 9). Die Herabkrümmung der Griffeläste ist aber kein konstantes Unterscheidungsmerkmal zwischen chasmogamer und kleistogamer Form; ich fand z. B. in einer halb geöffneten Blüte, die, der Ausbildung des Androcoeums und der Korolle nach zu schließen, dem chasmogamen Typus angehörte, auch einen Teil der Griffeläste nach abwärts gekrümmt und mit den Antheren durch Pollenschläuche verbunden. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommen zwei Faktoren in Betracht, die das Herabkrümmen der Narben veranlassen: einmal die Hemmung der Blumenkrone, zweitens die Streckung des Griffels; doch können diese Verhältnisse wohl nur auf experimentellem Wege mit Sicherheit festgestellt werden.

Die Größendifferenzen der kleistogamen und chasmogamen Form sind relativ zu anderen Arten nicht bedeutend. Die Griffeläste der kleistogamen Blüte sind ungefähr halb so lang wie die der chasmogamen. In der Länge der Antheren gibt es wenig Unterschiede.

Malpighiaceen.

Das Vorkommen anormaler geschlossener Blüten bei den Malpighiaceen wurde zuerst im Jahre 1815 von L. C. Richard[1]) an einer von ihm Aspicarpa hirtella benannten Art beobachtet. Von Jussieu[2]) wurden später über diese Formen weitere Angaben gemacht. Danach kommen dieselben bei den Gattungen Janusia, Camarea, Aspicarpa und Gaudichandia vor. Sie sitzen in der Achsel der unteren Blätter, sind sehr klein und von gleichem Bau bei den verschiedenen Arten. Die Korolle fehlt oder ist nur in einem Rudiment vorhanden; ein Staubgefäß nur wurde gefunden, dessen Anthere mit Endothecium und nur wenigen Pollenkörnern versehen war. Diese besitzen nach Jussieu

1) Mémoires du Muséum II, 396.

2) Flora Brasiliensis X, III, pag. 64, Tab. 174, 176. Monographie der Malpighiaceen (1843, pag. 82).

den gleichen Bau wie die Pollenkörner der entwickelten Blüten, sind dagegen wie im Innern leer. Die Hauptdifferenz beider Formen liegt aber in der Stellung der einzig vorhandenen Anthere. Jussieu sagt hierüber: „C'est en effet par la configuration diverse des carpelles que les genres (des Malpighiacées) sont essentiellement distingués et leurs autres différences portent ou sur un avortement partiel de plusieurs des cinq étamines, opposées au calice (qui manquent toutes et complètement dans la fleur anormale) ou sur l'addition d'une sixième opposée au pétal le plus intérieur dans le bouton. Un rudiment d'anthère, correspondant par sa situation à cette sixième, représente seul les étamines dans la fleur anormale, même dans les genres pentandres, où la fleur normale en était dépourvue."

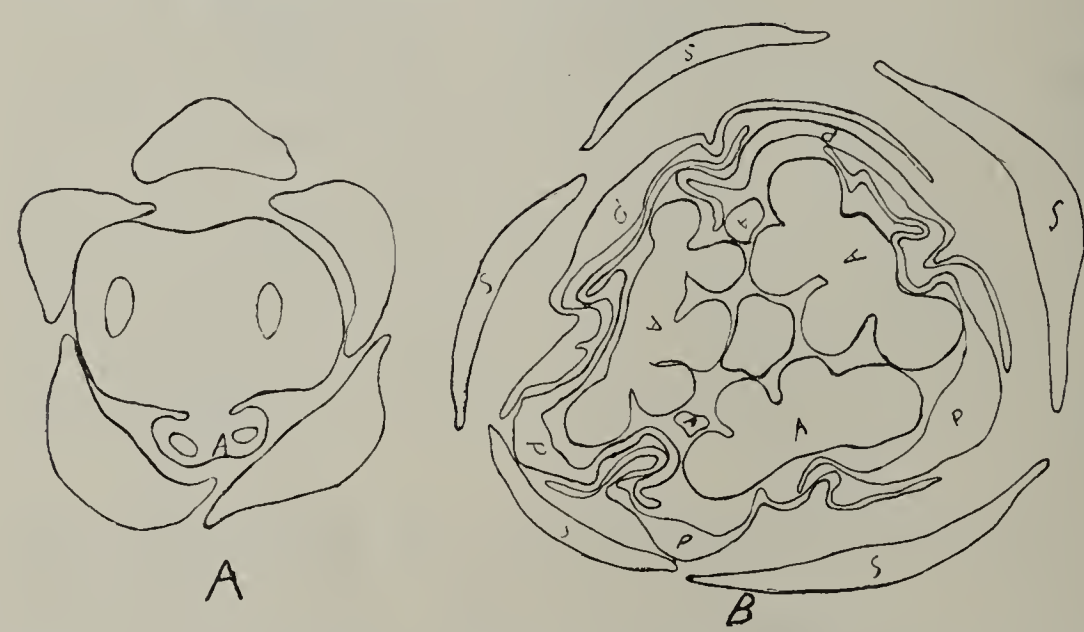

Fig. 10. *A* Aspicarpa longipes. Querschnitt durch eine geschlossene anormale Blüte. *B* Aspicarpa lanata. Querschnitt durch eine normale Blüte. *A* Antheren, *P* Kronblätter, *S* Kelchblätter.

Meine Untersuchungen dieser eigentümlichen, von den übrigen kleistogamen Blüten abweichenden Formen wurden an Herbarmaterial vorgenommen. Es standen mir Exemplare von Aspicarpa longipes, hirtella und lanata zur Verfügung. Was die abweichende Stellung der Anthere in der anormalen Blüte anbetrifft, so bestätigen Querschnitte dieselbe (Fig. 10). Bei der chasmogamen Form von Aspicarpa lanata sieht man drei gut entwickelte Antheren, zwei Antherenrudimente; alle fünf sind episepal. Bei der geschlossenen anormalen Blüte von Aspicarpa longipes findet man nur ein Antherenrudiment, welches alternisepal steht. An eine Verschiebung der Anthere innerhalb der Blüte ist nicht zu denken, da dieselbe am Grunde mit dem Fruchtknoten verwachsen ist. Bei Aspicarpa longipes fand ich in den meisten Fällen kein Endothecium entwickelt, doch bei Aspicarpa hirtella war dasselbe vorhanden. Nirgends wurden normal ausgebildete Pollenkörner beobachtet. Was man im Anfang dafür halten konnte, schienen Gerbstoffgebilde zu sein; keine Spur von Pollenschläuchen war zu sehen. Die Frucht ist gut ent-

wickelt, und normal ausgebildete Embryonen wurden gefunden. Auf Mikrotomschnitten sah man, daß dieselben ziemlich weit von der Mikropyle entfernt sind. Auffallend ist eine auf bestimmtem Stadium vom Nucellus aus entstehende Wucherung auf der Seite der Mikropyle. Die beiden Integumente, die im jungen Stadium vorhanden sind, verwachsen später mit dem Nucellus. Es geht aus allen diesen Beobachtungen hervor, daß diese Blüten nicht befruchtet werden, sondern sich wahrscheinlich auf parthenogenetischem Wege entwickeln, daß man sie also

Fig. 11 A.

Fig. 11 B.

Fig. 11. Aspicarpa longipes.
A. Chasmogame Blüte freipräpariert. *A* Antheren, *N* Narbe.
B. Anormale Blüte nach Entfernung der vorderen Kelchblätter. Die beiden Fruchtblätter sind voneinander entfernt, um die dahinter stehende Anthere zu zeigen. *A* Anthere, *B* Fruchtblätter. Die Vergrößerung ist dieselbe.

nicht zu den kleistogamen rechnen kann, vielmehr sie als „kleistoparthenogenetisch“ [1]) bezeichnen muß. Wie die Entwicklung des Embryos vor sich geht und welche Bedeutung die an der Mikropyle entstehende Wucherung hat, ob hier vielleicht Gallenwirkungen eine Rolle spielen, bedarf noch näherer Untersuchung an lebendem Material, das mir leider nicht zur Verfügung stand. In den sonstigen Reduktionserscheinungen

1) Der Ausdruck „Parthenogenesis“ ist hier im weitesten Sinne zu verstehen; ob hier wirklich „echte Parthenogenesis“ vorliegt, konnte ich wegen Mangel an Material leider nicht untersuchen.

zeigen diese Blüten große Übereinstimmung mit den kleistogamen Formen anderer Arten. Bei den anormalen Blüten sind nur zwei Fruchtblätter, bei den geöffneten drei; bei den ersteren ist oft ein Fruchtblatt verkümmert. Die Unterschiede in der Antherengröße und der Griffellänge sind bedeutend (Fig. 11 A u. B).

Messungen führten zu folgenden Resultaten:

	Normale geöffnete Blüte	Anormale Blüte
Antherenlänge	= 1,3 mm	= 0,65 mm
Länge des Filaments	= 3,1 „	= 0,25 „

Die Kronblätter, welche bei der anormalen Blüte oft ganz unterdrückt zu sein scheinen, haben eine Länge von 1,09 cm und eine Breite von 0,51 cm bei der normalen Form, die Pollenkörner der letzteren einen Durchmesser von 50—60 μ.

Bei der von Darwin erwähnten Hoya carnosa liegen vielleicht ähnliche Verhältnisse wie bei Aspicarpa vor. Doch ist mir die Kleistogamie dieser Pflanze überhaupt zweifelhaft, da ich an dem hiesigen Exemplare während der letzten beiden Jahre nie kleistogame Blüten gefunden habe.

Polygalaceen.

Zwei Arten mit kleistogamen Blüten „Polygala polygama und Polygala pauciflora“ sind von Charles Hugh Shaw in den „Contributions from the botanical Laboratory (Pensylvania) II“ beschrieben worden. Mir stand leider kein lebendes Material zur Verfügung. Was Größen- und Zahlenverhältnisse anbetrifft, werde ich deshalb Shaws Angaben anführen. Die Fragen, welche er unberücksichtigt ließ, wie Stellung der vorhandenen Staubblätter, Austritt der Pollenschläuche aus den Antheren und anderes habe ich an der Hand von Herbarmaterial zu beantworten versucht. Shaw beschreibt drei Blütenformen, eine chasmogame, eine oberirdische kleistogame und eine unterirdische kleistogame. Da die zweite nach seiner Beschreibung nur eine Übergangsform zwischen den beiden anderen ist, werde ich sie weniger berücksichtigen.

Von den fünf Kelchblättern sind nach Shaws Angabe bei der chasmogamen Blüte die drei äußeren nur klein, $1^1/_2$—2 mm lang, $^2/_3$—1 mm breit, die beiden Flügel dagegen groß und kräftig ausgebildet; bei der oberirdischen kleistogamen Blüte sind die Flügel noch unbedeutend größer als die übrigen Blätter; bei den unterirdischen Blüten dagegen sind sie kleiner als die drei anderen. Auch diese Tat-

sache, die zuerst auffallend erscheint, ist als Hemmungsbildung zu erklären.

Nach Payers[1]) Abbildungen werden nämlich bei den Polygalaceen die seitlichen Blätter zuletzt angelegt, erst später wachsen sie den übrigen voraus und überragen sie an Länge. Die kleistogame Blüte bleibt also auf einem Stadium stehen, welches die letztgenannte Erscheinung noch nicht zeigt.

Von der Korolle gibt Shaw folgende Größenverhältnisse an: „Bei der chasmogamen Blüte ist die Carina 5—6 mm lang, die beiden hinteren Blätter ungefähr von derselben Länge, aber viel schmäler.

Bei der unterirdischen kleistogamen Blüte ist die Korolle auf die Carina reduziert, welche ungefähr die Größe von $1^1/_2$ mm erreicht. Da nun

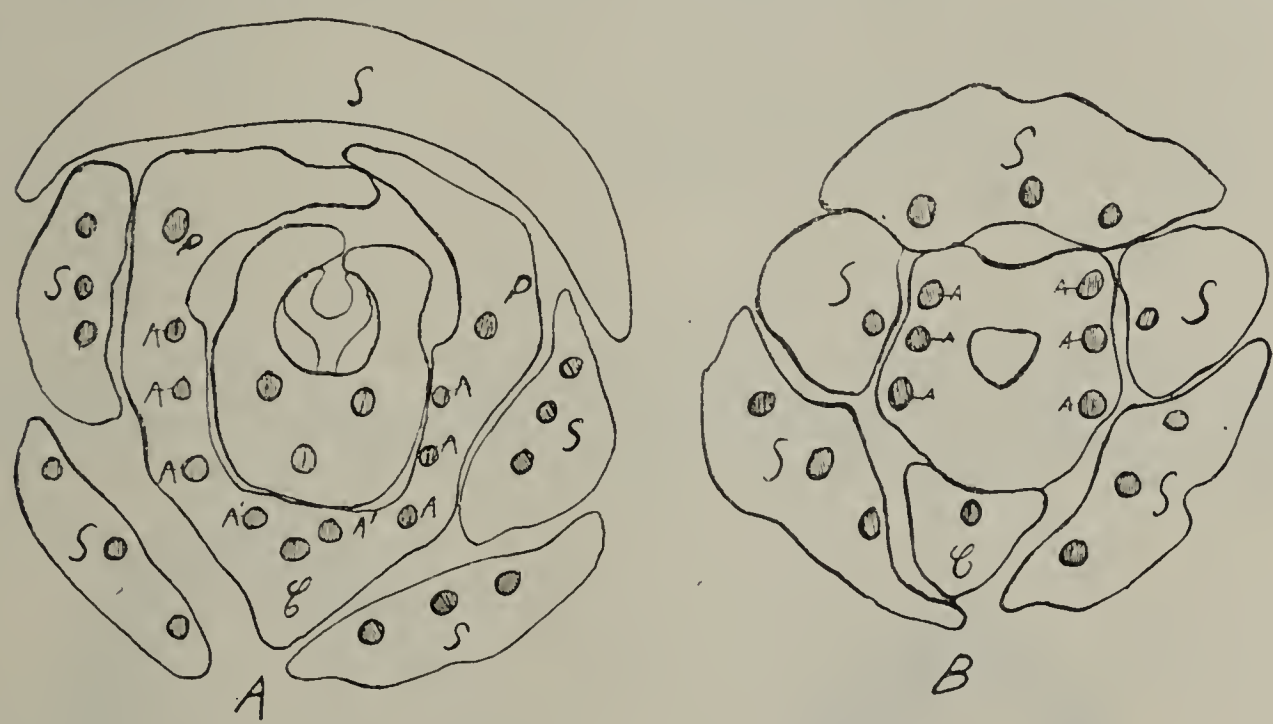

Fig. 12. Polygala polygama. Querschnitt, A durch eine chasmogame Blüte, B durch eine kleistogame. *S* Kelchblätter; *C* Carina, bei der chasmogamen Blüte mit den beiden hinteren Kronblättern *P* verwachsen; *A* Gefäßbündel der Antherenfilamente. In der kleistogamen Blüte fehlen die beiden vorderen A^1.

bei den chasmogamen Blüten auch die vordere Seite der Korolle die geförderte ist, so ist bei der kleistogamen Form das Übrigbleiben der Carina leicht verständlich. Ebenfalls wird die im Verhältnis zu derjenigen des Androcoeums starke Reduktion der Korolle entwicklungsgeschichtlich erklärt, denn nach Payer bleibt die freilich zuerst angelegte Blumenkrone später in der Entwicklung sehr zurück.

Bei den chasmogamen Blüten sind acht Staubfäden vorhanden; das vordere und das hintere sind unterdrückt. In jeder Anthere sind

1) Organogénie de la Fleur.

nach Shaws Angabe ein- bis zweihundert Pollenkörner. Zahl wie Größe der Antheren sind sehr reduziert bei den unterirdischen Blüten, variieren außerdem bedeutend. Eine gut entwickelte Anthere enthält

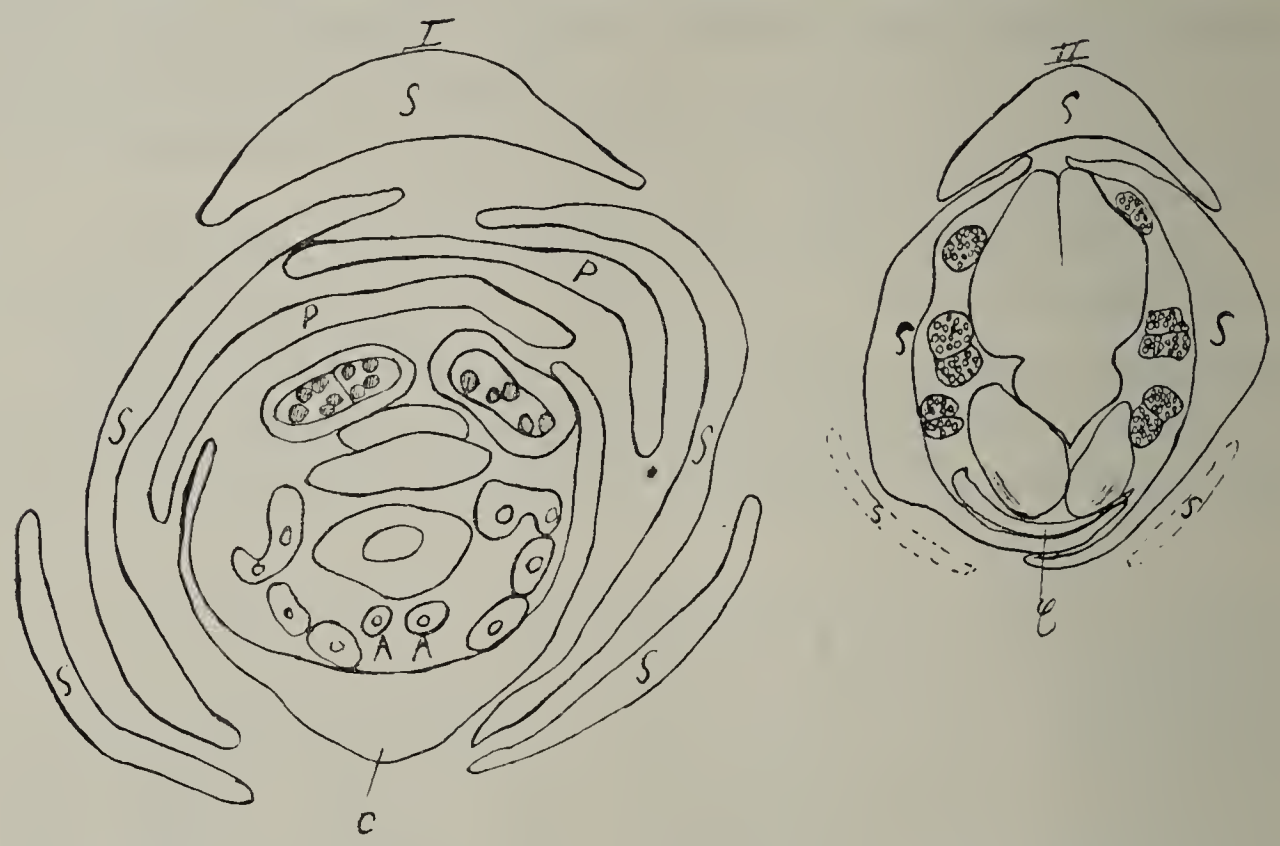

Fig. 13. Polygala polygama. I. Querschnitt durch eine chasmogame Blüte. Die beiden vorderen Staubfäden *A* haben die kleinsten Filamente im Querschnitt. *C* Carina, *S* Kelchblätter, *P* Blumenkronblätter. II. Querschnitt durch eine kleistogame Blüte. Die beiden vorderen Antheren fehlen. *S* Kelchblätter, *C* Carina.

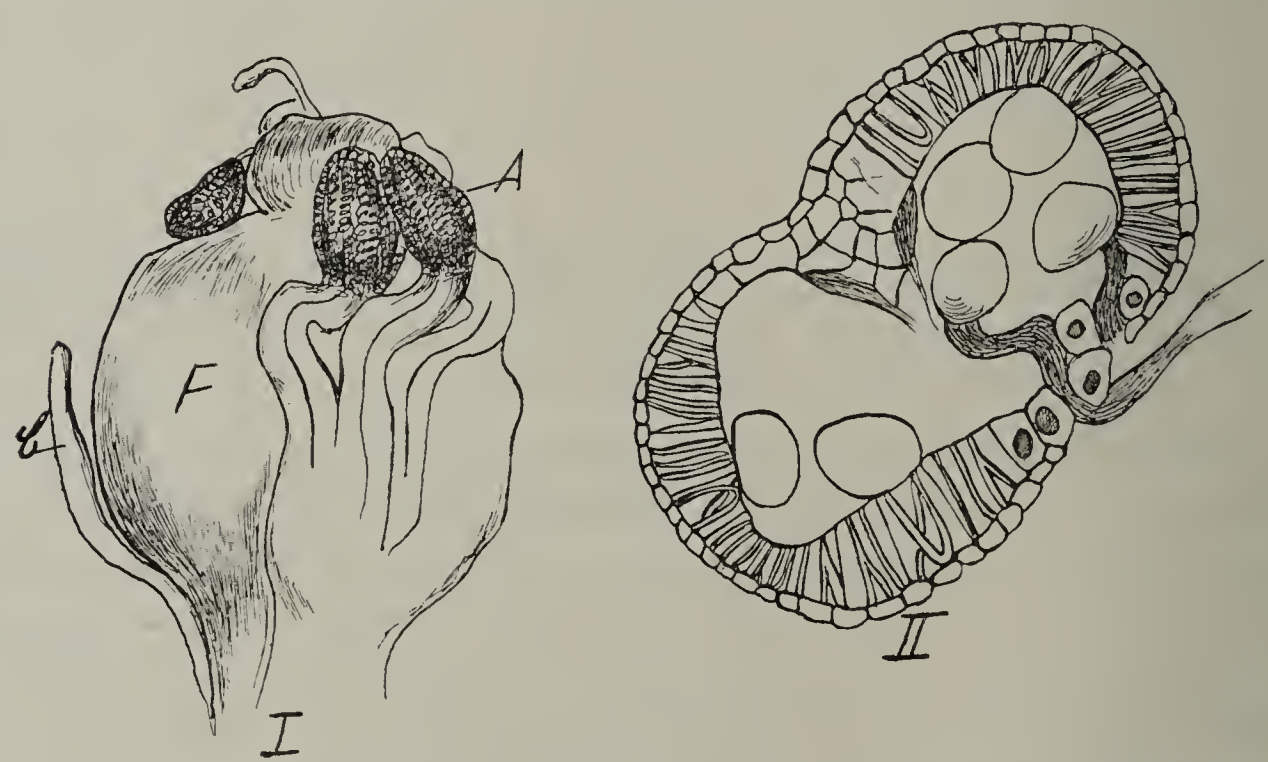

Fig. 14. I. Polygala polygama, kleistogame Blüte. Freigelegter Fruchtknoten *F* mit Antheren *A*; es fehlen die beiden vorderen, auf der Seite der Carina stehenden Staubfäden. *C* Carina. II. Querschnitt durch die Anthere einer kleistogamen Blüte. Die Pollenschläuche dringen durch die dünnwandige Stelle ins Freie.

ungefähr 40—80 Pollenkörner. Das Fehlen von zwei Pollensäcken bei den kleistogamen Blüten ist hier nicht als Hemmungsbildung zu

bezeichnen, sondern auch bei den chasmogamen Blüten vorhanden, eine Erscheinung, die bekanntlich häufig bei den Polygalaceen vorkommt. Die von mir untersuchten Blüten hatten meist sechs Antheren, auch fünf und sieben wurden gefunden. Im ersteren Falle fehlen die beiden vorderen, vor den Kelchblättern stehenden (Fig. 12, 13, 14 I). Dies ist entwicklungsgeschichtlich nicht recht zu erklären, da nach Payer die episepalen Staubfäden die zuerst angelegten sein sollen. Doch ist schon bei der chasmogamen Form in der Unterdrückung des vorderen und hinteren Staubblattes eine Unregelmäßigkeit zu sehen, denn das hintere ist ebenfalls ein episepales, das vordere gehört der sonst geförderten Seite an. Also hängt hier die Reihenfolge, in der die Staubblätter sich anlegen, nicht mit derjenigen zusammen, in welcher sie zur Unterdrückung „neigen“ [1]). Man sieht dann auch bei einer Messung, daß die beiden in der kleistogamen Blüte nicht vorhandenen Staubfäden bei den chasmogamen Blüten schwächer entwickelt sind, sowohl was den Durchmesser der Filamente wie die Breite der Antheren anbetrifft (Fig. 13).

Messungen ergaben folgendes Resultat:

Breite der Antheren:

Vordere bei den kleistogamen Blüten fehlende Antheren = 225 μ und 213 μ.

Die drei seitlichen Antheren = 250 μ, 264 μ und 295 μ.

Durchmesser der Filamente.

I. Dicht unterhalb des Ansatzes der Antheren gemessen:

Vordere Staubblätter = 75 und 85 μ.

Seitliche Staubblätter = 95, 115 und 102 μ.

II. Ungefähr in der Mitte gemessen von der Ansatzstelle der Antheren aus gerechnet:

Vordere Staubblätter = 50 und 58 μ.

Seitliche Staubblätter = 72, 73 und 72 μ.

Über die Keimung der Pollenkörner und den Austritt der Pollenschläuche fand ich bei Shaw nichts angegeben.

Die Pollenkörner keimen innerhalb der geschlossenen Antheren. Sie dringen hauptsächlich an der endotheciumlosen Stelle hervor, indem sie die Zellwände auseinander drängen (Fig. 14, II) und zwischen

---

1) Ein ähnlicher Fall kommt nach Goebel bei den Cruciferen vor; auch hier „neigen“ die seitlichen kurzen Staubblätter zum Verschwinden, obgleich sie nach Eichler vor den längeren angelegt werden.

den einzelnen Zellen hindurchwachsen. An anderen Stellen scheinen sie aber auch seitlich, wo das Endothecium entwickelt ist, hervorzukommen und dasselbe zu durchdringen.

Was die verschiedene Ausbildung der Griffel und der eigentümlichen Narben anbelangt, so ist auf Shaws Abbildung zu verweisen. Man sieht, daß auch hier nur Hemmungsbildungen vorliegen.

Reife Samen standen mir bei meinen Untersuchungen leider nicht zur Verfügung. Shaw gibt hierüber folgendes an:

„The evident flowers commonly fail to bring forth seeds. When seeds are produced, no difference has been observed in those resulting from the different types of flowers.“ Ob erstere Angabe, nämlich das Fehlschlagen der Frucht bei den chasmogamen Blüten, richtig ist, bedarf wohl noch weiterer Untersuchung.

Papilionaceen.

1. Amphicarpaea monoica.

Eine Beschreibung der verschiedenen Blütenformen von Amphicarpaea monoica, einer in Nordamerika heimischen Papilionacee, finden wir in den „Contributions from the botanical laboratory in Philadelphia“ von A. Shively. Aus dieser Arbeit geht klar hervor, daß die unterirdischen kleistogamen Blüten Hemmungsbildungen der chasmogamen sind; die oberirdischen kleistogamen stellen wie bei Polygala Übergangsbildungen beider Formen dar. Was Größenunterschiede der einzelnen Organe, verschiedene Ausbildung des Griffels, der Narben, Antheren, Pollenkörner und Zahlenunterschiede der letzteren betrifft, so ist auf A. Shivelys Werk und ihre Abbildungen zu verweisen. Nicht berücksichtigt wurden von ihr die Stellungsverhältnisse der bei den kleistogamen Blüten entwickelten Staubblätter und die Art und Weise, wie die in den geschlossenen Antheren sich bildenden Pollenschläuche ins Freie gelangen.

Herrn Professor Goebel verdanke ich die Angabe, daß sehr schwach ernährte, kümmerliche Keimpflanzen von Amphicarpaea monoica nur unterirdische Blüten produzierten [1]). Ich selbst fand im Oktober 1905 Infloreszenzen mit kleistogamen Blüten an einer voll entwickelten Pflanze, und zwar in der unteren Stengelregion am Boden kriechend, mehr oder weniger durch Sand und Blätter verdeckt. Sie nahmen dem Bau nach eine Mittelstellung zwischen den von Shively als oberirdische und unterirdische kleistogame Blüten bezeichneten ein. Die

1) Derselbe Fall kommt nach Goebel bei Cardamine chenopodifolia vor.

von mir untersuchten hatten meist zwei Samenanlagen, wie nach Shively die oberirdischen kleistogamen Blüten, in der Antherenzahl näherten sie sich dagegen mehr der unterirdischen Form; diese Zahl variiert freilich sehr.

Ich habe mir folgende Notizen hierüber gemacht:

I. Blüte: Drei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, zehn angelegt.

II. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken.

III. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, sieben angelegt.

IV. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, ein Staubfaden mit einem Pollensack, ein ziemlich großes Rudiment.

V. Blüte: Vier Staubfäden mit zwei Pollensäcken.

VI. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, zwei mit einem Pollensack.

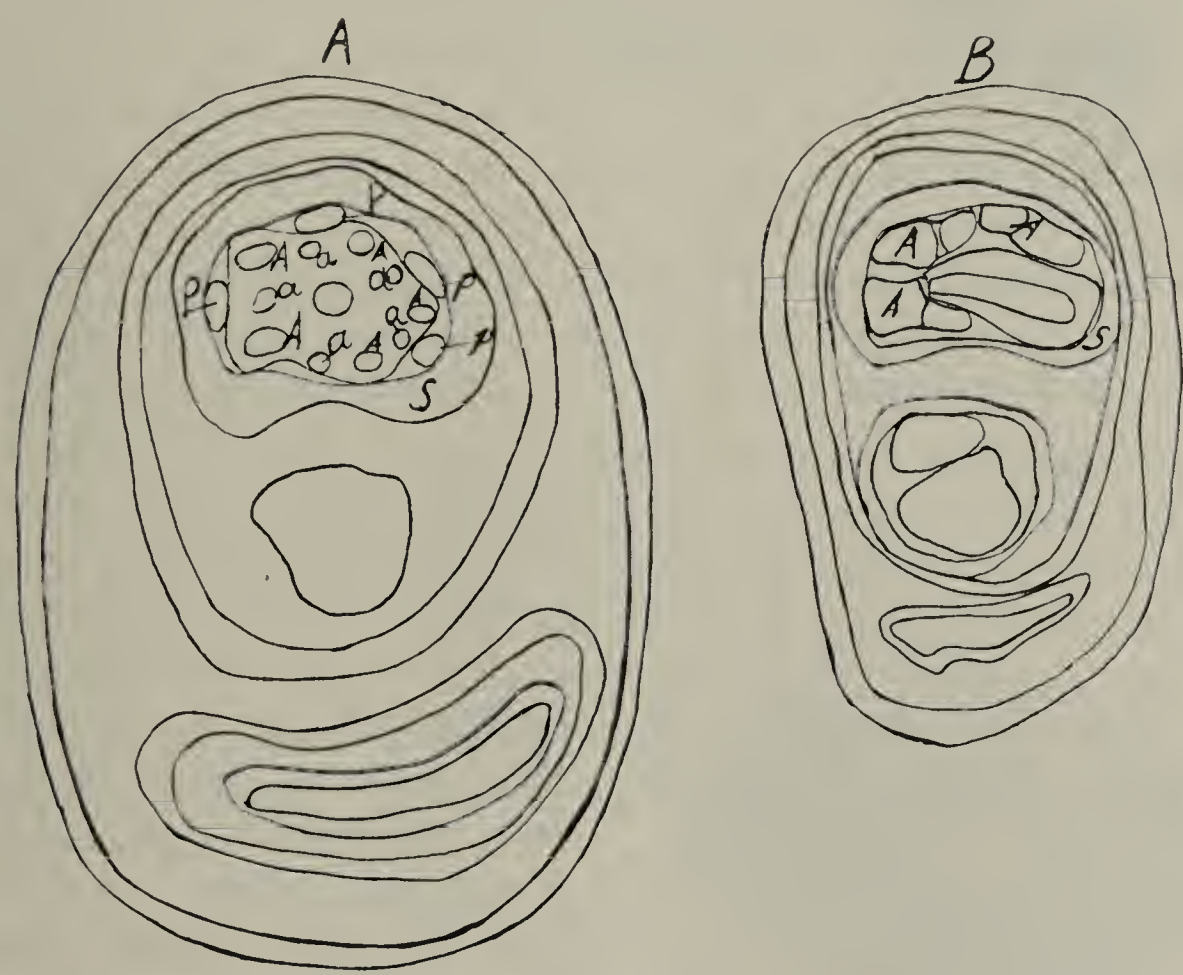

Fig. 15. Amphicarpaea monoica. Querschnitte durch eine kleistogame Blüte. A tiefer unten getroffen als B. *P* Blumenkronblattrudimente, *A* dem episepalen Staubblattkreis angehörige am besten entwickelte Antheren; *a* die fünf epipetalen Antheren, *S* Kelch.

Die Zahl der mit zwei Pollensäcken versehenen Staubfäden variiert also zwischen zwei und vier. Angelegt werden teilweise alle 10, wie auch Figur 15 zeigt. Die kleistogamen Blüten sind von Shively als „apetalous" beschrieben worden, doch sind die Petala als Rudimente immer vorhanden, oft alle fünf, immer wurden vier beobachtet (Fig. 15

und 16). Die Fahne, deren „gelegentliches“ Vorhandensein Shively übrigens auch angibt, ist am weitesten entwickelt, was ja auch mit der Begünstigung der Vexillarseite bei den chasmogamen Blüten übereinstimmt, wo diese Förderung schon durch die absteigende Deckung der

Fig. 16.

Fig. 16. Amphicarpaea monoica. Kleistogame Blüte nach Entfernung des Kelches. *C* Carina, *P* Kronblattrudimente.

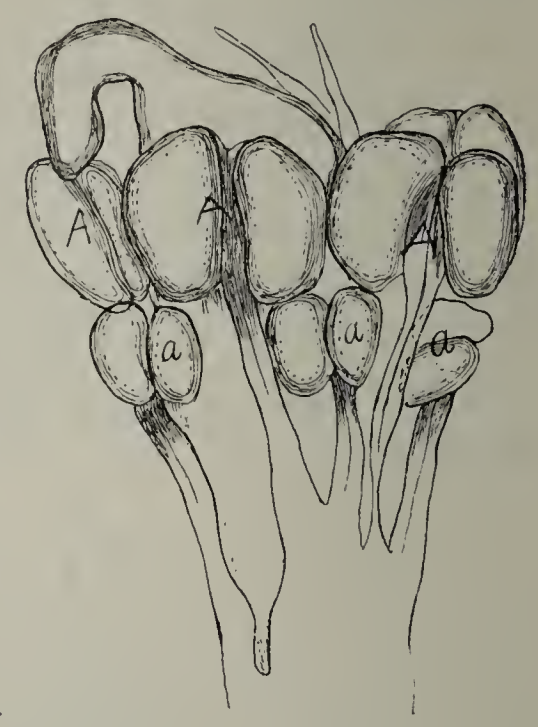

Fig. 17. Amphicarpaea monoica. Chasmogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Krone. *a* Die epipetalen kleinen Staubfäden, *A* die episepalen großen.

Fig. 18. Amphicarpaea monoica. Anthere einer kleistogamen Blüte. Ein Pollenschlauch dringt durch die Antherenwand.

Korolle bedingt wird. Was die ausgebildeten Staubfäden anbelangt, so gehören sie dem äußeren Staubblattkreise an, welcher bei den Papilionaceen der zuerst angelegte ist. Auch ist dieser Staubblattkreis, wie Figur 17 zeigt, bei den chasmogamen Blüten später der geförderte und überragt den epipetalen an Länge. Die am meisten entwickelten Staubfäden sind die vexillaren, und, da die Vexillarseite auch sonst die geförderte ist, was in betreff der Blumenkrone schon erwähnt wurde, so ist auch diese Erscheinung durch den natürlichen Entwicklungsgang der Pflanze bedingt. Daß auch hier keine besonderen Anpassungen an die Selbstbestäubung vorliegen, lehrt außerdem die Tatsache, daß nicht nur die

vor den Narben stehenden großen Antheren bei den kleistogamen Blüten Schläuche aussenden, sondern auch die hinteren, abseits stehenden, deren Schläuche die Narben gar nicht erreichen, und die, was ihre Nützlichkeit anbelangt, steril sein könnten.

Die Pollenschläuche keimen, wie A. Shively angibt, innerhalb der geschlossenen Anthere; sie dringen durch die Antherenwand ins Freie, wahrscheinlich indem sie die Zellwände auseinanderdrängen (Fig. 18). Die Hemmung der Antherenwand wie überhaupt der ganzen Blüte ist also auf sehr frühem Entwicklungsstadium eingetreten. Das sieht man auch daran, daß die Wand der endotheciumlosen Antheren noch drei Zellschichten besaß. Übergangsformen, die sich dem chasmogamen Typus sehr näherten, sind vorhanden. Ich fand eine Blüte, bei der die fünf Staubblätter des äußeren Kreises mit zwei Pollensäcken versehen waren; die inneren waren außerdem als ziemlich große Rudimente vorhanden; drei von den Kronblättern hatten entwickelte Spreiten, nur die anderen beiden waren rudimentär.

Was die Fruchtbildung bei Amphicarpaea monoica anbetrifft, so wurde schon erwähnt, daß dieselbe von Burck als Beweis für seine Einwendung gegen die Theorie der Hemmungsbildung angeführt wurde. Er sagt: „Bei Amphicarpaea monoica sind nach Frl. Shively die unterirdischen Samen sehr viele Mal schwerer als die oberirdischen“ [1]).

Ich kann leider nicht mit Bestimmtheit sagen, Früchte von kleistogamen und chasmogamen Blüten für meine Untersuchungen vor mir gehabt zu haben; doch fand ich an einem Exemplare zweierlei oberirdisch produzierte Hülsen, eine zweisamige mit kleineren Samen und eine einsamige mit einem etwas größeren Samen. Wahrscheinlich gehörte der erstere einer Übergangsblüte an, der letztere einer oberirdischen kleistogamen. Eine Wägung der Früchte mit Samen ergab folgende Resultate:

Zweisamige Frucht = 0,1 g
Einsamige Frucht = 0,0494 g
Same der ersteren = 0,0364 „
Same der letzteren = 0,0386 „

Man sieht aus diesen Gewichtsverhältnissen, daß die zweisamige Hülse mehr Nährstoffe zur Entwicklung brauchte als die einsamige, ob-

1) Bouché (Bot. Ztg. 1869, pag. 28) gibt auch an, daß die kleistogam erzeugten Samen größer sind als die der chasmogamen Blüte, berücksichtigt aber ebenfalls die Früchte im Ganzen nicht.

gleich erstere kleinere Samen besaß. Burcks Schlüsse sind also nach diesen Beispielen nicht stichhaltig: er hätte das Gewicht der Früchte und nicht das der einzelnen Samen in Betracht ziehen müssen.

2. Vicia amphicarpa. Während bei den kleistogamen Blüten von Amphicarpaea monoica bedeutende Reduktionserscheinungen gefunden wurden, ist dies bei Vicia amphicarpa nicht der Fall. Nach den Angaben von Fabre[1]) und Ascherson[2]) zeigt sich die Hemmung hauptsächlich in einer Verminderung der Größe. Nach Fabre haben die unterirdischen Blüten eine Länge von 4 mm. Der fünfblättrige Kelch verschließt die Blütenorgane. Die Blumenkrone ist farblos, von den fünf Blättern ist das obere breiter als die anderen; es entspricht dem auch in der chasmogamen Blüte am meisten geförderten Vexillum. Zehn normal ausgebildete Antheren, die sich öffnen und die Pollenkörner auf die Narben gelangen lassen, sind vorhanden. Eine Reduktion in den Zahlenverhältnissen zeigt sich bei der Samenausbildung. Die Angaben hierüber sind bei Fabre und Ascherson etwas verschieden, stimmen aber darin überein, daß in den Früchten der unterirdischen kleistogamen Blüten nur ein oder wenige Samen reifen, welche aber viel größer als die Samen der chasmogamen seien. Daß man in der letzteren Tatsache keinen Beweis gegen die Auffassung der kleistogamen Blüten als Hemmungsbildungen sehen darf, wurde schon bei Gelegenheit von Amphicarpaea erwähnt. Auch hier sind aller Wahrscheinlichkeit nach Korrelationserscheinungen beteiligt, wie Fabre übrigens selber zugibt: „Sans admettre en aucune manière une organisation spéciale pour les fleurs destinées à fructifier sous terre, on peut fort bien se rendre compte du petit nombre et du volume de leurs graines par le seul changement de milieu. Cette ovule priviligée, profitant d'un supplément de substances que n'absorbent plus les autres ovules étouffées, doit prendre aussi isolée dans sa gousse un plus grand développement, qu'il ne l'aurait fait, si la gousse fût restée aérienne et eût nourri toute sa lignée."

Bei diesen Angaben fällt mir auf, daß beide Forscher nur unterirdische kleistogame Blüten erwähnen. Ich fand im Juli 1906 an Pflanzen im botanischen Garten oberirdische kleistogame Exemplare. Sie stimmten insofern mit den beschriebenen unterirdischen überein, daß sie außer den Größenunterschieden und der blaßgefärbten Korolle keine Ab-

---

1) Fabre, Société botanique de France 1855, p. 503.

2) Ascherson, Berichte der bot. Gesellschaft 1884, pag. 235.

weichungen von der chasmogamen Blüte zeigten. Bei Vicia amphicarpa und überhaupt bei Papilionaceen scheint sehr häufig die von Goebel als induzierte Kleistogamie bezeichnete Erscheinung vorzukommen. So fand ich auch die gut entwickelten, mit schön blau gefärbter Blumenkrone versehenen Blüten selten vollkommen geöffnet und fast immer schon innerhalb der geschlossenen Knospe bestäubt; sehr häufig auch saß auf den Früchten die emporgehobene Blumenkrone. Doch mag hier auch ein periodisches Öffnen und Schließen vorliegen, bei dem noch Fremdbestäubung eintritt. Die Hemmung bei den kleistogamen Blüten tritt übrigens auf sehr verschiedenen Stadien ein und scheint um so bedeutender zu sein, je tiefer die Stengelregion der Blüten ist, was wahrscheinlich durch Ernährungsverhältnisse, vielleicht durch den Einfluß des Lichts auf dieselben erklärt wird.

3. Ononis. Es wurden kleistogame Pflanzen bei Ononis alopecuroides gefunden, und zwar im September, nachdem die Pflanzen vorher chasmogam geblüht hatten. Die Blüten zeigten keine besonderen Reduktionserscheinungen. Zehn mit Endothecium und vier Pollensäcken versehene Antheren waren vorhanden, die sich normal öffneten.

Ononis columnae zeigt dagegen bedeutende Reduktionen. Die Kronblätter sind, wie auch Darwin[1]) angibt, in der Größe reduziert, farblos und verschließen die Blütenorgane. Auch hier ist, wie gewöhnlich, keine strenge Scheidung zwischen chasmogamer und kleistogamer Form möglich. So ist die Angabe Darwins, daß bei letzterer Form fünf Filamente keine Antheren besitzen, nur bedingt richtig. Das Androceum ist vielmehr bald mehr oder weniger reduziert, und zwar sind die kürzeren Staubfäden am meisten von der Reduktion betroffen, also die nach Analogie mit anderen Papilionaceen dem inneren zuletzt angelegten Kreise angehörigen. Diese haben oft ganz verkümmerte Antheren ohne Pollenkörner, oft sind nur in einem Fache solche vorhanden.

Alle Antheren haben nur zwei Pollensäcke, ein Endothecium und ihre Öffnungsstelle auf der dem Filamente abgewandten Seite, so daß auch hier wieder die vorderen Pollensäcke von der Reduktion betroffen sind. Dieselben sind auch bei der chasmogamen Form schwächer entwickelt (Fig. 19). Der Pollen gelangt durch die Öffnung auf die Narben, er scheint oft vor dem Herausfallen, jedenfalls schon in der Nähe der Antheren Pollenschläuche zu treiben; in diesem Falle verklebt er die Antheren mit der Narbe. Die Abwärtskrümmung des Stigmas, die von

1) Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art.

Darwin als bedeutende Abweichung von der chasmogamen Blüte erwähnt wird, kann hier nicht als Hemmungsbildung erklärt werden, da sie in der jungen chasmogamen Blüte nicht zu sehen ist. Sie wird vielmehr durch andere Gründe bedingt. Die Narbe wird nämlich, solange der Griffel noch gerade gestreckt ist, durch die Pollenschläuche fixiert (Fig. 20), so daß sie fest mit den Antheren zusammenhängt; an dieser Fixierung können sich verschieden viele Staubfäden beteiligen. Bei einem Weiterwachsen des Griffels wird derselbe dann gezwungen, die erwähnte Krümmung auszuführen (Fig. 21). Dieselbe wird nur durch die Fixierung herbeigeführt, denn sie ist nicht konstant. Ich fand z. B. eine kleistogame Blüte mit gerade gestrecktem Griffel, der mit den Antheren nicht zusammenhing, dann Übergangsformen, die einen gestreckten Griffel hatten, an dessen Narben Antherenreste hingen. Der Griffel war hier jedenfalls zu kräftig, um von den Pollenschläuchen fixiert zu werden.

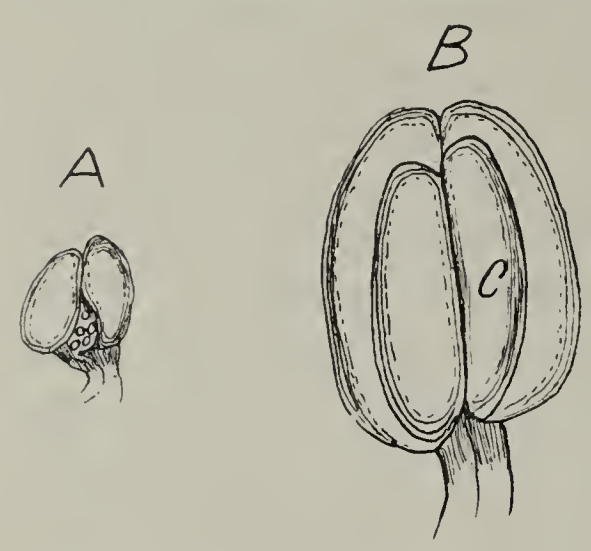

Fig. 19. Ononis columnae. Antheren *A* einer kleistogamen Blüte, *B* einer chasmogamen. *C* Vordere Pollensäcke der chasmogamen Form.

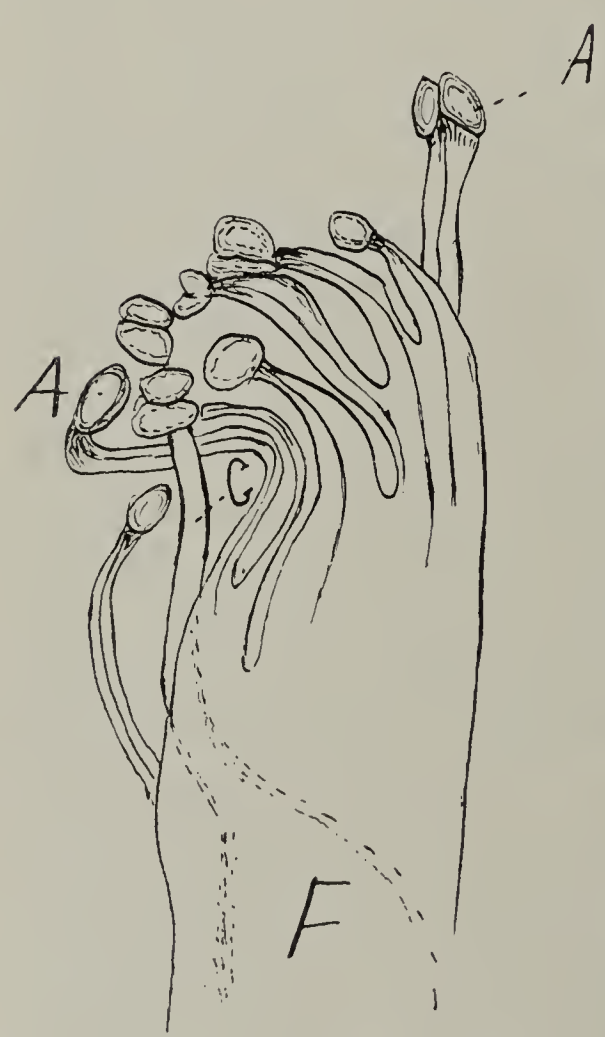

Fig. 20. Ononis columnae. Kleistogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Korolle. Der Griffel ist noch gerade gestreckt und wird soeben von den Antheren fixiert. *G* Griffel, *F* Fruchtknoten, *A* Antheren.

Von einer Anpassungserscheinung an die Kleistogamie kann also auch hier nicht die Rede sein.

Messungen ergaben folgende Größenunterschiede:

Chasmogame Blüte.

Antherenlänge = 0,625 mm,
Griffellänge = 7,5 mm,
Durchmesser der Pollenkörner = 25 μ.

Kleistogame Blüte.

Antherenlänge = 0,175 mm,
Griffellänge = 1,6 mm,
Durchmesser der Pollenkörner = 20 μ.

Die Zahl der Samen stimmte bei beiden Formen ziemlich überein.

Die Angaben von Hieronymus[1]) über Tephrosia heterantha Grisebach sollen noch zum Vergleich erwähnt werden. Ebenso wie bei Vicia amphicarpa und Amphicarpaea finden sich die kleistogamen Blüten in der unteren Region. Die Reduktion bezieht sich wie auch sonst hauptsächlich auf die Blumenkrone, das Androcoeum und das Ovar. Der epipetale Staubblattkreis fehlt. Die Anthere ist drei- bis viermal kleiner als bei der chasmogamen Form und besitzt nur wenige innerhalb der Anthere keimende Pollenkörner. Der Griffel ist auch hier herabgebogen, das Ovar besitzt nur zwei bis drei Samenanlagen.

Ein Vergleich aller soeben beschriebenen Papilionaceen zeigt, wie sehr innerhalb einer Familie der Grad der Reduktion variiert. Während bei Amphicarpaea die Hemmung außerordentlich früh eintritt — es fehlt sogar das Endothecium bei den kleistogamen Blüten — zeigt Ononis alopecuroides und die von Darwin erwähnte Latyrus nissolia keine Reduktionen, ausgenommen vielleicht in der Größe: sie sind wohl zu den von Goebel als induziert kleistogam bezeichneten Pflanzen zu rechnen.

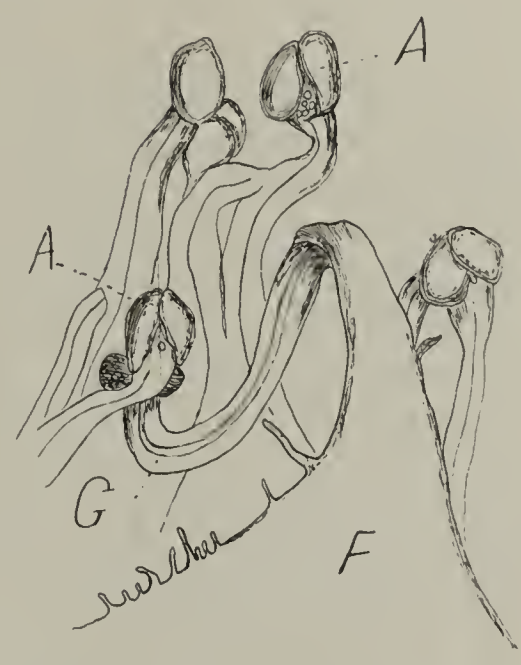

Fig. 21. Ononis columnae. Kleistogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Korolle. Der Griffel ist gewachsen und hat sich wegen der Fixierung herabbiegen müssen. *G* Griffel, *A* Anthere, *F* Fruchtknoten.

Lythraceen.

Ammania latifolia. Das einzige hier im Gewächshaus aus Samen gezogene Exemplar dieser Pflanze bestätigt Koehnes[2]) Angabe, nach welcher viele Arten von Rotula, Ammania, Peplis, Nesea ausschließlich kleistogam blühen sollen. Es wurden auch hier nur kleistogame Blüten beobachtet, doch kann man aus dem Verhalten eines einzigen Exemplars wohl keine bestimmten Schlüsse ziehen, und es erscheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, durch längere Kultur der Pflanze unter bestimmten Bedingungen auch bei dieser Art chasmogame Blüten zu erzielen. Die kleistogame Form hat normale Antheren mit vier Pollensäcken, die sich öffnen und die Pollenkörner auf die Narben gelangen

1) Hieronymus, Jahresb. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1887, pag. 525—258.

2) Monographie von Koehne über Lythraceen (Englers Pflanzenreich), pag. 12. Freilich scheinen diese Angaben nach Koehne nur nach von Herbarmaterial gemacht worden zu sein.

lassen. Auch sonst scheinen keine Reduktionserscheinungen vorzuliegen, was ja aber nur durch den Vergleich mit der chasmogamen Form sicher festgestellt werden könnte. Es mag bei dieser Gelegenheit erwähnt werden, daß ich auch bei mehreren Exemplaren von Salvia cleistogama keine vollkommen geöffneten Blüten erzielen konnte. Von dieser Pflanze gibt Ascherson[1]) an, sie hätte während fünfjähriger Kultur nie geöffnete Blüten gezeigt. Nach Kuhn, der diese Angabe von Ascherson erwähnt, sollen später noch chasmogame Blüten aufgetreten sein. Diese Verhältnisse bedürfen jedenfalls noch näherer Untersuchung.

Polemoniaceen.

Collomia grandiflora. Es sind mehrere Collomia-Arten: „Collomia linearis, Collomia coccinea und Collomia grandiflora“ mit kleistogamen Blüten von F. Ludwig[2]) und Sharlok[3]) beschrieben worden. Beide stimmen mit ihren Angaben, was Stellungsverhältnisse der verschiedenen Blütenformen bei Collomia grandiflora betrifft, nicht ganz überein. Ludwig schreibt z. B.: „Im Gegensatz zu vielen anderen Pflanzen mit kleistogamen Blüten treten die kurzlebigen großen chasmogamen Blüten überhaupt erst wochenlang nach den kleistogamen auf, zuweilen erst, wenn die letzteren schon reife Kapseln haben. Die ersten Blüten des zentrifugalen Blütenstandes sind stets kleistogam, erst die späteren, oft nur die an dem Rande des Köpfchens stehenden Blüten sind chasmogam.“ Sharlok dagegen gibt an: „Ich fand außer den großen, in der Mitte der meisten gipfelständigen Hauptköpfe sitzenden bekannten lachsfarbenen Blüten am Rande der gipfelständigen Köpfe und in den stengelständigen Seitenköpfen fast ausschließlich noch sehr kleine, äußerst unvollständig sich öffnende.“

Mir stand lebendes Material von Collomia grandiflora zur Verfügung, und zwar waren an zwei verschiedenen Stellen im botanischen Garten Samen dieser Pflanze ausgesät worden. Diese verhielten sich hinsichtlich ihrer Blüten sehr verschieden. An der einen Stelle[4]) waren reichlich chasmogame Blüten vorhanden, und zwar waren die am Rande des in einem Viereck stehenden Pflanzenkomplexes sich befindlichen Exemplare die in dieser Hinsicht am meisten begünstigten; sie waren

1) Bot. Ztg. 1871, pag. 555.

2) Bot. Ztg. 1877, No. 44.

3) Bot. Ztg. 1878, No. 41.

4) Herrn Dr. Hegi verdanke ich die Angabe, daß an erstgenannter Stelle Collomia grandiflora erst seit wenigen Jahren kultiviert wird, während dies an der anderen schon seit vielen Jahren der Fall ist, ein weiterer Beweis dafür, daß Ernährungsverhältnisse hier bedingend wirkten.

auch durchgehend höher und kräftiger entwickelt als die in der Mitte stehenden, was wohl durch die verschiedene Lichtintensität und die damit zusammenhängenden Ernährungsverhältnisse bedingt war. An der anderen sah man vorwiegend kleistogame Blüten. Daß auch hier Ernährungsverhältnisse eine Rolle spielten, konnte man durch einen Vergleich mit den übrigen hier wachsenden Pflanzen erkennen. Es waren nämlich in der Nähe der beiden angegebenen Stellen auch Exemplare von Vicia amphicarpa vorhanden, und auch diese waren an dem erstgenannten Orte viel kräftiger entwickelt und blühten viel reichlicher als an dem anderen.

Was nun die Zeit des Auftretens beider Blütenformen anbetrifft, so stimmten meine Beobachtungen mit den Angaben Ludwigs nicht ganz überein. Ich fand z. B. am 12. Juli 1906 sich öffnende Knospen in der Mitte eines an der Hauptachse stehenden Blütenköpfchens, während an den Seitenachsen zur selben Zeit kleistogame Blüten vorhanden waren. Diese letzteren entwickeln sich und reifen dann freilich viel schneller, so daß man vielfach schon ganz große Früchte der kleistogamen Form findet, während die chasmogamen Exemplare noch blühen. Wie Sharlok angibt, fand ich die Blüten der stengelständigen Seitenköpfe meistens kleistogam; die chasmogamen Blüten scheinen auf die Hauptköpfe beschränkt, welche ja auch offenbar die am besten ernährten sind. Die Stellungsverhältnisse der chasmogamen und kleistogamen Blüten an den Köpfchen selbst schwanken; es kam vor, daß chasmogame Blüten die Mitte des Köpfchens einnehmen, wie Sharlok angibt, meistens aber fand ich in der Mitte kleistogame Blüten. Bei einer genaueren Zählung eines fast ausschließlich chasmogam blühenden Köpfchens waren z. B. in der Mitte sechs kleistogame Exemplare, welche schon Früchte hatten; es wurden hier auch Übergangsbildungen beobachtet, nämlich geöffnete, schon bestäubte Blüten, deren Länge ungefähr um die Hälfte reduziert war.

An einem anderen Köpfchen sah man in der Mitte zuerst die typisch kleistogamen Blüten mit ungefärbter Korolle, etwas weiter dem Rande zu wurden die Korollen größer und gefärbt, doch öffneten sie sich nur unvollständig, noch weiter nach außen sah man die chasmogamen großen Blüten sich öffnen. Daß die randständigen Blüten kleistogam waren, wie Sharlok angibt, habe ich nicht gesehen. Jedenfalls geht aus diesen Angaben und Beobachtungen hervor, daß die zwischen den mittleren und randständigen Blüten stehenden Exemplare, deren Auftreten ja auch zeitlich zwischen das der beiden anderen fällt, hinsichtlich der Blüte die am meisten begünstigten sind. Die Zeit ihres

Auftretens bezeichnet ja auch den Höhepunkt der Blütenperiode, denn hier wirkt, wie bei den mittleren ersten Blüten, weder Korrelation mit dem vegetativen Wachstum mehr ein, noch wie bei den randständigen Korrelation mit den schon abgeblühten fruchtansetzenden Exemplaren.

Der Verschluß der kleistogamen Blüte wird hier nicht, wie bei vielen der vorher beschriebenen Arten, durch die Kelchblätter vollzogen, sondern die Blumenkrone ist allein beteiligt; auch ist derselbe nicht in allen Fällen ein absoluter. Die Kelchblätter sind ungefähr so groß wie bei der chasmogamen Form. Die Korolle sitzt tief im Kelche versteckt. Sie ist sehr klein, acht- bis neunmal kürzer als die der chasmogamen Blüte und ziemlich farblos. Die Bestäubung findet statt, nicht wie Sharlok angibt, während die Narbe gegen die eingeschlossenen Staubbeutel anwächst; vielmehr ist der Griffel schon vor der Reife des Pollens den Staubfäden im Wachstum voraus; die Antheren werden dann, während die Filamente sich strecken, durch die Hemmung der geschlossenen Blumenkrone an die Narben gedrängt. Sie öffnen sich, und der Pollen bleibt an den Papillen hängen (Fig. 22); nirgends sind hier innerhalb der Anthere sich bildende Schläuche beobachtet worden. Das Endothecium ist gut entwickelt. Die Größe der Antheren variiert. Die größten sind ungefähr zweieinhalb- bis dreimal kürzer als bei der chasmogamen Form. Jede Anthere hat nur zwei normal ausgebildete Pollensäcke; die anderen beiden sind aber noch als kleine Auswüchse zu erkennen, und man sieht, daß dies die inneren und zugleich die bei der Anthere der chasmogamen Form am schwächsten entwickelten sind (Fig. 23). Die Größe der Pollenkörner beider Formen differiert nur wenig, variiert bei kleistogamen wie chasmogamen Blüten zwischen 40 und 50 μ. Die Zahlenunterschiede sind dagegen beträchtlich, was ja schon die Größendifferenz der Antheren bedingt. Ein Unterschied beider Blütenformen besteht in der Insertion der Filamente.

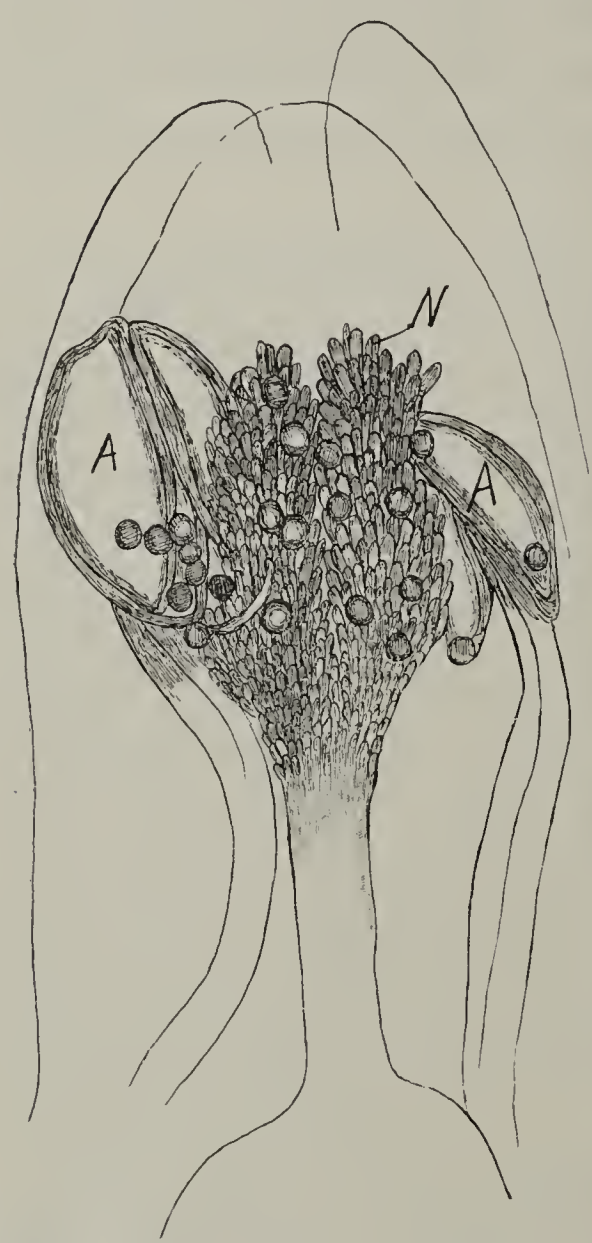

Fig. 22. Collomia grandiflora. Kleistogame Blüte im Längsschnitt. *A* Antheren, *N* Narben.

Diese liegt bei den Staubfäden einer chasmogamen Blüte verschieden hoch, bei denjenigen der kleistogamen Blüte dagegen auf gleicher Höhe. Daß auch hier eine Hemmungsbildung vorliegt, zeigt der Vergleich mit einem jungen chasmogamen Exemplare. Der Griffel der chasmogamen Form ist $8^1/_2$- bis $8^3/_4$ mal länger als derjenige der kleistogamen Blüte. In der Ausbildung der Narben und Papillen ist keine besondere Differenz zu erkennen.

Die Befruchtungsvorgänge bei den kleistogamen Blüten wurden näher untersucht. Auch hier liegt, wie bei Viola und Halimium, weder Parthenogenesis noch Nucellarembryonie vor. Der Pollenschlauch ge-

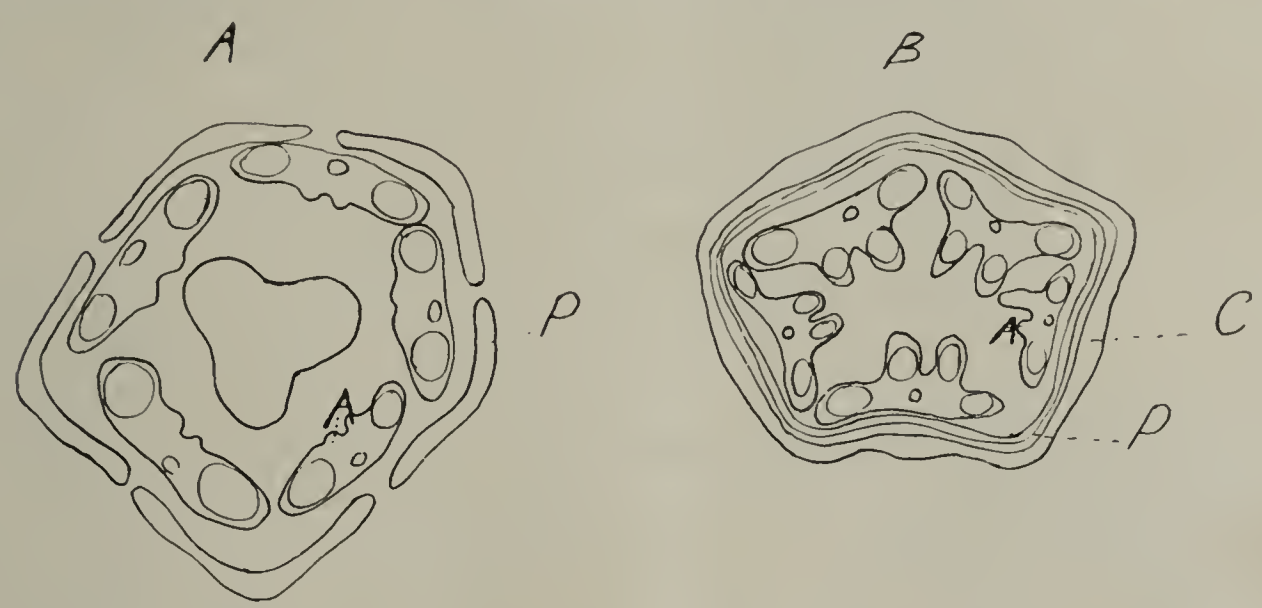

Fig. 23. Collomia grandiflora. Querschnitte durch Blüten; man sieht, daß die vorderen Pollensäcke reduziert werden. A Kleistogame Blüte, B chasmogame. *A* Vordere Pollensäcke, *P* Blumenkrone, *C* Kelch.

langt von den Narben aus durch das Leitungsgewebe des Griffels und der bei Collomia vorhandenen placentaren Auswüchse in die Höhlung des Fruchtknotens, kriecht an der Außenseite der Samenanlagen entlang und dringt durch die zusammengedrängten Zellschichten, welche die im jungen Zustand vorhandene, später aber verwachsene Mikropyle auskleiden, bis zum Eiapparat vor.

Scrophulariaceen.

Vandellia nummularifolia. Über die Kleistogamie von Vandellia finden wir Angaben von Kuhn[1]) und Darwin[2]). Kuhn meint, Vandellia nummularifolia sei die sterile chasmogame Form von Vandellia sessiflora; erstere blüht nach seinen Angaben meistens chasmogam, letztere fast ausschließlich mit oberirdischen und unterirdischen kleisto-

1) Kuhn, Einige Bemerkungen über Vandellia und den Blütendimorphismus. Bot. Ztg. 1867, pag. 65.

2) A. a. O.

gamen Blüten. Diese Identität der Arten scheint aber nach seinen eigenen Angaben und auch nach meinen Untersuchungen nicht richtig, denn das Stigma von Vandellia sessiflora soll nach Kuhn kreiselförmig sein, dasjenige von Vandellia nummularifolia dagegen zweilappig, so daß doch wohl zwei verschiedene Formen bei seinen Untersuchungen vorlagen. Ich fand an dem mir aus Kalkutta gesandten, mit Vandellia nummularifolia bezeichneten Material, das ich der Freundlichkeit des Herrn A. Gage verdanke, bei chasmogamen wie kleistogamen Blüten ein zweilappiges Stigma. Was Darwins Untersuchungen anbetrifft, so erwähnt er nur Vandellia nummularifolia und beschreibt die chasmogame wie die kleistogame Form; die erstere soll meistens vor der kleistogamen, doch auch zuweilen gleichzeitig mit ihr auftreten. Über Stellungsverhältnisse gibt Darwin nichts an. Auch ich kann leider nichts darüber sagen, da die mir gesandten Blüten abgeschnitten waren.

Fig. 24. Vandellia nummularifolia. Kleistogam entstandene Frucht mit emporgehobener Korolle. *F* Fruchtknoten, *K* Korolle.

Die Reduktionserscheinungen beziehen sich hauptsächlich auf Größenverhältnisse, doch kommt es auch vor, daß die Zahl der Antheren reduziert ist. Zahlenunterschiede des Kelches und der Blumenkrone wurden nicht gefunden. Der Kelch ist gar nicht oder nur wenig geöffnet, die Korolle ist, wie auch Darwin angibt, klein, farblos und wird durch die reifende Frucht emporgehoben (Fig. 24). In der chasmogamen Blüte sieht man vier Staubfäden; davon haben zwei kräftig entwickelte Antheren, bei den anderen, und zwar sind dies die vorderen, mit Anhängseln ver-

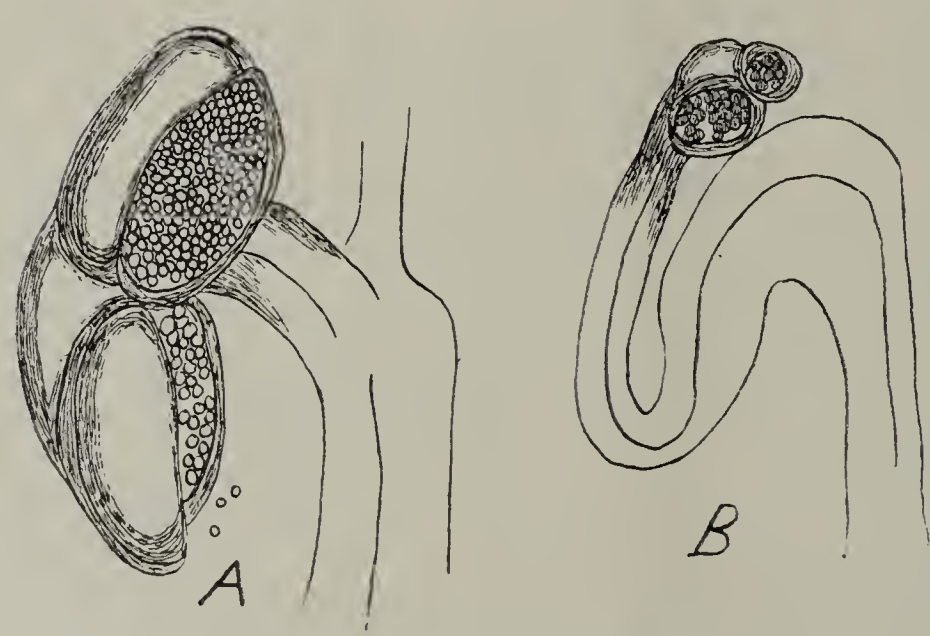

Fig. 25. Vandellia nummularifolia. *A* Große Anthere einer chasmogamen Blüte, *B* kleinere vordere Anthere einer chasmogamen Blüte. (Beide mit derselben Vergrößerung gezeichnet.)

sehenen, sind die Antheren viel kleiner, oft mehr oder weniger reduziert (Fig. 25 *A* und *B*). Diese letzteren fehlen, wie voraus zu sehen, manchmal bei der kleistogamen Form. Erwähnt werden soll noch, daß auch bei den normalen Blüten in der Ausbildung der Narben und der beiden Fruchtfächer Größenunterschiede bestehen; die vordere Seite ist

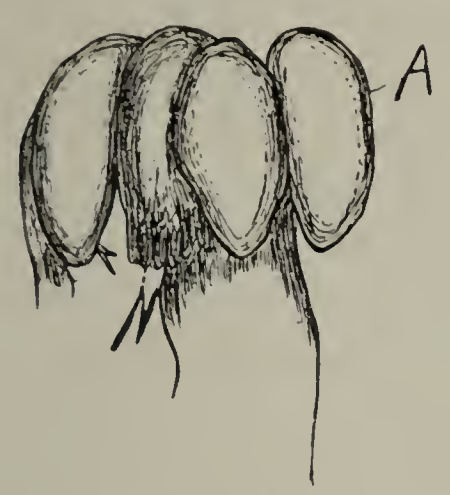

Fig. 26. Vandellia nummularifolia. Kleistogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Korolle. Die Antheren sind durch die Narben, die nach einer Seite herabgebogen sind, fixiert. *A* Antheren, *N* Narben.

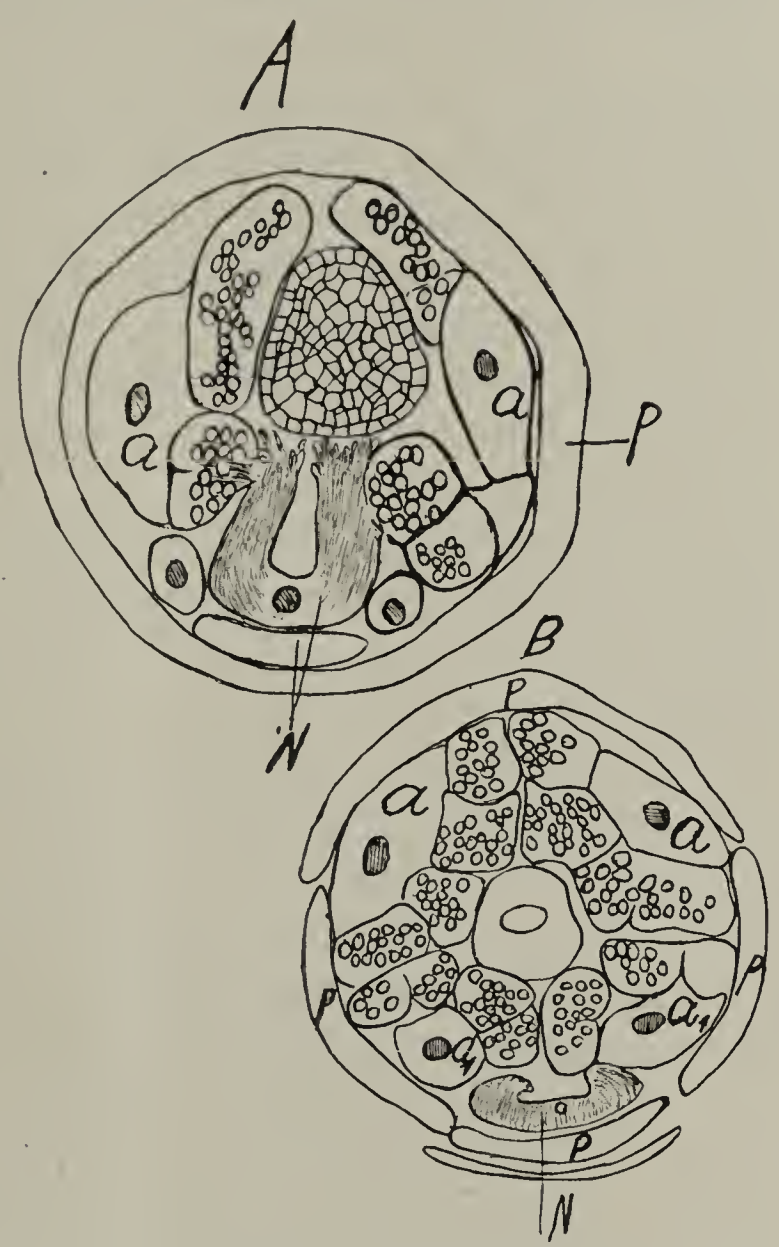

Fig. 27. Vandellia nummularifolia. Querschnitte durch Blüten. *A* Von einer typisch kleistogamen, *B* von einer Übergangsform. *P* Kronblätter, *a* die größeren auch bei der kleistogamen Blüte entwickelten Antheren; a_1 die kleineren vorderen bei der kleistogamen Blüte rudimentären Antheren, *N* Narben, *P* Blumenkrone.

die geförderte, also die den beiden reduzierten Antheren zugewandte. Es scheint also hier, wie auch sonst häufig der Fall, die Förderung der einzelnen Teile umzuschlagen. Die meisten von mir untersuchten kleistogamen Blüten hatten vier Antheren. doch fand ich auch solche mit nur zwei Antheren, und, wie schon erwähnt, sind dies die hinteren; von den anderen beiden sieht man auf Fig. 27 *A* die Rudimente der Filamente. Alle Antheren haben vier Pollensäcke. Es kommt vor, daß die Narbenlappen des Griffels sich nach zwei Richtungen ausbreiten, doch häufig biegen beide sich nach der vorderen Seite herab (Fig. 26), so daß die längere Narbe nach innen, die kürzere nach außen liegt. Das Verschwinden der Staubfäden auf dieser Seite ist also im allgemeinen nicht zweckmäßig; doch kann die Bestäubung trotzdem stattfinden, denn wahrscheinlich

durch den engen Hohlraum der Blüte veranlaßt, werden die beiden Antheren ein wenig nach der vorderen Seite gebogen, so daß die eine Antherenhälfte an die eingeschlagenen Ränder der nach innen liegenden Narbe gedrängt wird (Fig. 27 *A* und *B*). Leider hatte ich nicht genug Blüten mit nur zwei Antheren, um diese Verhältnisse genauer zu untersuchen. Aus den sich öffnenden, mit Endothecium versehenen Pollensäcken treiben die Pollenkörner ihre Schläuche in dichten Strängen auf die Narbenpapillen. Daß in dem Einschlagen der seitlichen Ränder der Narbe keine Anpassungserscheinungen zu sehen sind, lehrt der vollentwickelte Griffel der chasmogamen Form, bei dem die Narbenränder sich ebenfalls nach innen einbiegen, wenn auch nicht in dem Maße wie bei der kleistogamen Blüte. Dies scheint mir dadurch erklärt zu werden, daß die Narbe bei letzterer sehr gut entwickelt und fast gar nicht von der Hemmung betroffen wird. In der geschlossenenen Blumenkrone werden die Narbenränder dann gezwungen, sich weit nach innen zu biegen, während dies in der Knospe der chasmogamen Form nicht der Fall sein kann, weil hier die Narbenlappen noch sehr wenig entwickelt sind.

Auch bei dieser Art findet man alle möglichen Übergangsformen.

Messungen der Größenunterschiede führten zu folgenden Resultaten:

Chasmogame Blüte:

Länge der Kelchblätter	= 4 mm,
Länge der großen Antheren	= 0,675 mm,
Länge der kleinen Antheren	= 0,375 mm,
Filamentlänge der großen Antheren	= 1,3 mm,
Filamentlänge der kleinen Antheren	= 3,5—4 mm,
Länge des Griffels	= 5 mm,
Durchmesser der Pollenkörner	= 20—22 μ.

Kleistogame Blüte:

Länge der Kelchblätter	= 2,5 mm,
Länge der Antheren	= 0,35 mm,
Filamentlänge	= 0,25 mm,
Länge des Griffels	= 0,825 mm,
Durchmesser der Pollenkörner	= 20 μ.

Darwin gibt gelegentliche Autogamie der chasmogamen Blüten an.

Über die Samenbildung findet man bei ihm folgende Zahlenangaben: 15 von kleistogamen Blüten produzierte Kapseln hatten im Mittel 64,2 Samenanlagen; das Maximum war 87; 20 von sehr gedrängt wachsenden Pflanzen hatten durchschnittlich nur 48 Samen. 16 von

chasmogamen Blüten durch Kreuzbefruchtung entstandene Kapseln hatten im Durchschnitt 93 Samen, das Maximum betrug 135. 16 an selbstbefruchteten Blüten entstandene Früchte hatten einen Durchschnitt von 62 Samen, ein Maximum von 135. Die Zahl der Samen ist also auch hier im ganzen bei der chasmogamen Form größer als bei der kleistogamen.

Acanthaceen.

Im Oktober wurden kleistogame Blüten bei Dipteracanthus Schauerianus beobachtet. Später, im November, traten auch einzelne chasmogame auf. Die ersteren unterscheiden sich von den normalen nur durch die Größe der einzelnen Organe und durch das Geschlossenbleiben der Korolle; diese Art ist wohl ebenso wie die später zu erwähnende Blechum Brownii und Ruellia solitaria zu den von Goebel als induziert kleistogam bezeichneten zu rechnen, obgleich zwischen diesen und den „habituell kleistogamen" natürlich keine scharfe Grenze zu ziehen ist. Messungen bei Dipteracanthus Schauerianus führten zu folgenden Resultaten: Vier kleistogame Blüten wurden gemessen; ihre Längen betrugen 1,2 cm, 1,3 cm, 2 cm, 1,8 cm. Zwei chasmogame Blüten mit Einsschluß der Blumenblattzipfel waren 3,5 und 3,6 cm lang. Die Länge der Staubfäden mit Einschluß der Antheren beträgt bei der chasmogamen Form 9 mm und 7,5 mm; die erstere Angabe bezieht sich auf die langen Filamente, die letztere auf die kürzeren; bei der kleistogamen Blüte sind erstere 6, letztere $4^1/_2$ mm lang.

Auch die kleistogamen Blüten von Blechum Brownii und von Ruellia solitaria, die beide in einem der hiesigen Gewächshäuser beobachtet wurden, wiesen keine besonderen Reduktionserscheinungen auf.

Es mag bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen werden, daß Goebel[1]) auch bei einigen Utriculariaceen, z. B. Utricularia subulata, clandestina Nutt. und Utricularia elachista Kleistogamie erwähnt.

Rubiaceen.

Houstonia. Die Kleistogamie bei Houstonia-Arten, einer kleinen in Amerika heimischen Rubiaceengattung, findet sich in der Literatur nicht angegeben und scheint bis jetzt nicht beachtet worden zu sein. Es wurden zwei kleine, sehr schwächlich aussehende Exemplare von aus Amerika stammendem Samen gezogen, der als Houstonia caerulea bestimmt war, und den Herr Prof. Goebel mir freundlicher Weise zur Verfügung stellte. Außerdem ließ man einige schon blühende Pflanzen aus Lindau von Sündermann schicken. Bei den ersteren sah ich die

1) Goebel, Morphologische und biol. Studien 1890, Bd. II, pag. 76. Nach mündlichen Angaben kommt auch bei Utricularia bifida Kleistogamie vor.

ersten kleistogamen Blüten und Früchte am 11. Mai. Diese Pflanzen blühten überhaupt nicht chasmogam; sie gingen bald, nachdem sie mehrere Blüten und Früchte getragen hatten, zugrunde, was bei ihrem schwächlichen Aussehen zu erwarten war. Die anderen chasmogam blühenden Exemplare trugen dagegen keine kleistogamen Blüten. Ein Vergleich beider Pflanzen ergab aber, daß sie wahrscheinlich nicht derselben Art angehörten. Die aus dem Samen gezogenen Pflänzchen bestimmte ich als Houstonia minor, während die chasmogam blühenden wirklich zu Houstonia caerulea gehörten. Wenn Darwin die Kleistogamie bei Houstonia gekannt hätte, so würde er sie jedenfalls auch als einen der schlagendsten Beweise für seine Theorie der Anpassungen angeführt haben. Sie besitzt nämlich ebenso wie die später zu erwähnende Specularia perfoliata jene eigentümlich gebildete Blumen-

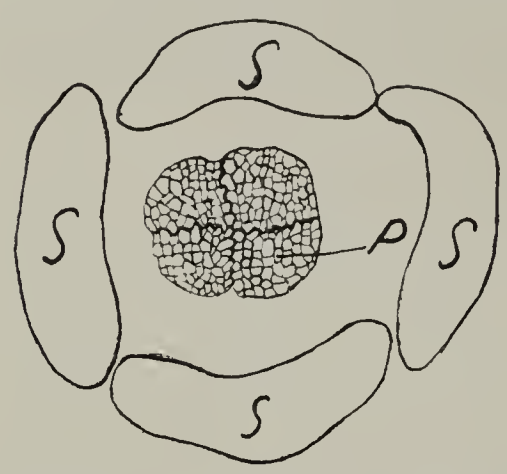

Fig. 28. Houstonia caerulea. Querschnitt durch eine kleistogame Blüte, welcher die Verzahnung der Kronblattzipfel zeigt. *S* Kelchblätter, *P* Blumenkrone.

Fig. 29. Houstonia minor. Längsschnitt durch eine kleistogame Blüte. *S* Kelchblätter, *P* Korolle, *A* Antheren, *N* Narben.

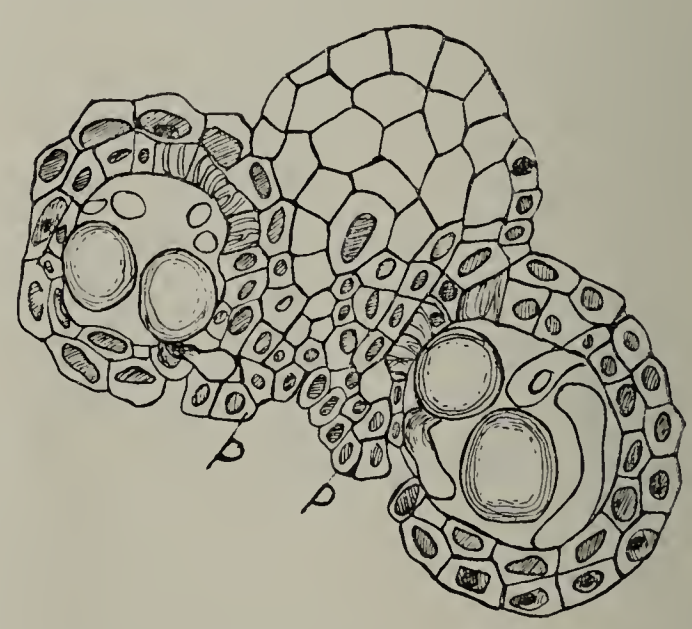

Fig. 30. Houstonia minor. Querschnitt durch die Anthere einer kleistogamen Blüte. *P* Die vorderen rudimentären Pollensäcke. Der Pollenschlauch links wächst durch das Gewebe der rudimentären Pollensäcke und scheint durch eine der Zellen hindurchzudringen. Rechts sieht man besonders klar die Resorption der Zellen an der normalen Öffnungsstelle.

krone, die, wie Darwin[1]) sagt, in Form einer Trommel die Blütenorgane verschließt, ohne eine Öffnung zu lassen. Es ist hier wie dort

1) a. a. O.

eine den Blütenschluß bedingende Zellnaht vorhanden (Fig. 28). Daß diese Einrichtung sich auch bei der jungen chasmogamen Blüte findet, braucht kaum noch erwähnt zu werden. Wie bei Collomia und Specularia ist der Kelch am Verschluß nicht beteiligt; die Kelchblätter sind groß und weit abstehend. Die Korolle ist dagegen klein und farblos (Fig. 29). Es sind vier Antheren, wie bei der normalen Blüte, vorhanden, einmal fand ich nur drei. Die Antheren haben nur zwei Pollensäcke; die inneren sind häufig als kleine Höcker vorhanden (Fig. 30); also trifft die Reduktion auch hier die vordere Seite. Die Zahl der Pollenkörner in den kleistogamen Blüten ist außerordentlich gering; in einer Anthere waren 24, nämlich in einem Fache zwei Pollentetraden, im anderen vier. Erstere Reduktion wird nur noch bei Gräsern und durch die von Goebel[1]) für Cardamine chenopodifolia angegebene übertroffen. Dieselben Zahlenverhältnisse fand ich noch in einer anderen Anthere. Zählungen bei den chasmogamen Blüten von Houstonia caerulea ergaben dagegen in einem Pollenfach ungefähr 250, im anderen 220 Körner; da dies die beiden vorderen, kleineren Fächer waren, so sind etwa 1000—1100 Körner in jeder Anthere. Das Endothecium ist bei den kleistogamen Blüten sehr schwach und nur eine kurze Strecke auf der nach außen gekehrten Seite der Antheren entwickelt; um so stärker ausgebildet wird es, je mehr es sich dem Scheitel nähert. Die Pollenkörner treiben innerhalb der Anthere Schläuche von beträchtlicher Größe. Diese dringen entweder an der normalen Öffnungsstelle hindurch. Es findet dann an dieser Stelle eine Resorption der Zellen statt, so daß in den meisten Fällen nur eine dünne Zellhaut übrig bleibt, welche der Pollenschlauch durchbohren muß. Die Schläuche durchwachsen aber auch größere Gewebestrecken; sie dringen durch das Gewebe der rudimentären Pollensäcke oder kommen an der Höhlung des Scheitels hervor. Man kann hier meistens ein Auseinanderdrängen der Zellwände beobachten, doch scheinen die Pollenschläuche auch in das Innere der Zellen einzudringen (Fig. 30). Da die Antheren den Narben dicht anliegen, haben die Schläuche nur einen geringen Weg zurückzulegen.

Obgleich die untersuchten chasmogamen und kleistogamen Blüten nicht derselben Art angehören, sollen doch die Größenunterschiede beider angegeben werden, denn die mir vorliegenden Abbildungen zeigten, daß die chasmogamen Blüten beider Arten ziemlich gleich groß sind. Es wurden folgende Resultate gefunden:

---

1) Goebel, a. a. O., pag. 747.

	Chasmogame Blüte.	Kleistogame Blüte.
Länge der Kronblätter	= 4,5—5 mm	= 0,425 mm
Länge der Griffel (Fig. 31)	I. = 2,70 mm II. = 4,3 mm	= 0,15 mm
Länge der Antheren	= 1,2 mm	= 0,2 mm
Durchmesser der Pollenkörner	= 22—29 μ	= 13—20 μ (Fig. 32).

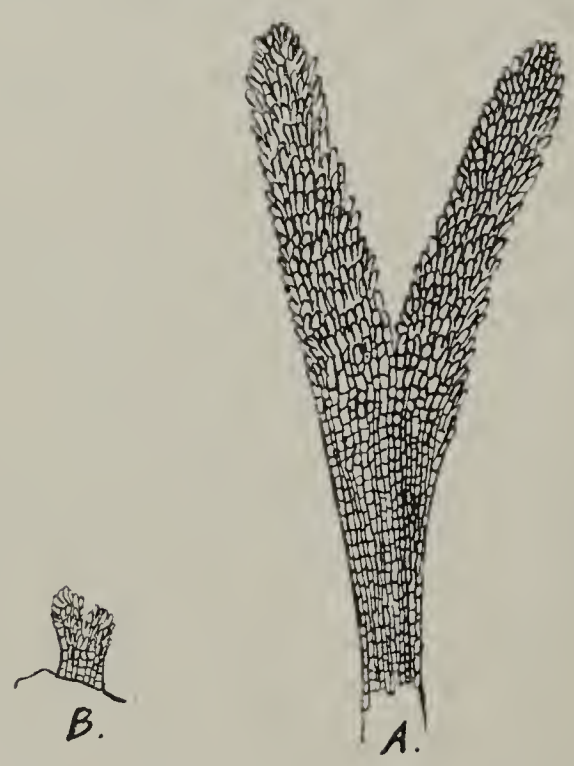

Fig. 31. Houstonia caerulea. *A* Griffel einer chasmogamen, *B* einer kleistogamen Blüte. (Mit derselben Vergrößerung gezeichnet.)

Fig. 32. Houstonia caerulea. *A* Anthere einer kleistogamen, *B* einer chasmogamen Blüte. (Mit derselben Vergrößerung gezeichnet.)

Ein Vergleich der Größe und Zahl der Samen führte zu folgenden Resultaten:

Chasmogame Blüte.

A. Eine Frucht mit 10 Samen.
Drei Samen wurden gemessen.

I. D. = 0,5 mm
II. D. = 0,55 mm
III. D. = 0,6 mm.

B. Eine Frucht mit 20 Samen.
Sechs Samen wurden gemessen.

I. D. = 0,6 mm
II. D. = 0,65 mm
III, D. = 0,6 mm
IV. D. = 0,5 mm
V. D. = 0,59 mm
VI. D. = 0,58 mm.

Kleistogame Blüte.

A. Eine Frucht mit 10 Samen.
Zwei Samen wurden gemessen.

I. D. = 0,9 mm
II. D. = 0,9 mm.

B. Eine Frucht mit acht Samen.
Vier Samen wurden gemessen.

I. D. = 0,6 mm
II. D. = 0,575 mm
III. D. = 0,625 mm
IV. D. = 0,6 mm.

Chasmogame Blüte.
C. Eine Frucht mit acht Samen.
Vier Samen wurden gemessen.

I. D. = 0,75 mm
II. D. = 0,71 mm
III. D. = 0,65 mm
IV. D. = 0,62 mm.

Aus obigen Angaben geht hervor, daß die Zahlen- und Größenverhältnisse sehr variieren. Auffallend ist die bedeutende Größe bei den Samen der zuerst angeführten Frucht einer kleistogamen Blüte. Daß hier die schon früher besprochenen Korrelationsverhältnisse Einfluß hatten, ist meiner Ansicht nach sicher. Ich hatte nämlich an der kleistogam blühenden Pflanze fast alle Blüten für meine Untersuchungen entfernt, so daß sich zu gleicher Zeit nur wenige Früchte ausbildeten; hier waren natürlich die Nährstoffe, die dem Samen zuströmten, reichlicher als bei den chasmogam blühenden Pflanzen, die viel mehr Blüten und Früchte hatten. Ein Vergleich der beiden später gesammelten Früchte mit acht Samen zeigt auch, daß die Samen der chasmogamen Blüte etwas größer sind als die der kleistogamen.

Die chasmogamen Blüten von Houstonia sind heterostyl, wie schon aus der doppelten Zahl für die Griffellänge hervorging. Der Fruchtansatz war ziemlich reichlich. Ich bezeichnete vier Blüten und schützte sie vor dem Eindringen von Insekten durch eine Glasglocke; eine von ihnen setzte Frucht an. Vielleicht kommt bei den kurzgriffligen Formen Autogamie vor; doch es erscheint mir zweifelhaft, da ich den Versuch wiederholte und kein Fruchtansatz eintrat. Jedenfalls müssen noch mehr Experimente gemacht werden, um die Frage der Autogamie mit Sicherheit zu beantworten.

Campanulaceen.

Specularia perfoliata. Ich habe lebendes Material dieser Pflanze während zweier Sommer zur Verfügung gehabt. Im ersten Jahre traten nur kleistogame Blüten auf. Im zweiten wurden Samen und Blüten mit Regenwasser begossen, um sie vor der etwa hemmenden Wirkung des Kalks zu schützen. Die Pflanzen wurden in Töpfe gesetzt und blühten bis Ende Juli kleistogam. Darauf wurden mehrere Exemplare aus den Töpfen herausgenommen und in ein Mistbeet mit sehr guter Erde, günstiger Beleuchtung und starker Bodenwärme gebracht. Hier entfaltete sich bald nachher die erste chasmogame Blüte; auch die übrigen Exemplare bis auf eins, bei dem es nicht genau fest-

gestellt werden konnte, blühten kleistogam. Der Einfluß der Ernährungsverhältnisse war also auch hier offenbar.

Die Stellungsverhältnisse von kleistogamen und chasmogamen Blüten zeigen, daß letztere an den offenbar besternährten Teilen der Infloreszenz stehen. Bei einigen Exemplaren war nur die Terminalblüte der Hauptachse chasmogam, bei einem anderen auch die Mittelblüten der seitenständigen Dichasien. Im ersteren Falle war auffallend, daß die hier kleistogame seitliche Mittelblüte fast immer fünf Kelchblätter, fünf Staubfäden und drei Fruchtblätter hatte, während sonst bei schlecht ernährten, rein kleistogamen Pflanzen sehr häufig Drei- oder Vierzähligkeit des Kelches, drei Antheren und nur zwei Fruchtblätter vorkommen. Es zeigt dies, daß auch die Zahlenverhältnisse in der Blüte von der Ernährung abhängig sind, wie es von Warming[1]) bei Papaver somniferum, von Goebel[2]) für einige Rosaceen, Nigella damascena und andere Arten festgestellt wurde. Erwähnt werden soll noch, daß bei den chasmogam blühenden Exemplaren die in der Achsel der beiden Vorblätter der seitlichen Mittelblüte stehenden Knospen fast immer ausgebildet werden, während bei den schlecht ernährten rein kleistogamen Exemplaren häufig die eine zu verkümmern scheint.

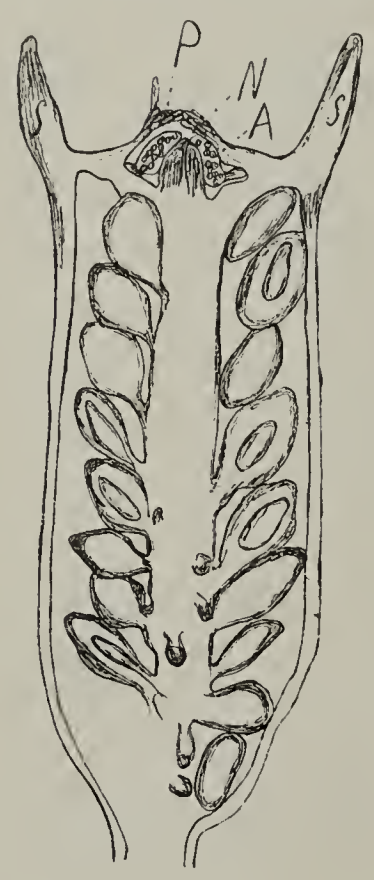

Fig. 33.
Specularia perfoliata.
Längsschnitt durch eine kleistogame Blüte.
A Antheren, *S* Kelchblätter, *P* Blumenkronblatt, *N* Narben.

Specularia perfoliata ist, wie schon angegeben, von Darwin als eine der wichtigsten Beweise für seine Theorie der Anpassungen angeführt worden. Daß dieser Beweis hinfällig und die Verzahnung der Blumenkrone wie bei Houstonia eine bei der jungen chasmogamen Blüte auch vorkommende Erscheinung ist, wurde durch Goebels Abhandlung bewiesen. Besonders auffallend bei Specularia ist der enge Raum, in dem Griffel und Antheren von der Korolle umschlossen sich befinden, der in keinem rechten Größenverhältnisse zu dem großen kräftig entwickelten Fruchtknoten steht (Fig. 33). Der Bau der Antheren, welche nur zwei Pollensäcke haben — und zwar

1) Warming, Individus nanes du Papaver somniferum. S. A. o. J. u. O.

2) Goebel, Organographie, pag. 415.

Ders., Über die Anordnungsverhältnisse der Staubblätter in einigen Blüten. Bot. Ztg. 1882, p. 357.

sind dies die hinteren — die Keimung der Pollenkörner innerhalb derselben und ihr Austritt an der normalen dünnwandigen Öffnungsstelle sind ebenfalls von Goebel beschrieben worden. Ich fand auch, daß die Antheren sich öffnen und zwar auf der inneren Seite, was ja ebenfalls auf ein Fehlschlagen der vorderen Pollensäcke hindeutet. Die Schläuche kommen an dieser Stelle heraus, wachsen aber nicht immer, wie Darwin[1]) angibt, direkt zur Narbe, sondern nach allen Seiten. Die Größenunterschiede von Staubfäden und Antheren bei kleistogamer und chasmogamer Form sind außerordentlich bedeutend. Bei letzterer sind die Staubfäden 40 mm lang, die Antheren 28 mm, die Länge des Filaments also 12 mm. Das letztere ist bei den kleistogamen Blüten kaum entwickelt, die Antheren messen 0,32 mm; diese Länge stimmt mit der Angabe von Knuth[2]) von 0,3 mm ziemlich überein. Die Pollenkörner der chasmogamen Blüte haben nach meinen Messungen 30—35 μ im Durchmesser, die der kleistogamen 25—30 μ. Knuth gibt für letztere größere Zahlen an, und es ist ja möglich, daß diese Größenverhältnisse variieren. Eine Zählung der Pollenkörner ergab in einer Anthere der kleistogamen Form 42 Körner, in einer anderen 41. Ein Vergleich mit der Anthere der chasmogamen Blüte (Fig. 34) zeigt am besten den großen Unterschied in den Zahlenverhältnissen. Der Griffel, welcher bei der kleistogamen Form nur zwei Narben besitzt, ist sehr klein, nur der obere Teil desselben ist überhaupt entwickelt, dort, wo er sich in die Narbenlappen teilt (Fig. 35). Auch hier kann man die Übereinstimmung mit dem jungen chasmogamen

Fig. 34. Specularia perfoliata. *A* Anthere der chasmogamen Blüte, *B* der kleistogamen. (Mit derselben Vergrößerung gezeichnet.)

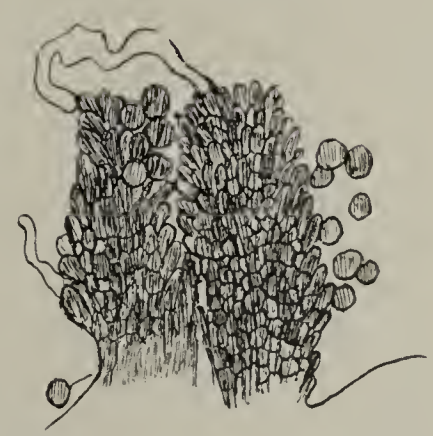

Fig. 35. Specularia perfoliata. Griffel einer kleistogamen Blüte.

1) a. a. O.

2) Knuth, Blütenbiologie, Bd. I, pag. 65.
Ähnlich verhalten sich nach Rößler die Schläuche von Juncus bufonius.

Griffel erkennen, dessen Basalteil ebenfalls zuerst in der Entwicklung zurückbleibt (Fig. 36). Die Größenverhältnisse beider Griffel sind folgende: Derjenige der kleistogamen Form ist 0,35 mm lang, der Griffel der chasmogamen Blüte allein von der Stelle, wo die Narben sich ausbreiten, bis zum Grunde gemessen = 60 mm; der erstere besitzt, wie Darwin und Knuth angeben, keine Fegehaare, doch ist er papillös, eine Erscheinung, die ja als Hemmungsbildung leicht zu erklären ist, und durch einen Vergleich mit dem jungen Griffel der chasmogamen Form, welcher auch noch keine gut entwickelten Fegehaare besitzt, noch verständlicher wird. Die Ausbildung des Fruchtknotens bei der kleistogamen Blüte könnte die Vermutung erwecken,

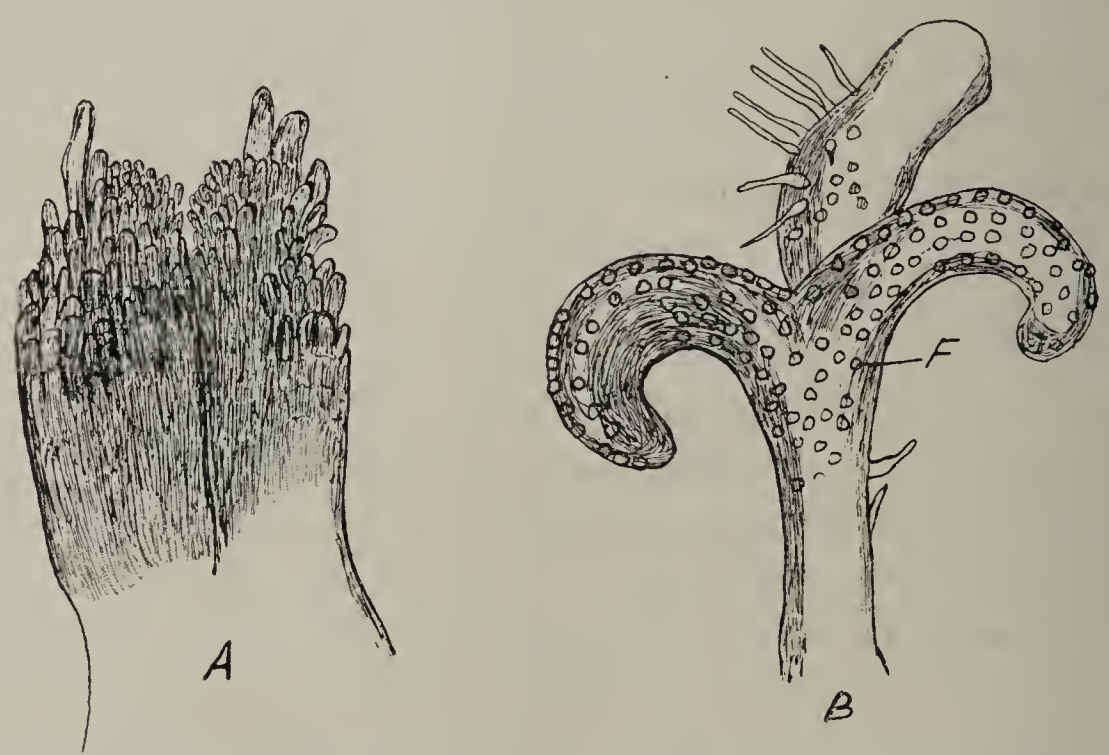

Fig. 36. Specularia perfoliata. *A* Griffel einer jungen chasmogamen Blüte. *B* Oberer Teil des Griffels einer entwickelten chasmogamen Blüte. *F* Die Ansatzstellen der abgefallenen Fegehaare. (Die Vergrößerung von Fig. 36 *B* beträgt das Vierfache von derjenigen bei Fig. 35 und 36 *A*.)

daß die sonst vorhandene Reduktion sich auf Frucht- und Samenbildung überhaupt nicht erstreckt. Eine Zählung der Samen zeigte jedoch das Gegenteil. Diese ergab bei der kleistogamen Blüte 97, 139, 142, 131 Samen in einer Frucht. In einer chasmogam produzierten zählte ich dagegen 264 Samen. Die Zahl der Pollenkörner scheint auf den ersten Blick viel zu gering zur Befruchtung aller Samen zu sein. Doch wenn man die Zahlen vergleicht, so findet man in einer Blüte nach obigen Angaben 164—168 Pollenkörner, 97—142 Samen, was also dieser Vermutung widerspricht.

Eine nähere Untersuchung des weiteren Verlaufs der Pollenschläuche ergab dann auch hier, wie bei Viola, Collomia und Halimium, daß die

Samenanlagen normal befruchtet werden. Der Pollenschlauch wurde bis zum Embryo verfolgt; er wächst an den zentralwinkelständigen Placenten entlang bis zur Mikropyle der anatropen Samenanlagen.

Zusammenfassung.

I. Alle beschriebenen kleistogamen Blüten sind Hemmungsbildungen der chasmogamen Form.

II. Bei den einzelnen Arten, oft innerhalb ein und derselben Familie und innerhalb derselben Art tritt die Hemmung auf ganz verschiedenen Entwicklungsstadien ein, so daß hier nach Goebel Entwicklungs- und Entfaltungshemmung unterschieden werden kann (Papilionaceen).

III. Die Hemmung vollzieht sich in einer bestimmten Richtung, die durch den normalen Entwicklungsgang der chasmogamen Blüte bestimmt wird.

IV. Der Kelch ist gewöhnlich am wenigsten von der Reduktion betroffen[1]). Die Zahl der Kelchblätter ist bei Specularia perfoliata reduziert[2]). Der Kelch ist am Verschluß der kleistogamen Blüte beteiligt bei folgenden Arten: Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten, wahrscheinlich bei Jonidium[3]), Halimium glomeratum, Halimium rosmarinifolium, meistens bei Helianthemum cairicum; bei Impatiens-Arten, Polygala pauciflora, Polygala polygama, Amphicarpaea monoica, Vicia amphicarpa, Ammania latifolia, Utricularia elachista, Vandellia nummularifolia. Bei Pavonia hastata verschließt der Innenkelch die Blütenorgane. Auch bei den anormalen Blüten der Malpighiaceen bildet der Kelch den Verschluß der Blüte. Die übrigen neuweltlichen, kleistogam blühenden Halimium-Arten verhalten sich wahrscheinlich wie Halimium glomeratum. Bei Tephrosia heterantha Grisebach sollen nach Hieronymus die Kronblätter kaum so lang sein wie der Kelch. Über den Verschluß ist nichts angegeben[4]).

---

1) Es muß erwähnt werden, daß alle die nun folgenden Angaben, den Kelch, die Korolle, Antheren etc. betreffend, sich nur auf die extremen Formen beziehen, welche durch vielerlei Übergänge mit der chasmogamen Blüte verbunden sind.

2) Auch die Zahl der Antheren wie der Fruchtblätter ist bei Specularia reduziert (No. VI u. XII), manchmal auch diejenige der Kronblätter.

3) Bernoulli, Zur Kenntnis dimorpher Blüten. Bot. Ztg. 1869, Bd. XXVII, pag. 17.

4) Es ist zu bemerken, daß beim Reifen der Frucht die Kelchblätter sich häufig öffnen; dies tritt bald früher, bald später ein. Es wurde deshalb nicht die Frucht, sondern die bestäubte Blüte in Betracht gezogen.

V. Die Korolle fehlt bei Cardamine chenopodifolia und Halimium glomeratum. Sie ist in sehr rudimentärem Zustande vorhanden bei Viola-Arten, Polygala-Arten, Amphicarpaea monoica. Bei den anormalen Blüten der Malpighiaceen fehlt sie ganz oder ist sehr rudimentär. Sie ist besser entwickelt, doch in der Größe reduziert und mehr oder weniger farblos bei Helianthemum cairicum, Helianthemum Lippii, Oxalis acetosella, Impatiens-Arten, Pavonia hastata, Vicia amphicarpa, Ononis columnae, Tephrosia heterantha Grisebach, Collomia grandiflora, Lamium amplexicaule, Vandellia nummularifolia, Acanthus-Arten, Houstonia minor, Specularia perfoliata.

VI. Eine Reduktion in der Zahl der fertilen Staubblätter oder der Staubblätter überhaupt findet sich bei Gramineen, Juncus bufonius, Heteranthera Potamogeton, Heteranthera Cotschyana Fenzl, Monochoria vaginalis (nach Darwin), Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten, Jonidium, Halimium glomeratum und wahrscheinlich bei den anderen neuweltlichen kleistogamen Halimium-Arten, bei Oxalis acetosella, Pavonia hastata, Polygala-Arten, Amphicarpaea monoica, Ononis columnae, Tephrosia heterantha Grisebach, Vandella nummularifolia, Specularia perfoliata.

VII. Eine Reduktion der Pollensackzahl innerhalb der Anthere findet man bei Gramineen-Arten, Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten, Halimium glomeratum, Helianthemum cairicum, Impatiens noli tangere, Amphicarpaea monoica, Ononis columnae, Collomia grandiflora, Utricularia elachista, Houstonia minor, Specularia perfoliata. In allen Fällen außer bei Viola fehlen wahrscheinlich die vorderen Pollensäcke. Diese sind in solchen Fällen auch bei der chasmogamen Blüte schwächer entwickelt. Bei Tephrosia findet sich über die Pollensackzahl keine Angabe.

VIII. Ein Endothecium ist vorhanden außer bei Amphicarpaea. Auch bei Oxalis acetosella soll es nach Rössler[1]) teilweise fehlen, ebenfalls bei Utricularia elachista nach Goebels Abbildung[2]).

IX. Die Pollenkörner keimen innerhalb der Anthere bei vielen Gramineen-Arten, Juncus bufonius, Heteranthera-Arten, Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten (Ausnahme: Viola mirabilis), Jonidium, Halimium glomeratum, Helianthemum cairicum, Impatiens noli tangere, Oxalis acetosella, Polygala polygama, Pavonia hastata, Amphicarpaea monoica, wahrscheinlich bei Ononis columnae, Tephrosia heterantha Grisebach, Vandellia nummularifolia, Utricularia elachista, Houstonia minor, Specularia perfoliata.

---

1) Rössler, Beitr. zur Kleistogamie. Flora, 87. Bd., pag. 492.

2) Goebel, Morphologische und biologische Studien 1890, II, pag. 76.

Bei einigen der erwähnten Arten, z. B. bei Halimium glomeratum und Helianthemum cairicum kommt es auch vor, daß Pollenkörner herausfallen und auf der Narbe keimen; überhaupt ist hier keine scharfe Grenze zu ziehen.

X. Der Austritt der Pollenschläuche aus den Antheren vollzieht sich auf verschiedene Weise; diese wird durch den Grad der Reduktion bestimmt, welchen die Antherenwand zeigt.

Wenn überhaupt kein Endothecium entwickelt ist, so wachsen die Schläuche durch beliebige Wandstellen (Amphicarpaea). Nach den Abbildungen von Goebel ist dies auch bei Utricularia elachista der Fall.

Ist ein Endothecium vorhanden, so kommen zwei Fälle vor.

1. Die Antheren öffnen sich; dann treiben die Pollenkörner ihre Schläuche hauptsächlich durch die Öffnung; dies ist der Fall bei allen denjenigen untersuchten Gramineen-Arten, deren Körner innerhalb der Antheren keimen, bei Juncus bufonius, Helianthemum cairicum, Impatiens noli tangere, Pavonia hastata, wahrscheinlich bei Ononis columnae, Vandellia nummularifolia, Specularia perfoliata. Bei Juncus und bei Specularia kommt daneben wahrscheinlich der Fall vor, daß die Pollenschläuche am Scheitel und durch die dünnwandige Öffnungsstelle herauskommen.

Bei Impatiens noli tangere keimen die Pollenkörner innerhalb der sich öffnenden Anthere und fallen nicht heraus; ob die Schläuche durch die Öffnung ihren Weg nehmen, ist nicht angegeben[1]).

2. Die Antheren bleiben geschlossen; dann kommen die Pollenschläuche gewöhnlich an der normalen Öffnungsstelle heraus oder am Scheitel.

Dies ist der Fall bei Oxalis acetosella, den meisten Viola-Arten, Halimium glomeratum, bei Polygala polygama, Houstonia minor, nach Goebel auch bei Specularia. Viola mirabilis bildet eine Ausnahme von den übrigen Violaceen, denn die Antheren öffnen sich, und der Pollen fällt heraus.

Bei Houstonia minor ist das Endothecium nur wenig entwickelt, und es kommt vor, daß die Pollenschläuche auch durch das Gewebe der rudimentären Pollensäcke ihren Weg nehmen und wahrscheinlich hier herauskommen, wo kein Endothecium vorhanden ist. Bei Polygala scheinen die Schläuche auch seitlich durch die Antherenwand zu wachsen an der Stelle, wo das Endothecium entwickelt ist, und dasselbe zu durchdringen.

Für Tephrosia heterantha Grisebach gibt Hieronymus an, daß die Schläuche durch die Antherenwand wachsen, diejenigen der Heteran-

1) Mohl, a. a. O., Bd. XXI, pag. 322.

thera-Arten sollen nach Solms-Laubach direkt aus der Anthere zur Narbe übertreten. Wegen Mangel an Material konnte ich diese Verhältnisse nicht näher untersuchen.

XI. Bedeutende Reduktionen des Griffels und der Narbe weisen auf: Viola-Arten, Jonidium, Oxalis acetosella, Halimium glomeratum, Aspicarpa hirtella und Aspicarpa longipes, Polygala polygama, Amphicarpaea monoica, Houstonia minor und Specularia perfoliata.

XII. Eine Reduktion der Fruchtblattzahl findet sich bei Aspicarpa longipes und Aspicarpa hirtella wie bei Specularia.

XIII. Die zuerst angelegten Teile einer Organgruppe werden gewöhnlich am wenigsten von der Reduktion betroffen, z. B. der äußere Staubblattkreis der Papilionaceen, „Amphicarpaea monoica, Ononis columnae, Tephrosia heterantha Grisebach", der episepale Staubblattkreis bei Halimium und bei Oxalis acetosella (nach Goebel). Eine Ausnahme bilden Polygala polygama und Cardamine chenopodifolia. Bei diesen Arten sind die reduzierten Teile in der chasmogamen Blüte schon am schwächsten entwickelt.

XIV. Bei dorsiventralen Blüten ist die im allgemeinen geförderte Seite auch bei der kleistogamen Form am besten ausgebildet, z. B. die Carina bei Polygala, das Vexillum bei Papilionaceen.

XV. Die anormalen Blüten der Malpighiaceen-Gattung Aspicarpa, welche von der allgemeinen Regel der Hemmungsbildungen abweichen, sind nicht als kleistogam zu bezeichnen, da ihre Samen sich ohne Befruchtung entwickeln.

XVI. Sonst tritt bei allen daraufhin untersuchten Arten in der kleistogamen Blüte normale Befruchtung durch den Pollenschlauch ein (Viola, Halimium, Collomia, Specularia).

XVII. Die chasmogamen und kleistogamen Blüten sind an der Pflanze meistens so verteilt, daß erstere an denjenigen Teilen der Inflorescenz stehen, von denen anzunehmen ist, daß sie am besten ernährt sind (Gramineen, Halimium, Amphicarpaea, Vicia, Collomia, Specularia).

XVIII. Die physiologischen Beobachtungen zeigten klar den Einfluß äußerer Bedingungen auf das Auftreten chasmogamer und kleistogamer Blüten (Pavonia, Collomia, Specularia).

XIX. Bei Ammania latifolia und Salvia kleistogama konnten keine chasmogamen Blüten erzielt werden.

Vielleicht ist die Kleistogamie bei diesen Arten erblich fixiert, doch muß diese Frage, besonders für Ammania latifolia, von der mir nur ein Exemplar zur Verfügung stand, durch weitere Experimente entschieden werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 98

Autor(en)/Author(s): Ritzerow Helene

Artikel/Article: Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten 163-212