

Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen.

Von Dr. Hugo Fischer, Bonn.

Die Gedanken, welche in den Jahren 1880 und 1882 Julius Sachs über „Stoff und Form der Pflanzenorgane“ veröffentlichte, sind, wie es scheint, auf dem Wege der Vergessenheit anheimzufallen — was sehr zu bedauern wäre! Zwei Ursachen haben wohl vornehmlich dahin gewirkt; einerseits der Umstand, daß jene Gedanken immerhin hypothetischer Art und wir auch heute noch kaum in der Lage sind, ihnen durch Versuche eine exakte Grundlage zu geben und auf dem angedeuteten Wege weiter vorzudringen, andererseits die Tatsache, daß Sachs selbst manches, was recht unwahrscheinlich und zum Teil bereits direkt widerlegt ist (vgl. später), mit seiner Theorie in Verbindung gebracht hat.

Der Grundgedanke ist jedenfalls richtig: wenn wir jemals eine wissenschaftliche Erklärung für die organische Gestaltenbildung zu finden imstande sein werden, so kann es nur geschehen durch den Vergleich mit der anorganischen Gestaltung; aus dem einfachen Grunde, weil wir nirgend anderswo finden, daß Gestalten so sichtlich von selbst entstehen, wie die der Kristalle oder gewisser anderer Formen unbelebter Stoffe auf der einen, die der Zellen, der Organe, der Organismen auf der anderen Seite. Daß in beiden Fällen eine auf ähnlichen Grundlagen beruhende Gesetzmäßigkeit herrsche, ist wenigstens von vornherein nicht unwahrscheinlich. — Vielleicht ist der Hinweis von Interesse, daß für eine bestimmte Pflanzengruppe schon im Jahre 1861 Uloth (1, pag. 569) ausgesprochen hat: „überhaupt zeigen die meisten Flechten auf verschiedenen Substraten eine habituelle Verschiedenheit, die ohne Zweifel ihren Grund in den in verschiedenen Verhältnissen und Bedingungen gebotenen Nahrungsstoffen hat“.

Es ist nicht meine Absicht, die Theorie der Gestaltbildung hier weiter auszuführen, ich komme zu dem, was Sachs insbesondere als „blütenbildende Stoffe“ bezeichnete. Mich dazu zu äußern bestimmt mich vor allem ein Aufsatz, welchen O. Loew vor kurzem in diesen Blättern (dieser Band, pag. 124) veröffentlicht hat, und in welchem der Genannte Ansichten ausspricht, die sich fast genau mit

demjenigen decken, was ich selbst mir im Lauf von Jahren über diese Frage zusammengereimt habe. Leider bin ich nicht in der Lage, meinen Anschauungen eine genügende experimentelle Stütze zu geben; die Verhältnisse, unter welchen ich arbeite, waren dem nicht günstig, viel Zeit habe ich mit Versuchen verloren, die wegen unzureichender Mittel in den Anfängen stecken blieben — der wünschenswerte Beweis kann hier nur durch sehr umfassende Versuchsreihen erbracht werden. Immerhin kann ich einiges anführen, was für meine Ansichten zu sprechen scheint.

Unter blütenbildenden Stoffen kann man dreierlei verschiedene Dinge verstehen, die ich hier kurz als Form-, Bau- und Reizstoffe bezeichnen möchte.

Formstoffe wären die blütenbildenden (bezw. organbildenden) Stoffe im Sachs'schen Sinne, die durch ihre Gegenwart die Entstehung der Gestalten bedingen. Wenn ich das Vorhandensein solcher (auch für alle Gestaltung im vegetativen Teil) als wahrscheinlich erachte, so geschieht es ganz besonders in Rücksicht auf die Vererbung, die eine Erklärung durch etwas Substantielles geradezu fordert.¹⁾ Die Tatsache, daß Organismen um so ähnlicher oder unähnlicher in ihrem Chemismus sind, je näher oder entfernter sie sich im System stehen, ist durch so viele Einzelbeobachtungen bestätigt, daß sie nicht geleugnet werden kann. Dem entsprechen durchaus die bekannten Beziehungen zwischen chemischer Beschaffenheit und Kristallform bei unbelebten Substanzen.

Was Baustoffe sind, brauche ich nicht zu erläutern; nur könnte man vielleicht streiten über den Umfang, in welchem hier das Wort zu gebrauchen wäre; davon später, den Streit würde ich übrigens für belanglos halten.

Als Reizstoffe würden solche Substanzen zu bezeichnen sein, welche durch ihr Vorhandensein bzw. Überwiegen in der Pflanze jenen Zustand, jene „Stimmung“ erzeugen, in welcher dieselbe von der vegetativen Entwicklung zur Blütenbildung übergeht. Das Verschwinden oder Zurücktretreten dieser Reizstoffe müßte umgekehrt die Blütenbildung wieder unterdrücken.

1) Alle bisher aufgestellten spezieller ausgeführten Vererbungstheorien haben, so viel sich auch zugunsten einer jeden sagen läßt, doch leider den Fehler, nicht überzeugend zu sein. Noch ist zu vieles der subjektiven Phantasie überlassen, weil wir über den näheren Zusammenhang noch zu wenig wissen. Aber eines wissen wir: es ist ein „blindes“ Naturgesetz, das in der Vererbung sich äußert, wie in der Kristallbildung.

Die Anschauung von Loew (a. a. O. pag. 125) kommt nun darauf hinaus, „daß es eine gewisse Konzentration von Zucker in den Pflanzen ist, welche durch eine Art von Reizwirkung auf die embryonale Substanz ... die Blütenbildung bewirkt.“

Vergleicht man diesen Satz mit den Ausführungen von Sachs in Rücksicht auf unsere Form-, Bau- und Reizstoffe, so leuchtet alsbald der Unterschied der beiden Auffassungen ein: nach Sachs sind die Reizstoffe mit den Formstoffen identisch, nach Loew gehören erstere zu den Baustoffen. Da (vgl. o.) die Formstoffe doch wohl als in der Vererbung gegeben anzusehen sind,¹⁾ so hat die Ansicht von Loew (bzw. auch die meinige) von vornherein die größere Wahrscheinlichkeit. Wir brauchen uns noch nicht der Teleologie in die Arme zu werfen, wenn wir anerkennen, daß die Pflanze im allgemeinen dann zur Blütenbildung schreitet, wenn sie die nötigen Baustoffe im Überschufs besitzt. In der Pflanze stehen zwei Prinzipien miteinander im Kampf: die Erhaltung des Einzelwesens und die Fortpflanzung der Art; je nach den Lebensbedingungen kann ein Prinzip das andere unterdrücken. Blüte und Frucht sind für das Pflanzenindividuum nichts als unbequeme Schmarotzer, die jenem nur schaden und nichts nützen; darum kann man das Blühen mit Recht als eine Krankheit bezeichnen, an der ja viele Pflanzen, die „hapaxanthischen“, regelmäsig zugrunde gehen, andere (ich erinnere an die „getriebenen“ Exemplare der Blumenhändler) so schwer geschädigt werden, daß sie nur unter bester Pflege sich wieder erholen können.

Es ist ein „Kampf der Teile im Organismus“, den die vegetative Pflanze mit ihrer eigenen Blüte führt, ein Kampf, der sich besonders deutlich da zeigt, wo unterirdische Speicherorgane in Wettbewerb mit der Blütenbildung treten. Ein prachtvolles Beispiel erzählt Vöchting (2, pag. 24 d. S.-A.) von dem auf *Helianthus tuberosus* gepropften *Hel. annuus*: die Pflanze kränkelte und kümmerete, als sich an der Unterlage Knollen gebildet hatten; sie brachte Blüte und Frucht, nachdem die Knollen abgeschnitten waren. Das späte Blühen und (in unserem Klima) wohl regelmäsiges Ausbleiben der Samenbildung bei *Helianthus tuberosus* ist wohl sicher eine Folge der kräftigen Konkurrenz seitens der Knollen. Die bekannte Tatsache, daß *Lilium*

1) Von den beiden Möglichkeiten: ob dieselben bereits in der Eizelle vorhanden sind oder sich erst nach der Keimung, vielleicht sogar erst kurz vor Anlegung der Blüten entwickeln, dürfte letztere die wahrscheinlichere sein.

candidum und andere Pflanzen gewöhnlich keinen Samen reifen, ausser wenn man den Stengel von der Zwiebel trennt,¹⁾ bietet ebenfalls Beispiele für jenen „Kampf“, ferner das Auftreten von Brutzwiebeln in Blütenständen von Allium-Arten, bis zum vollständigen Verdrängen der Blütenbildung usw.

In obigem habe ich, unter Anerkennung der Ansicht Loews, stillschweigend „Zucker“ und „Baustoffe“ identifiziert; darin wird der aufmerksame Leser eine Unklarheit gefunden haben — ich komme jetzt dazu, diese Unklarheit zu beseitigen.

An Baustoffen werden selbstverständlich sowohl Kohlenhydrate (Fette etc.), als auch stickstoffhaltige Substanzen verbraucht; mit welchem Recht kann man nun den ersteren eine wichtigere Rolle zuschreiben als den letzteren?

Die Antwort auf diese Frage sucht Loew an der Hand einiger Zuckerbestimmungen zu geben, ohne nach einer weiteren Erklärung des Zusammenhanges zu fragen. Die eigentliche Ursache des Verhaltens dürfte aber in folgendem liegen:

Wenn man eine Blüte in voller Entfaltung analysieren wollte, so würde man wohl allen Stickstoff, der bei der Blütenbildung verbraucht ist, in der Analyse wiederfinden (wenigstens ist uns von einer Stickstoffausscheidung, wie im Harn der höheren Tiere, aus dem Pflanzenreiche nichts bekannt); was man aber nicht restlos würde nachweisen können, das ist der verbrauchte Kohlenstoff, von welchem die Atmung eine beträchtliche Menge in Anspruch genommen hat. Dafs aber die Blütenentwicklung stets von einer sehr regen Atmung begleitet wird, das ist etwas längst allgemein Bekanntes, gibt es doch Anlaß zu einem der beliebtesten Vorlesungsversuche. Meine Meinung geht also dahin, dafs ein Überfluß an Atemmaterial, und deshalb ein Überwiegen der Kohlenhydrate über die stickstoffhaltigen Körper dasjenige Moment ist, welches als „Reiz“ die Blütenbildung anregt, und zwar darum, weil eben die Blütenbildung grofse Mengen von Atemmaterial verbraucht. — Die Frage, ob wir das Atemmaterial mit zu den „Baustoffen“ zählen dürfen oder nicht, ist mir zu wenig wichtig, um darauf einzugehen.

Der hier betonte Punkt, der entschiedene Mehrverbrauch (für Energiegewinnung) an Kohlenstoff gegenüber dem Stickstoff, bezogen auf den relativen Gehalt an beiden, wie die Analyse des Pflanzen-

1) Reife Samen erhielt ich auch an abgeschnittenen Stengeln der *Dentaria bulbifera*, jedoch nur, wenn sämtliche Bulbillen entfernt worden waren.

körpers ihn nachweist, verdient in mancherlei Hinsicht, namentlich in der Physiologie der Schimmelpilze, Hefen und Bakterien, entschieden mehr Beachtung, als ihm meist zuteil geworden ist. Die Säureproduktion (namentlich durch Bakterien) in zuckerhaltigen Nährböden ist gewiß eine wesentliche, aber nicht die einzige Ursache dafür, daß die Eiweißzersetzung mit oder ohne Zucker ganz verschieden verläuft; das wichtigste ist wohl das, daß ein Organismus notwendig ganz verschieden auf die Eiweißkörper (i. w. S.) des Substrates einwirken muß, je nachdem er ausreichendes Atem- (oder Gär-) Material, d. h. Kohlenhydrat vorfindet, oder aber für dessen Gewinnung auf die Eiweißspaltung angewiesen ist.

Unsere Annahme, daß das Vorherrschen der Kohlenhydrate (einschl. Fette u. dgl.) vor den stickstoffhaltigen Substanzen (Nukleinen, Albuminen etc.), oder mit anderen Worten: daß das Überwiegen der Licht- und Lufternährung (Assimilation von C) über die Wasser- und Bodenernährung (Gewinnung von N, P, S usw.) den Reiz darstelle, der die Blütenbildung veranlaßt, würde eine ganz ungezwungene Deutung der tausendfach gemachten Beobachtung ergeben, wonach helles Licht, Trockenheit, mangelhafte Ausbildung (event. Beschneiden) der Wurzeln, Beschränkung der Nahrungsaufnahme aus dem Boden das Blühen befördert, wohingegen Beschattung, Feuchtigkeit, reichlicher Raum für die Wurzel ausbreitung und ein nährstoffreicher Boden die Blütenbildung nicht zustande kommen läßt oder wenigstens sehr einschränkt. Eine Anzahl von Beispielen dafür findet man in dem bekannten Buche von Möbius (1).

Für die Kartoffelpflanze gilt nach Wollny (1) die Regel, daß Trockenheit und stärkere Bestrahlung der Blütenbildung förderlich, der Knollenbildung hinderlich sind, und umgekehrt¹⁾; darum bildet die Pflanze in ihrer sonnigen, trockenen Heimat viel weniger und kleinere Knollen aus, blüht aber weit reicher und regelmäßiger als im mitteleuropäischen Klima, woselbst nur nach längeren Trockenperioden ein reicher Blütenansatz zu bemerken ist.

1) Wollny suchte sich die Erscheinung folgendermaßen zu erklären: Die Blütenbildung aus einem Vegetationspunkt verlangt reichliche Zellteilung bei Unterbleiben einer sofortigen und ausgiebigen Streckung dieser Zellen. Es muß daher die Blütenbildung durch solche Einwirkungen gefördert werden, welche die Neigung zum Längenwachstum herabdrücken. Letzteres ist der Fall, wenn der Druck in den Stengeln infolge unzureichenden Wasservorrats im Boden vermindert, oder die Belichtung eine kräftige und intensive ist, wenn also die Bedingungen gegeben sind, welche mit den geschilderten, für die Blütenentwicklung als vorteilhaft angenommenen Witterungs- resp. klimatischen Verhältnissen verknüpft sind.

Von einer auffallenden Umkehrung der Regel berichtet Malkoff (1) bezüglich *Sesamum orientale*: „Die eine Parzelle wurde zweimal bewässert, die andere blieb ohne Bewässerung. Seit dieser Zeit hat es bis vor wenigen Tagen nicht mehr geregnet. . . . Das *Sesamum* stand bei beiden Versuchen ganz gut, nur mit dem Unterschiede, daß das bewässerte schneller wuchs und etwa 10 Tage früher blühte als das andere“ — also das direkte Gegenteil von dem, was seinerzeit Möbius (a. a. O. pag. 127 ff., besond. pag. 129) experimentell festgestellt hat.

Den Gedanken, daß es Mangel an Baustoffen sei, der das Blühen verhindere, weist Sachs zurück unter Berufung auf die Tatsache, daß seine Versuchspflanzen beblätterte Sprosse entwickelten, die weit mehr Baumaterial verbrauchten, als einige Blüten erfordert hätten. Doch ist um diese Klippe wohl herumzukommen: die Annahme ist nicht allzu gewagt, daß sich bei einer Anzahl von Pflanzen¹⁾ im Lauf langer Zeiten die nützliche Gewohnheit herausgebildet habe, bei Lichtmangel vegetative Sprosse zu treiben, nützlich darum, weil solche dem mütterlichen Organismus alsbald wieder durch Assimilation Nahrung zuzuführen imstande sind, so daß also der geleistete Aufwand mit reichlichen Zinsen wieder eingebracht wird, sofern nicht die Verdunkelung einen zu hohen Grad erreicht. Wenn es überdies nach obigem gerade die Blütenbildung ist, die durch ein Überwiegen der Assimilate (im engeren Sinne) veranlaßt wird, so kann die Pflanze bei Verminderung der Belichtung gar keine Blüte mehr erzeugen, sie muß vielmehr, wenn sie überhaupt noch zu etwas fähig ist, vegetative Sprosse hervorbringen.

Die gewiß höchst interessanten Versuche an Blattstecklingen von *Begonia* und *Achimenes*, von denen Sachs (1, pag. 1170 d. Ges. Abh.) und Goebel (1, pag. 439) berichten, sind doch wohl nicht ausschließlich beweisend dafür, daß blütenbildende Stoffe in Sachs' Sinne, „Formstoffe“ unserer obigen Einteilung, und nicht das Überwiegen der Kohlenhydrate, wie Loew und ich meinen, die zeitlichen Unterschiede in dem Eintreten des blühreifen Zustandes verursacht hätten. Es wäre sehr zu wünschen, daß ähnliche Versuche in nicht zu geringer Zahl wiederholt würden, dann aber unter genauester Kontrolle des jeweiligen Lichtgenusses und sonstiger Assimilationsbedingungen in beiden Versuchsreihen, die zu vergleichen wären mit allen denjenigen Umständen, die durch Begünstigung vegetativer Ent-

1) Nicht bei allen, denn nicht alle reagieren auf Lichtmangel in gleicher Weise.

wicklung das Blühen verzögern könnten; auch die chemische Untersuchung der Blätter, die zu den Stecklingen verwendet werden, dürfte nicht zu vernachlässigen sein. Im Gegensatz zu Goebel (a. a. O. pag. 40, oben) möchte ich annehmen, daß die Blätter blühreifer Pflanzen reicher, nicht ärmer an Baustoffen sind,¹⁾ zumal wenn unter solchen in erster Linie die Kohlenhydrate verstanden werden. Armut an Baumaterial kann ganz gewiß dann nicht den Blütenansatz herbeiführen, wenn es der Pflanze an Kohlenhydraten mangelt und auch die Möglichkeit, sich solche durch Assimilation zu erwerben, beschränkt oder ausgeschlossen ist.

Ein interessanter Satz findet sich in Goebels Organographie pag. 221: „Die Organbildung der chlorophylllosen dikotylen Schmarotzerpflanzen, z. B. Orobanchen, Lathraea, Balanophoreen, vollzieht sich bei Lichtabschluß, auch die Blütenbildung. Es kann indes wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die ‚blütenbildenden‘ Stoffe des Parasiten hier durch die Nährpflanze gebildet werden.“ Ist es auch nur denkbar, daß die „Formstoffe“ für die Blüte und ihre Teile von der Wirtspflanze des Parasiten geliefert werden? Schwerlich! Daß dieser seine Baustoffe von jener bezieht, ist ja gewiß, ob es aber besondere Reizstoffe gibt (in dem engeren Sinne, als Stoffe, die durch ihre Gegenwart den Anstoß zur Blütenbildung geben), die nicht mit einem Teile der Baustoffe identisch wären, das scheint mir recht fraglich; es wäre das jedenfalls eine unbewiesene und auch ganz überflüssige Hypothese. Die Auffassung, daß der Parasit nur dann Blüten erzeugen könne, wenn die Wirtspflanze ihm ein genügendes Plus an Kohlenhydraten zur Verfügung stellt, ist hier wohl die einfachste und wahrscheinlichste.

Ein sehr bemerkenswerter Punkt zu unserer Frage ist die von Vöchting (1) beobachtete Tatsache, daß an zygomorphen Blüten (von *Mimulus* und *Tropaeolum*) nach Aufstellung in geschwächtem Licht (also bei Mangel an Assimilaten) zuerst die Oberlippe bzw. die oberen Petala verkümmern; mit Recht fragt Vöchting (1, pag. 54 d. S.-A.): „Und wenn an der *Mimulus*-Blüte die Oberlippe schwindet, beruht dies nur darauf, daß lediglich die spezifische Substanz der Oberlippe fehlt?“ Die Erklärung, die Vöchting zu geben sucht, würde vielleicht ganz das Richtige getroffen haben, wenn sie weniger teleologisch gehalten wäre; er schreibt (pag. 40): „... daß die Ober-

1) In ganz ähnlichem Sinne spricht sich Klebs (2, pag. 553) bezüglich der gleichen Objekte aus.

lippe sich als der schwächere, hinfälligere, die Unterlippe als der widerstandsfähigere Teil erweist“, weiter: „... daß in der großen Reihe der zygomorphen Blüten die Unterlippe in der Regel das reicher ausgestattete und größere Gebilde ist, dem gegenüber die Oberlippe mehr oder minder zurücktritt“ und: „Die nähere Betrachtung der mancherlei zygomorphen Blüten lehrt, daß die untere Lippe in ökonomischer Beziehung ungleich wichtiger ist als die obere. Jene zieht durch Gestalt und Farbe die Insekten an und dient ihnen vor allem als Stützorgan....“ Die Ursache der Erscheinung dürfte wohl wiederum in dem „Kampf der Teile im Organismus“ liegen: wenn die Baustoffe knapp werden, muß ein Wettkampf aller im Werden begriffenen Organe entbrennen, und dasjenige wird den Sieg davontragen, das mit der stärksten „Avidität“ die noch verfügbare Substanzmenge an sich zu reißen vermag. Zu der Annahme, daß dies in unserem Fall die Unterlippe sein wird, ist von den citierten Sätzen Vöchtings nur noch ein kleiner Schritt. Hier sei an die Beobachtung von Goebel (3) erinnert, wonach auch „in den kleistogamen Blüten das unterste Blumenblatt größer und breiter zu sein pflegt als die übrigen, obwohl es gar keine Funktion mehr hat.“

Wohl gekannt, aber doch nicht genügend berücksichtigt hat Sachs folgende Tatsache: Wenn eine Pflanze, die bereits einige sichtbare Blütenanlagen besitzt, nach Verdunkelung diese nicht mehr zur Entfaltung bringt, dieselben vielmehr verkümmern und abfallen, so kann Mangel an Formstoffen unmöglich die Ursache sein, denn die Organe sind in ihrer Form ja bereits fertig angelegt, die Formstoffe also bereits an Ort und Stelle tätig. Es kann also nur Mangel an Baustoffen das Zurückbleiben der Blütenanlagen bewirken. Was aber von Pflanzen mit bereits angelegten Blütenknospen gilt, darf man wohl mit nicht allzu gewagtem Rückschluss auch auf solche übertragen, die sich zurzeit noch gar nicht zum Blühen angeschickt haben.

Auch die von Goebel (2, pag. 430) citierte Beobachtung, wonach in allmählich sich entwickelnden Blütenständen (von Boragineen u. a.) die jüngeren Knospen häufig verkümmern, weil die indessen reifenden Früchte der älteren Blüten die Baustoffe für sich fortnehmen, ist ein Beispiel dafür, daß es bei der Blütenbildung eben ganz wesentlich auf Baustoffe ankommt. Denn in Sachs' Sinne müßten frucht- oder samenbildende und blütenbildende Stoffe ja notwendig verschiedener Art sein, der Verbrauch der ersteren könnte die Blütenbildung gar nicht beeinflussen.

Vielleicht verdient an dieser Stelle auch die Tatsache Erwähnung, daß Zweige des Kirschbaumes, die von *Exoascus* befallen sind, reichlich und viel früher als die gesunden Zweige Blätter, aber keine Blüten entfalten, zur Zeit, wo die gesunden in voller Blüte stehen, ihre Blätter aber noch weit zurück sind.¹⁾ Daß der Pilz insbesondere die „blütenbildenden“, nicht aber die „blattbildenden“ Stoffe verbrauche, ist kaum anzunehmen; daß er ein rasches Verschwinden der Kohlenhydrate bewirke, weil auch die Pilze, und zwar sehr ausgiebig atmen, und daß dadurch die in den Zweigen verfügbare Menge an Baustoffen zugunsten der Blatt-, zuungunsten der Blütenbildung verschoben werde, ist zum mindesten weit weniger unwahrscheinlich.

Sachs' Meinung, daß die blütenbildenden Stoffe in den Blättern erzeugt werden, wird man selbstredend dann am wenigsten bestreiten, wenn man, wie ich, eben die Kohlenhydrate als blütenbildene Stoffe ansieht. Die Hypothese aber, daß für alle einzelnen Organe der Blüte die Formstoffe in den Blättern fertig gebildet und in den Leitungsbahnen an den richtigen Ort befördert würden, ist doch wohl etwas gewagt und zudem überflüssig. Auf starken Widerspruch ist Sachs' Hypothese gestossen, wonach Mißbildungen, die im Ersatz eines Organes durch ein anderes bestehen (Petala an Stelle von Antheren, Laubblätter an Stelle von Sexualorganen etc.) dadurch zu erklären sein sollten, daß die spezifischen Bildungsstoffe sich auf ihrem weiten Wege verirrt hätten und an die unrichtige Stelle gelangt wären; und weiter, daß abnorme Vermehrung bestimmter Organe auf einen Überschufs an jener besonderen Substanz zurückzuführen wären. Der hiergegen erhobene Widerspruch scheint mir durchaus berechtigt. Was würde wohl ein Zoologe sagen, wenn man ihm zumutete, einen zweiköpfigen Embryo als durch Überreichtum des mütterlichen Organismus an „kopfbildender Substanz“ verursacht anzusehen? — Schon die Annahme einer Entstehung in den Blättern hat ihre Bedenken. Unter solcher Voraussetzung müßte es recht wunderbar erscheinen, daß jene Abirrungen vom Wege nicht noch viel häufiger vorkommen; auch wäre es schwer einzusehen, warum nicht jedes normale Blatt durch geeignete Unterbrechung seiner Leitungsbahnen sollte veranlaßt werden können, einige Blüten zu treiben? Denn daß die Blätter die Baustoffe für die Blüten liefern, ist ja doch über allen Zweifel erhaben. Für die Formstoffe haben wir aber keinen Anlaß anzu-

1) Vgl. die schönen Abbildungen bei Tubeuf, pag. 181 und 182.

nehmen, daß sie zu irgend welcher Zeit sich anderswo befänden als in den Vegetationspunkten bzw. überhaupt im Meristem.¹⁾

Meine Auffassung möchte ich an einem Beispiel erläutern, das an sich nichts neues bringt, da wohl jeder Fachgenosse schon ähnliche Beobachtungen gemacht hat:

In den Gärten von Heidelberg sieht man eine Anzahl z. T. recht stattlicher Exemplare von *Paulownia imperialis*. Der Baum entwickelt bekanntlich seine Blütenknospen, frei am Ende der Zweige, bereits im Herbst, die Blüten öffnen sich im Mai des folgenden Jahres. Infolge der überaus strengen Kälte, die zu anfang des Jahres 1895 geherrscht hatte, waren an sämtlichen Bäumen die Blütenknospen erfroren, man sah im Mai auch nicht eine Blüte; die Laubblätter kamen normal zur Entwicklung. Im Jahre darauf, 1896, blühten die Bäume in verschwenderischer Pracht. Wieder ein Jahr später, 1897, nach einem ganz milden Winter (ein Erfrieren war ausgeschlossen) waren die meisten ganz blütenleer, andere hatten einige wenige Blüten hervorgebracht. Der Mai 1898 brachte eine durchschnittliche Blütenzahl.

Wollte man diese Erscheinungen nach Sachs' Theorie erklären, so müßte man doch gewiß zunächst annehmen, daß mit den im Herbst 1894 angelegten Blütenknospen auch die blütenbildenden Stoffe durch den Frost vernichtet worden seien; denn daß dieselben aus den erfrorenen Triebspitzen in den Stamm zurückgewandert seien, ist doch gar zu unwahrscheinlich. Die gewaltigen Unterschiede in der Blütenzahl der Jahre 1896 und 1897 wären dann nur verständlich durch die Annahme, daß im je vorhergehenden Sommer einmal abnorm viele, darauf abnorm wenige blütenbildende Stoffe erzeugt worden wären; zu einer solchen Annahme liegt indessen gar kein Grund vor, da die Witterungsverhältnisse der beiden Sommer durchaus nicht wesentlich verschieden waren.

Da ist doch wohl folgende Erklärung wahrscheinlicher: Im Jahre 1895 konnten die Bäume die ganze Summe an Baustoffen, insbesondere an Kohlenhydraten, sparen, welche die Entfaltung der Blüten und die Reifung der Früchte in Anspruch genommen haben würde. Durch diese Ersparnis und den neuen Gewinn an Assimilaten besaßen sie im Herbst 1895 einen beträchtlichen Überschufs, der die Anlegung einer abnorm großen Zahl von Blüten veranlafste. Diese Blüten gingen im Mai 1896 auf, reiften eine entsprechende Menge von

1) Formstoffe für die verschiedenen Zell- und Zellwandformen würden wir z. B. auch im Kambium anzunehmen haben.

Früchten, dabei wurde aber der Vorrat an Assimilaten derart erschöpft, daß zu Ende der Vegetationsperiode die Schwelle der Blütenbildung teils überhaupt nicht erreicht, teils nur wenig überschritten wurde. Erst im Sommer 1897 konnten die Bäume durch weitere Assimilationstätigkeit sich wieder so weit erholen, daß sie nun, für das Jahr 1898, eine normale Blütenzahl anlegen konnten. — Ich möchte meinen, gegen diese letzten Sätze könnte man nur den Einwand erheben, daß sie eigentlich zu selbstverständlich seien, um gedruckt zu werden.

Aus Möbius (a. a. O. pag. 125) citiere ich einige Beispiele, welche dieser als „günstige Folgen des Nährstoffmangels“ hinstellt: „Gipfel der Esche (*Fraxinus excelsior*), die von Hornissen stark beschädigt, d. h. ihrer Rinde in Form eines Ringes beraubt sind, blühen und tragen besonders gerne Samen. An einer jungen Ulme (*Ulmus campestris*) war ein Ast mit einem Draht umwickelt und dieser hatte den dicker gewordenen Ast eingeschnürt: dadurch blühte diese Ulme vor der Zeit und zwar lediglich an dem eingeschnürten Ast. Das Umschnüren mit Draht ist demgemäß auch ein in der Obstbaumzucht angewandtes Mittel, um den Blütenansatz zu erhöhen.“ — Sollten sich solche Fälle nicht besser als durch „Nährstoffmangel“ damit erklären lassen, daß infolge der eingetretenen Stauung die geringelten oder umschnürten Zweige ihre Assimilate nicht oder doch nur in beschränktem Maße in Stamm und Wurzel abführen können, daß sie dieselben folglich für sich behalten müssen und darum reichlicher blühen als ohne jenen Eingriff? Nährstoffmangel schlechthin ist es schwerlich, wahrscheinlicher das Überwiegen der Assimilate über die Bodenernährung.

Gegen meine Auffassung könnte man nun aber eines einwenden: Wie Brown und Escombe (1) gezeigt haben, hat gesteigerter Kohlensäuregehalt der umgebenden Luft zwar eine bedeutende Steigerung der Assimilation und Anhäufung von Assimilaten, aber auch eine ausgesprochene Verminderung der Neigung, Blüten anzusetzen, zur Folge. Indessen scheinen mir doch die dort beschriebenen Versuche noch etwas einseitig, nicht im tadelnden Sinne des Wortes, aber doch in der Art, daß ich sie noch recht oftmaliger Wiederholung unter möglichst wechselnden Bedingungen für bedürftig erachte. Der abnorm hohe Kohlensäuregehalt, mit welchem die Genannten arbeiteten, dürfte pathologische Objekte erzeugt haben, aus welchen sich Schlüsse gegen meine Theorie nicht ohne weiteres ableiten lassen. Daß die Verwertung der Assimilate unter den angedeuteten Ver-

hältnissen nicht mehr in normaler Weise vonstatten geht, zeigt z. B. die Beobachtung von Farmer und Chandler (1), wonach die Ausbildung des Xylems an den Versuchspflanzen merklich schwächer war als sonst, trotz des erhöhten Gehaltes an Kohlenhydraten.

Hier möchte ich etwas aus meinen eigenen Versuchen anführen: Von je zwei gleich entwickelten Topfexemplaren von *Iberis umbellata* und von *Erodium cicutarium*, die soeben ihre ersten Blüten geöffnet hatten, wurde eines dicht hinter einem hellen, nach Südwest gerichteten Fenster aufgestellt, unter einer Glasglocke, deren Innenraum durch reichliche Mengen von Ätzkalilösung kohlenstofffrei erhalten wurde; das zweite Exemplar wurde in die Dunkelkammer gestellt. Der Vergleich zeigte, daß die entsprechenden Versuchspflanzen hinsichtlich des Zurückgehens der Blütenbildung (Verkümmerung der vorhandenen Anlagen) sich vollkommen gleich verhielten, woraus zu entnehmen ist, daß die Wirkung des Lichtes auf den Blütenansatz kaum anderer Art sein kann, als auf dem Wege über die Kohlenstoffassimilation. Eine Pflanze von *Iberis umbellata* hingegen, die ich unter einer Glasglocke im hellen Licht reichlich mit Kohlensäure versah (in unbestimmten Mengen durch Einwerfen von Marmorstückchen in ein Säure enthaltendes Gefäß, das mit unter dem gleichen Rezipienten stand), stellte die Blütenbildung keineswegs ein, vielmehr entwickelte sie besonders große und lebhaft gefärbte Blüten, das Übermaß an Kohlensäure wirkte sichtlich günstig.

Auch ein paar Versuche, die ich mittels der bekannten doppelwandigen Glasglocken anstellte, bestätigten meine Anschauung, daß die reichlichere Blütenbildung mit der ausgiebigeren Assimilation Hand in Hand gehe. Von zwei Exemplaren z. B. der *Iberis umbellata*, bald nach Öffnung der ersten Blüten hinter Kaliumbichromat bzw. Kupferoxydammoniak gebracht, blühte die Pflanze im gelben Licht entschieden reicher als die im blauen, ein Zurückgehen der Blütenbildung war bei beiden zu beobachten, da sie ja beide nicht mehr das volle Licht wie vorher bekamen.

Die Annahme von Sachs (2), daß die ultravioletten Strahlen besonders die Blütenbildung bedingen, bzw. zur Erzeugung der blütenbildenden Stoffe unentbehrlich sein sollten, beruhte auf einem Versuchsfehler, wie im Jahre 1900 Klebs nachgewiesen hat. Die von Sachs benutzte Lösung von Chininsulfat trübt sich im Lichte sehr bald und ruft infolgedessen eine allgemeine Abschwächung des Lichtes hervor, die naturgemäß die Blütenbildung beeinträchtigt. Klebs erneuerte seine Chininlösung sehr häufig und fand, daß sie

dann nicht anders auf Blütenansatz und Blütenentwicklung wirkte wie klares Wasser. Letzteren Punkt erwähne ich besonders darum, weil Loew in seiner jüngsten Veröffentlichung denselben übersehen zu haben scheint.

Ohne besonders prioritätshungrig zu sein, möchte ich darauf hinweisen, daß ich schon in meiner ungedruckt gebliebenen Antrittsvorlesung (Dezember 1898) sowie ein Jahr später in einem Vortrag vor der „Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde“ (gedruckt im Jahrgang 1899 der Sitzungsberichte) mich dahin ausgesprochen habe, „daß die ausgiebigere Kohlenstoffassimilation dasjenige Moment ist, das in erster Linie die Blütenbildung begünstigt.“

Citierte Literatur.

- Brown, H., und Escombe, F. (1), The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. *Proceedings Roy. Society* 70. B., 1902, pag. 397.
- Farmer, J. B., und Chandler, S. E. (1), On the influence of an excess of carbon dioxide in the air of the form and internal structure of plants. *Proc. R. Soc.* 70. B., 1902, pag. 413.
- Goebel, K. (1), *Organographie der Pflanzen*. Jena 1898—1901.
- — (2), Über Regeneration im Pflanzenreiche. *Biolog. Centralbl.* 22. B., 1902, pag. 385 ff.
- — (3), Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. *Ebenda*, 24. B., 1904, pag. 673 ff.
- Klebs, G. (1), Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. *Ber. d. D. bot. Ges.* 18. B., 1900, pag. (201).
- — (2), Über Probleme der Entwicklung. *Biolog. Centrbl.* 24. B., 1904, pag. 257 ff.
- Loew, O. (1), Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. *Flora* 94. B., 1905, pag. 124.
- Malkoff, K. (1), Eine Bakterienkrankheit auf *Sesamum orientale* in Bulgarien. *Centrbl. f. Bakteriologie II. Abt.* 11. B., 1904, pag. 333.
- Möbius, M. (1), Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.
- Sachs, J. (1), Stoff und Form der Pflanzenorgane; I. Arb. d. Botan. Instituts in Würzburg 2. B., 1882, pag. 452; II. ebenda pag. 689. *Gesamm. Abhandl.* 2. B. pag. 1159 und 1200.
- — (2), Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Arb. d. Botan. Instituts in Würzburg 3. B., 1887, pag. 372; *Gesamm. Abhandl.* 1. B. pag. 293.
- Tubeuf, K. Freiherr von (1), *Pflanzenkrankheiten, durch kryptogame Parasiten veranlaßt*. Berlin 1895.
- Uloth, W. (1), Beiträge zur Flora der Laubmoose und Flechten in Kurhessen. *Flora* 44. (d. neuen Reihe 19.) B., 1861, pag. 145 ff. und 565 ff.
- Vöchting, H. (1), Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* 25. B., 1893.
- — (2), Über die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des *Helianthus tuberosus* und *Helianthus annuus*. *Sitzungsber. d. Kgl. pr. Akademie d. Wiss. zu Berlin, physikal.-mathemat. Klasse*, 12. Juli 1894.
- Wollny, E. (1), Über die Beziehungen der Blüten- zur Knollenbildung bei der Kartoffelpflanze, in Wollnys Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. 10. B., 1888, pag. 214.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [94](#)

Autor(en)/Author(s): Fischer Hugo

Artikel/Article: [Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen 478-490](#)