

Die Mutation als Ursache der Kleistogamie

von

W. BURCK.

Die Abhandlung von Goebel „Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien“ im Biologischen Centralblatte Bd. XXIV No. 21, 22, 23 u. 24 gibt mir Anlass zur Mitteilung einiger Beobachtungen und Erfahrungen über kleistogame Blüten in Ostindien und zu einigen Betrachtungen, welche sich daran festknüpfen lassen.

Da es meine Absicht ist die Untersuchungen Goebel's als Basis meiner Betrachtungen zu nehmen, will ich eine kurze Auseinandersetzung von seiner Auffassung der kleistogamen Blüte vorangehen lassen.

Goebel fragt sich zunächst, ob man unter kleistogamen Blüten dasjenige zu verstehen habe, was man vorher „arrested buds“ genannt hat? Mit anderen Worten fragt er sich ab, ob kleistogame Blüten ihre Entstehung dem Umstande verdanken, dass Blütenknospen welche sich sonst zu normalen, sich öffnenden Blüten entfalten würden, in einem bestimmten Entwickelungsstadium stehen bleiben?

Es ist klar, sagt Goebel, dass dies nicht in jeder Hinsicht richtig ist. Einfache Hemmungsbildungen, wobei eine Blüte nicht zur normalen Entwickelung gelangt aber durch eine oder die andere Ursache, bald früher bald später in ihrer weiteren Entwickelung gehemmt wird, sind keine selten auftretenden Erscheinungen.

Die kleistogamen Blüten aber sind dadurch gekennzeichnet dass der Entwickelungsprozess der Blüte allerdings in einen früheren oder späteren Stadium stehen geblieben ist,

die Ausbildung der Pollenkörner und Samenanlagen und auch der Befruchtungsprozess aber trotzdem seinen gewöhnlichen Gang geht, während sie eigentlich bei einer normalen Blüte erst auf einer späteren Entwickelungsstufe hätte eintreten sollen. Unterscheidet man mit Sachs im Verlauf der Entwicklung zwei auf einander folgende Perioden, erstens die *morphologische*, in welcher die Organe nach Zahl und Stellung, die sie in der Blüte einnehmen, angelegt werden, in welcher Periode sie zugleich ihre embryonale Entwicklung durchlaufen, und zweitens eine *physiologische* Periode, in welcher die Streckung der Organe stattfindet bis zur Erreichung ihrer definitiven Grösse zugleich mit der inneren Ausbildung der Gewebeformen (die Reifung der Organe), dann ist bei der kleistogamen Blüte die erste Periode, bald mehr bald weniger, abgekürzt; trotzdem setzt die physiologische oder Reifungsperiode ein.

„Arrested buds“ im gewöhnlichen Sinne des Wortes sind sie deshalb gewiss nicht.

Eine andere Frage, welche sich bei der Beurteilung der Entstehung der kleistogamen Blüte erhebt ist diese, ob der normale Entwicklungsgang der Blütenknospe sich geändert hat, ob Gestaltungsänderungen stattgefunden haben, wodurch eine Befruchtung innerhalb der Blütenknospe, welche sonst nicht möglich sein würde, jetzt stattfinden kann?

Darwin und viele mit ihm waren der Meinung, das die kleistogamen Blüten wirklich nichts anderes wären als Blütenknospen, welche in ihrer Entwicklung stehen geblieben waren, in welchen aber verschiedene Organe umgeändert worden waren zur Schützung des Pollens und zur Beförderung der Selbstbestäubung; dass sie mit anderen Worten besondere Anpassungen bekommen hätten.

Goebel zeigte nun mit zahlreichen Beispielen und mit der Klarheit der Beweisführung, wodurch alle seine Untersuchungen sich auszeichnen, dass diese Vorstellung nicht richtig ist, und dass zwischen kleistogamen und chas-

mogamen Blüten keine Unterschiede vorkommen, welche als besondere Anpassungen aufgefasst werden müssen. Die eigentümliche, abweichende Form des Griffels bei den *Violaarten*, welche von von Mohl und Darwin als eine besondere Adaptation angesehen wurde, die Meinung von Leclerc du Sablon, dass bei den Antheren der kleistogamen Blüten der *Viola*, kein Endothecium zur Entwicklung kommen würde und die Pollenschläuche ihren Weg finden würden durch ein besonders ausgebildetes „tissu conducteur“ werden ausführlich besprochen und es wird gezeigt, dass diese Besonderheiten auf eine einfache Hemmungsbildung zurückzuführen oder auch schon in der chasmogamen Blüte zu finden sind.

Für die Beurteilung der Faktoren, welche das Auftreten der kleistogamen Blüten beherrschen, achtet Goebel es eine Sache von grosser Wichtigkeit, dass die kleistogamen Blüten, wie er meint, in jeder Vegetationsperiode früher als die chasmogamen auftreten. ¹⁾

Dass dies bei *Viola* nicht statt findet ist nur scheinbar, denn die chasmogamen Blüten, welche schon zeitig im Frühjahr auftreten (im März und im April) sind Blüten, welche schon im vorhergehenden Jahre angelegt wurden und gehören also mit den kleistogamen Blüten in der Weise zusammen dass innerhalb einer Vegetationsperiode die Anlegung der kleistogamen Blüten der der chasmogamen vorangeht.

Diese Factoren betrachtet er nun und bringt in Erinnerung, dass er schon in den 80er Jahren durch Kulturversuche festgestellt hatte, dass bei *Impatiens noli tangere* nur die besser ernährten Pflanzen, nachdem sie zuvor einige kleistogamen Blüten hervorgebracht hatten, zum chasmogamen Blühen übergingen, während schlecht ernährte Pflanzen nicht zur Bildung offener Blüten kamen.

1) l. c. pag. 684.

Die Versuche hatten weiter noch ergeben, dass Pflanzen welche schon zur Bildung chasmogamer Blüten übergegangen waren, wieder anfingen kleistogam zu blühen, wenn sie in weniger günstige Ernährungsverhältnisse gebracht wurden.

Goebel schliesst daraus, dass die chasmogame Blüte hohe Ansprüche an die Ernährungstätigkeit stellt. Wie man sich das vorstellen soll, ob das nicht-chasmogame Blühen eine Folge ist eines allgemeinen Mangels an den notwendigen Nährstoffen oder an ganz bestimmten, speziell für die Bildung chasmogamer Blüten notwendigen Stoffen, bleibt näher zu untersuchen. Wahrscheinlich — sagt Goebel — handelt es sich um organische Substanzen, welche in bestimmter Qualität oder Quantität vorhanden sein müssen, um die Entwicklung chasmogamer Blüten zu ermöglichen, und welche bei mangelhafter Ernährung durch die Wurzeln nicht in hinreichender Quantität gebildet werden.

Im Anfang der Vegetations-Periode in welcher die Pflanze das vegetative Gerüst aufzubauen hat, werden die Nährstoffe zunächst dazu verwendet; stehen sie zur Zeit, wo die Blütenbildung eintritt, nicht sehr reichlich zu Gebote, so bilden sich kleistogame Blüten. Ist die Pflanze später erstarkt, kann sie reichlich assimilieren und aus dem Boden reichlich Wasser und darin gelöste Stoffe aufnehmen, dann entstehen chasmogame Blüten und diese letzteren können bei besonders günstig situierten Exemplaren auch von Anfang an auftreten. ¹⁾ Aber nicht nur ein an Nährstoffen armer Boden, auch ein sehr trockner aber übrigens fruchtbarer, kann dieselbe Wirkung ausüben und auch andere, ungünstig auf die Ernährung einwirkende Faktoren ergeben dasselbe Resultat.

Was den Einfluss des Lichtes betrifft, bespricht Goebel

1) l. c. pag. 770.

die Untersuchung von Vöchting „Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüte.“¹⁾ Vöchting gelangt zu der Ansicht, dass die Bildung kleistogamer Blüten in erster Linie durch eine mangelhafte Beleuchtung hervorgerufen wird, eine Anschauung, welche Goebel in dieser Fassung nicht für beweisbar hält. Es gelang Vöchting bei *Stellaria media*, *Lamium purpureum*, und anderen Pflanzen, durch schwache Beleuchtung das Öffnen der Blüten zu verhindern und er meint, dass auch bei der Entstehung kleistogamer Blüten als wie die von *Viola* und *Impatiens* das Licht von ausschlaggebender Bedeutung gewesen sei.

Goebel kann diese Ansicht nicht teilen; vielmehr entscheiden nach seiner Meinung Ernährungsverhältnisse über die Frage ob eine Blüte kleistogam oder chasmogam werden wird. Der Einfluss abgeschwächter Beleuchtung dürfte darin bestehen, dass dadurch Ernährungsstörungen zustandekommen, welche die Blütenbildung ungünstig, die Entwicklung der Vegetationsorgane günstig beeinflussen. Wenn Vöchting bei einem Versüche mit *Viola odorata* der mangelhaften Beleuchtung „die eigentlich entscheidende“ Wirkung für das Auftreten von lediglich kleistogamen Blüten glaubt zuschreiben zu müssen, meint Goebel, dass er dabei unentschieden lässt, ob noch andere Ursachen im Spiel waren.

Seiner Meinung nach ist es zweifellos, dass man *Viola* mit lediglich kleistogamen Blüten auch in voller Beleuchtung erziehen kann, wenn man sie nur unter die Bedingungen bringt, unter denen die kleistogamen Blüten normal entstehen, das heiszt unter solche Umstände, dass sie den grösseren Teil der Nährstoffe für den Aufbau des vegetativen Gerüstes zu erwenden hat. Wenn also die Vege-

1) Jahrb. f. wiss. Botanik. XXV. (1893) pag. 187.

tation nach der Winterruhe früher als normal angeregt wird, werden kleistogame Blüten auftreten.

Gegenüber Graebner, der die Bildung kleistogamer Blüten der höheren Temperatur glaubte zuschreiben zu müssen, bemerkt Goebel, dass auch eine höhere Temperatur, als solche, nicht im stande sei, das Auftreten dieser Blüten zu befördern.

Er teilt darüber mit¹⁾ dass er in dem ausserordentlich heissen und trockenen Sommer des vorigen Jahres (1904) das Auftreten chasmogamer Blüten bei *Viola silvatica* und *Viola odorata* var. *semperflorens* in der ersten Hälfte des Juli erziehen konnte. Beide Arten von *Viola* hatten vorher kleistogame Blüten hervorgebracht. Goebel ging dabei von der Ansicht aus, dass chasmogame Blüten angelegt werden zu einer Periode, in welcher das vegetative Wachstum stillsteht oder doch unbedeutlich ist und reichlich Baumaterialien vorhanden sind. Er suchte deshalb die Pflanzen vorzeitig in die Ruheperiode zu versetzen, indem er sie trocken hielt und gab ihnen durch starke Beleuchtung Gelegenheit zu reichlicher Assimilation. Sie zeichneten sich dementsprechend auch durch gedrungenen Wachs und kurzstielige Blätter aus. Er glaubt das auftreten chasmogamer Blüten nach den kleistogamen auf diese Faktoren zurückführen zu müssen.

Ein unmittelbarer Einfluss der Temperatur fällt darin nicht zu erkennen, wohl aber eine korrelative, nicht die Temperaturerhöhung als solche bedingt das Ausbleiben der chasmogamen Blüten, sondern die durch die erhöhte Temperatur eingeleitete Entwicklung der Vegetationsorgane. Diese entzieht den Blütenknospen einen Teil der Baumaterialien und veranlasst sie, statt sich vollständig, d. h. chasmogam auszubilden, kleistogam zu werden, ebenso wie dies in anderen Fällen durch die heranreifenden

1) l. c. pag. 775.

Früchte geschieht. Bei *Capsella bursa pastoris* und *Pisum sativum* werden oft an langen Infloreszenzen die oberen Blüten kleistogam durch den Fruchtansatz der untern Blüten, zu welchen alle Bildungsstoffe zuströmen.

Kurz, es ist Goebel's Meinung, dass die kleistogamen Blüten „Hemmungsbildungen“ sind, welche sich aber von den gewöhnlichen Hemmungsbildungen, wobei Knospen, welche sich sonst zu normalen offnen Blüten entfalten würden, in einem früheren oder späteren Entwickelungstadium eine Hemmung erfahren, dadurch unterscheiden, dass die Sexualorgane trotzdem zur vollen Reife gelangen und der Befruchtungsprozess normal verläuft.

Das Auftreten dieser Blüte ist bedingt durch unzureichende Ernährungsverhältnisse und Korrelation mit den vegetativen Organen.

Die unzureichenden Ernährungsverhältnisse können veranlasst sein einerseits durch ungenügende Zufuhr von Aschenbestandteilen, andererseits durch mangelhaften Lichtzutritt und andere Umstände welche einen ungünstigen Einfluss auf die Ernährung ausüben; diese Abhängigkeit findet man überall, auch da, wo die Kleistogamie scheinbar stets im Entwickelungsgange der Pflanze zu bestimmter Zeit auftritt.

Darwin's Annahme, es seien bei den kleistogamen Blüten besonders durch den Kampf ums Dasein erworbene Anpassungen (den chasmogamen gegenüber) vorhanden, ist nicht zutreffend. Der Vergleich der Entwicklung von chasmogamen und kleistogamen Blüten zeigt vielmehr, dass letztere lediglich Hemmungsbildungen (im oben bezeichneten Sinne) sind. Die teleologischen Erklärungsversuche, welche man für das Auftreten dieser geschlossenen Blüte gemacht hat, sind unzutreffend. Kleistogamie steht weder mit dem Mangel an Bestäubungsvermittlern, noch mit dem Unterbleiben der Samenbildung in den chasmogamen Blüten im ursächlichen Zusammenhang. Für viele

Pflanzen ist die Fähigkeit kleistogame Blüten zu bilden von grosser Bedeutung geworden, weil die chasmogamen Blüten bei ihnen nicht regelmässig Samen ansetzen. Das Verhältnis ist aber hier das Umgekehrte von dem gewöhnlich angenommenen; die kleistogamen Blüten treten nicht auf, weil die chasmogamen keine Samen ansetzen, sondern die Samenbildung in diesen kann unterbleiben, weil kleistogame Blüten vorhanden sind.

Ich bin natürlich mit Goebel ganz einverstanden dass teleologische Anschauungen für die Erklärung wissenschaftlicher Fragen im allgemeinen und der Kleistogamie im besondern keinen Wert haben. Übrigens weiss ich nicht, ob die Erklärung, die Goebel von den kleistogamen Pflanzen gegeben hat, allgemein befriedigen wird.

Gewiss wird man zugeben, dass die Darstellung Goebel's, dass die Gestaltungsverhältnisse, welche in kleistogamen Blüten angetroffen werden auf Erscheinungen zurückzuführen sind, welche auch schon in der chasmogamen Blüte vorhanden sind oder auf Stadien welche auch die chasmogame Blüte während ihrer Entwicklung durchlaufen hat den allgemeinen Blick auf das Wesen der Kleistogamie sehr bedeutend erweitert hat. Auch sind viele schwer zu lösende Fragen besonders über den Einfluss äusserer Bedingungen auf das Auftreten der chasmogamen und kleistogamen Blüte durch seine Beobachtungen und speciellen Kulturversuche jetzt ganz klar geworden.

Jedermann, der sich mit kleistogamen Pflanzen beschäftigt hat, weisz wie oft die Mitteilungen in der Literatur über den Einfluss des Lichtes und der Temperatur auf das Entstehen der geschlossenen Blüten einander widersprechen bisweilen hinsichtlich einer und derselben Pflanze.

Übrigens glaube ich, dass alles was bis jetzt über dieses

Thema bekannt war und alles was Goebel dazu beigebringen hat, auch noch eine andere Erklärung zulässt und dass man auf den von Goebel mitgeteilten Daten weiter bauend, noch eine andere und bessere Lösung finden kann für die Frage nach dem Entstehen und dem Wesen der kleistogamen Pflanzen. Ich wage denn auch meine eigenen Wahrnehmungen und Erwägungen über Kleistogamie hier mitzuteilen und der Beurteilung der Fachgenossen zu unterwerfen.

Zunächst werde ich hier meine Beobachtungen bei einer kleistogamen Pflanze, mit der ich mich längere Zeit, in Batavia beschäftigt habe, bekannt machen; *Ruellia tuberosa* L., von welcher Pflanze die kleistogamen Blüten schon von Dillenius¹⁾, im Jahre 1782, beschrieben worden sind und welche deshalb, aller Wahrscheinlichkeit nach, die älteste bekannte kleistogame Pflanze ist. Sie ist die *Ruellia clandestina* L. == *Cryphiacanthus barbadensis* N. ab Esenb.

I. Über *Ruellia tuberosa* L. und das gleichzeitige Auftreten chasmogamer und kleistogamer Blüten.

Die ersten ausführlichen Mitteilungen über diese Pflanze hat John Scott in seiner Abhandlung „Dimorphism in *Eranthemum*“²⁾ gegeben, auf dessen Betrachtungen ich naher zurück komme.

Die *Ruellia tuberosa* L. ist eine Pflanze aus dem tropischen Amerika, welche in der letzten Zeit eine der am häufigsten vorkommenden Pflanzen in Batavia geworden

1) Hugo von Mohl. Bot. Zeit. 1863. pag. 310.

2) The Journal of Botany London, new Series, Vol. I. 1872, pag. 164. .

ist. Wann und wie sie dahin gekommen ist, ist nicht bekannt.

Dass dies statt gefunden haben muss in den letzten Jahren darf abgeleitet werden aus der Tatsache, dass man bei älteren Autoren, welche sich mit der Flora von Java beschäftigt haben: Korthals, Hasskarl, Blume und Miquel diese Pflanze nicht erwähnt findet. Dass sie unbeachtet geblieben wäre, ist nicht anzunehmen. Sie wird 1—3 Fuss hoch und blüht mit sehr schönen und groszen lila-farbigen Blüten. An verschiedenen Standorten in Batavia und dessen unmittelbarer Umgegend: Weltevreden und Meester Cornelis ist sie auf offenen Feldern und an den Wegen entlang, so mannigfach, dass sie den Hauptcharakter der Vegetation bildet. Ganze Felder sind damit bedeckt. Auf einem Terrain in Weltevreden der „Koninklijke Natuurkundige Vereeniging“ zugehörend, ein Terrain, bekannt bei allen, welche das Botanische Institut in Buitenzorg besucht haben, zählt man sie nach Tausenden Exemplaren und ebenso hier und da auf offenen Terrainen in und um Batavia.

Weiter im Innern des Landes habe ich sie nicht mehr gefunden. In Batavia und Umgegend ist sie jetzt eine von den bekanntesten Pflanzen, besonders bei der Jugend, weil ihre Früchte, in ein Glas Wasser geworfen, sich mit solcher kraft öffnen, dass die Fruchtklappen in der Regel aus dem Glase hinausgeschleudert werden.

Im botanischen Garten in Buitenzorg wird sie, herkünftig aus dem botanischen Garten auf Ceijlon, schon seit vielen Jahren kultiviert; es ist jedoch nicht wahrscheinlich dass die jetzt in und um Batavia verwilderten Pflanzen aus Buitenzorg stammen, weil sie da ausserhalb des Gebietes des botanischen Gartens nicht angetroffen wird.

Aller Wahrscheinlichkeit nach, datiert also die Einführung von *Ruellia tuberosa* in Batavia von der letzten Zeit. Die Tatsache, dass sie jetzt sich schon beinahe aller Weg-

ränder bemächtigt hat, berechtigt zu der Erwartung, dass sie wohl bald eine der verbreitesten Pflanzen Java's werden wird, wenigstens in den niederen Gegenden, ebenso wie die, auch aus Amerika eingeführten *Lantana camara* L., *Mimosa pudica* L., *Ageratum conyzoides* L. u. a., welche seit Jahren in unseren Ostindischen Kolonien, die allgemeinsten Unkräuter geworden sind.

Ruellia tuberosa blüht das ganze Jahr hindurch und bringt zwei Arten von Blüten hervor: grosse lila-farbige, sehr schöne, beinahe regelmässige Glocken und sehr kleine, ungefärzte oder grünlich-weiss gefärbte, immer geschlossen bleibende Blüten.

Die Zahl dieser letzteren, kleistogamen, ist vielmehr grösser als die der chasmogamen.



Ruellia tuberosa
chasmogame Blüte.



Staubfäden der
chasmogamen Blüte.

Die chasmogamen Blüten (Fig. 1) haben einen fünfteiligen Kelch mit 24 m.M. langen Zipfeln, eine lila-farbige sehr schöne aber zarte Blumenkrone von 55 m.M. Länge und 4 eingeschlossene, didynamische Staubfäden mit langen unten pfeilförmigen Antheren. (Fig. 2).

Der Fruchtknoten ist walzenförmig mit einem so langen

Griffel, dass die rechteckig umgebogene Narbe, welche oben mit Papillen besetzt ist, sich über die höchsten Staubfäden erhebt (Fig. 3). Nectar kommt in den Blüten nicht vor. Das Blühen der normalen Blüten dauert nur kurze Zeit. Sie öffnen sich am frühen Morgen, zwischen 6 und 7, um gegen die Mittagstunde schon abzufallen. Jede Blüte zeitigt eine Frucht. Insektenbesuch habe ich dabei niemals wahrgenommen. Von möglichen Ausnahmefällen abgesehen, hat also die Befruchtung in Folge einer Selbstbestäubung statt. Diese findet während des Abfallens der Krone statt. Hierbei gleitet die Krone an dem Griffel und der Narbe entlang und da die 4 langgestreckten Antheren auf diese Weise, wie eine lange Säule über die Narbe gleiten, besteht genugsam Gelegenheit zur Bestäubung mit dem eignen Pollen.

Doch ist diese Befruchtungsweise sehr unregelmässig; dies geht daraus hervor, dass die Zahl der Samen in jeder Frucht zwischen 7 und 31 (im Durchschnitt 20) wechseln kann.

Wenn die Frucht reif ist, fällt sie bald ab. Das Reifen kündigt sich ein oder zwei Tage zuvor dadurch an, dass sich die Kelchlacinien nach unten umschlagen.

Die Frucht ist durchschnittlich 25 m.M. lang; sie variiert in Bezug auf die Zahl der Samenanlagen welche befruchtet worden sind, von 18 1/2—31 m.M. Bei Kreuzung bekommt sie eine Länge von 28.7 m.M. Die Zahl der Samen pro Frucht ist dann, im Durchschnitt 30.3.

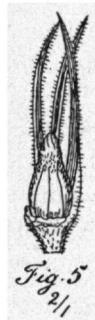
In den kleistogamen Blüten (Fig. 4, 5) ist der Kelch in der Entwicklung relativ wenig gegen den der chasmogamen zurück geblieben; die Zipfel sind 14 m.M. lang. Die Blumenkrone dagegen ist nicht grösser als 5 m.M. und gleicht einer zwischen den Kelchzähnen verborgenen Knospe. Sie



Fruchtknoten
der chasmoga-
men Blüte.

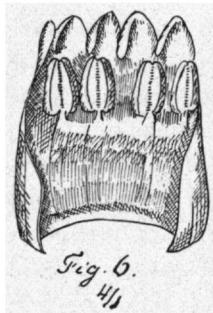


Kleistogame Blüte
nach der Befruchtung.

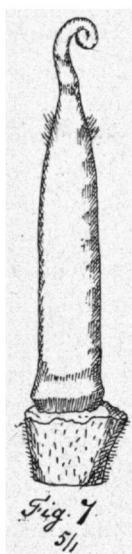


Kleistogame Blüte.

trägt 4 auf gleicher Höhe eingepflanzte Staubfäden mit sehr kurzen Filamenten und ovalen Antheren (Fig. 6). Der



Kleistogame Blüte
geöffnet.



Fruchtknoten der
kleistogamen Blüte.

walzenförmige Fruchtknoten trägt einen sehr kurzen Griffel mit einer uhrfederartig aufgerollten und an der Aussen-

seite Papillen tragenden Narbe (Fig. 7). Die Antheren öffnen sich und die Pollenkörner kommen direkt auf die Narbe, die ganz von den Antheren eingeschlossen wird.

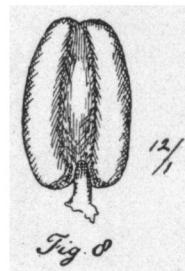
Nach der Befruchtung löst sich die Blumenkrone vom Blütenboden los und wird zwischen den Kelchzipfeln nach oben und nach aussen getrieben, wie die Fig. 4 zeigt.

Die Zahl der Samen pro Frucht wechselt von 20—25¹⁾. Die mittlere Länge der Frucht ist 20 m.M. sie wechselt zwischen 17 und 22.

Die kleistogamen Samen sind kleiner und leichter als die anderen. 100 Samen aus kleistogamen Früchten wiegen 166 mgr., während 100 Samen aus chasmogamen Früchten 255 mgr. wiegen, sodass die letzteren schwerer sind im Verhältnis von 100:65.

Meine Beobachtungen im freien Feld haben von Mitte November 1899 bis Mitte August 1900 statt gefunden, also während eines ganzen Regenmussons und eines grossen Teiles des darauf folgenden trocknen Mussons. Von Mitte November bis 1 April — die Regenzeit — konnte ich die Pflanzen an den verschiedenen dazu gewählten Standorten etwa täglich beobachten; vom 1 April bis Mitte August jedoch nicht mehr so regelmässig.

In beiden Mussons trug die *Ruellia* fortwährend kleistogame Blüten und dann und wann auch chasmogame.



1) Diese Zahl stimmt mit der welche Scott dafür gefunden hat in Britisch-Indien (18—24) überein, aber die Zahl der Samen der chasmogamen Früchte (20,5) ist mehr als zweimal grösser als Scott angiebt (8—10). Scott hat vielleicht die mittlere Zahl aus nur einigen wenigen Früchten berechnet. Dass kann bei der sehr wechselnden Samenzahl zum Irrtum führen.

Die Zahl der ersteren ist vielmehr grösser als die der letzteren, aber das Verhältnis zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüten ist, so weit ich habe feststellen können, in beiden Mussons etwa gleich; in der trocknen Zeit (April—August.) finden sich eher mehr als weniger chasmogame Blüten.

Das Blühen mit chasmogamen Blüten ist jedoch sehr unregelmässig. An dem schon genannten offenen Standort der beinahe ganz von *Ruellia* eingenommen war und wo gewiss ein paar tausend Exemplaren zu finden waren, habe ich zwischen medio November und 1 April oft Wochen lang, keine einzige chasmogame Blüte gesehen; oft fand ich deren 1 oder 2; dann und wann 5 oder 7, und nur einmal 20, während an einem anderen Standorte, nicht mehr als 5 Minuten weiter, wo ungefähr 60 Exemplare von *Ruellia* standen, sehr oft chasmogame Blüten gefunden wurden.

Einmal sogar fand ich ungefähr $\frac{1}{2}$ dieser Pflanzen mit chasmogamen Blüten. Beide Standorte waren, was Beleuchtung betrifft, unter gleichen Verhältnissen; sie waren beinahe ganz unbeschattet, aber der letzte Standort machte den Eindruck fruchtbarer zu sein als der erstere.

An einem anderen Standort, der auch beinahe ganz von *Ruellia* eingenommen war, fand ich auch selten unter den vielen Exemplaren einige wenige mit chasmogamen Blüten.

Es machte im allgemeinen den Eindruck, dass bei weitem die Mehrzahl der *Ruellia*-Pflanzen niemals offene Blüten tragen und dass die chasmogamen Blüten nur auftreten wenn die Pflanzen sich unter sehr günstigen Ernährungsverhältnissen befinden. In dieser Meinung wurde ich bestärkt durch einige Kulturversuche. Am Wegrande vor dem Eingang meiner Wohnung, wo ungefähr 20 Exemplare unter dem leichten Schatten eines Tamarindenbaumes standen, fand ich, 18 Nov. 1899, einige wenige Exemplare mit chasmogamen Blüten. Zwei derselben wurden

ausgegraben und in Töpfen mit guter Gartenerde weiter kultiviert. Nachdem sie einige Tage an einer schattigen Stelle gestanden hatten, wurden sie bald ausserhalb des Schattens gebracht. Am 29. Dezember blühte die kräftigere mit zwei kleistogamen Blüten; die zweite brachte erst am 12. Februar die ersten kleistogamen Blüten hervor.

Seitdem haben beide Pflanzen eine sehr grosse Zahl dieser kleinen Blüten getragen. Am 21. März öffnete die kräftigere der beiden Exemplare ihre erste chasmogame Blüte; am 17. April blühte sie mit zwei chasmogamen Blüten zugleich; in der Zwischenzeit hatte sie kleistogame Blüten hervorgebracht und dies geschah auch nachdem sie den 17. April offene Blüten getragen hatte. Später hat sie auf's neue chasmogame Blüten getragen und alles zusammengenommen zwischen 25. März und Anfang August, 8 chasmogame und viele kleistogame Blüten gebildet. Die schwächere Pflanze hat vom 12. Februar bis zum 18. April nur kleistogame Blüten getragen; am 18. April brachte sie ihre erste offene Blüte hervor und zwischen diesem Datum und Anfang August blühte sie, zu verschiedenen Zeiten noch 3mal chasmogam.

Die anderen Pflanzen unter dem Tamarindenbaum, welche auch am 18. November chasmogame Blüten hervorgebracht hatten, und welche an der Stelle geblieben waren, haben zwischen dem 18. November und Anfang April keine chasmogame Blüte mehr getragen.

Die Tatsache, das dies wohl mit den in Töpfen kultivierten Exemplaren der Fall war, bestärkte mich in der Meinung, das eine gute Ernährung der Entwicklung chasmogamer Blüten besonders zuträglich sei.

Die Inflorescenzen sind einfache Dichasien; oft aber ist vom Dichasium nur die Hauptachse anwesend. Bald trägt die Hauptachse eine chasmogame Blüte, und die beiden Seitenachsen jede eine kleistogame (Fig. 1), bald aber kommt

das Umgekehrte vor (Fig. 4). Ein einziges Mal sind alle drei Blüten des *Dichasium chasmogam* aber meistensfalls sind sie alle drei kleistogam. Als ich meine Untersuchung der Kleistogamie von *Ruellia* anfing, war ich der Meinung dass das chasmogame Blühen durch Schatten unterdrückt werden könnte. Seit vielen Jahren kultiviert man diese Pflanze im botanischen Garten in Buitenzorg an zwei verschiedenen Standorten erstens in Töpfen und im Schatten eines Gewächshauses und zweitens in der freien Erde unter voller Beleuchtung.

Die letzteren Pflanzen habe ich seit 1882 sehr oft mit chasmogamen Blüten gesehen, aber von den ersten weiss man in Buitenzorg ganz genau, dass sie niemals andere als kleistogame Blüten getrieben hat. Es wunderte mich, darum in Batavia, dass die Pflanzen am Wegrande vor meiner Wohnung unter dem Schatten eines Baumes, chasmogame Blüten bildeten, aber später habe ich sehr oft die Gelegenheit gehabt wahr zu nehmen, dass unter leichtem Schatten, fast eben so oft chasmogame Blüten hervorgebracht werden als im offenen Felde.

Jetzt, bekannt mit den „hohen Ansprüchen“, welche die chasmogame Blüte an die Ernährungstätigkeit stellt, wie Goebel dieses auch experimentell bei *Impatiens noli tangere* nachgewiesen hat, bin ich der Meinung, dass das Nicht-blühen der in Töpfen kultivierten Exemplare in Buitenzorg der Tatsache zuzuschreiben ist, dass der tiefe Schatten dort, einen ungünstigen Einfluss auf die Ernährung ausübt. Ein Tamarindenbaum oder im allgemeinen, ein Baum mit hoher Krone, bringt die Pflanzen zwar während eines Teiles des Tages in Schatten, doch bleiben sie auch Stunden lang einer vollen Beleuchtung ausgesetzt.

Weiter sei hier noch mitgeteilt, das Pflanzen, welche ich aus Samen kultiviert habe, schon bald mit Blüten anfingen aber nur kleistogame Blüten hervorbrachten. Dillenius macht die Bemerkung, dass die grossen Blüten erst

im zweiten Jahre entwickelt würden. Ich habe dieses nicht bestätigen können.

Was bei dieser kleistogamen Blüte besonders auffällt ist nicht in erster Linie die wie eine Uhrfeder eingerollte an der Aussenseite mit Papillen besetzte Narbe oder die ovale Form der Antheren gegenüber den langgestreckten und unten pfeilförmigen Antheren der chasmogamen, oder die starke Entwicklung des Kelches, der relativ wenig gegen die der anderen Blüte nachsteht, sondern viel mehr das gleichzeitige Vorkommen der beiden Blütenformen.

Dies stimmt genau mit dem was Darwin darüber mitteilt, überein. „These two kinds of flowers are produced „simultaneously, where as in several other members of the „family the cleistogamic ones appear only during the hot „season““¹⁾.

Die erstgenannten Unterschiede werden sich wahrscheinlich auf eine einfache Weise erklären lassen und sind vielleicht auf Entwicklungsstadien zurückzuführen, welche auch die chasmogamen Blüten durchgemacht haben. Die Stellung der Narbepapillen an der Aussenseite der eingerollten Narbe hängt ja mit der Einrollung zusammen, wie klar einleuchtet, wenn man sich die Narbe der chasmogamen Blüte nach innen eingerollt vorstellt u. s. w.

Aber das Auftreten der kleistogamen Blüten zu gleicherzeit mit den chasmogamen, die Tatsache, dass die Hauptachse des Blütenstandes ebensowohl mit einer kleistogamen als mit einer chasmogamen Blüte abschliessen kann, dass in beiden Fällen die Seitenachsen entweder mit chasmogamen oder mit kleistogamen Blüten blühen können ist ebenso mit Goebel's Auffassung im Widerspruch als die Beobachtung, dass auf die Bildung chasmogamer Blüten

1) Darwin. Different forms of flowers pag. 330.

wieder kleistogame und auf die Bildung kleistogamer Blüten wieder chasmogame folgen können. Wie schon mitgeteilt wurde, erachtet Goebel es von grösser Bedeutung für die Erklärung des Entstehens der kleistogamen Blüten, dass die letzteren den chasmogamen vorangehen.

„Sie (die chasmogamen Blüten der Veilchen) gehören „also mit den kleistogamen Blüten in der Weise zusammen, „dass innerhalb einer Vegetationsperiode die Anlegung der „kleistogamen Blüten der der chasmogamen vorangeht. „Das ist ein für die Beurteilung der Faktoren, „welche auf das Auftreten der kleistogamen „Blüten bedingend einwirken, wichtiger Punkt.“) „Er wird auch durch die Keimungsgeschichte bestätigt!“

Und weiter p. 770. „Im Jugendzustand, in welchem „die Pflanzen das vegetative Gerüst (mit Einschluss der „Wurzeln) aufzubauen haben, werden die Nährstoffe „zunächst dazu verwendet; stehen sie zur Zeit, wo die „Blütenbildung eintritt, nicht sehr reichlich zu Gebote, so „bilden sich kleistogame Blüten. Später, wenn die Pflanze „erstarkt ist, reichlich assimilieren und aus dem Boden „reichlich Wasser und darin gelöste Stoffe aufnehmen kann, „entstehen chasmogame Blüten und solche können, wie „wir oben sahen, bei besonders günstig situirten Exemplaren auch von Anfang an auftreten.“

Wir sehen aber jetzt, dass in der Periode in welcher bei *Ruellia tuberosa* chasmogame Blüten hervorgebracht werden, auch kleistogame gebildet werden.

Ist also — wie Goebel meint — das Auftreten chasmogamer Blüten als ein Beweis anzusehen, dass die vorhandenen Nährstoffe nicht mehr zunächst für den Aufbau des vegetativen Gerüstes verwendet werden, so kann die Pflanze dennoch in dieser Periode eben so wohl kleistogame als chasmogame Blüten hervorbringen.

1) Goebel l. c. p. 684.

Aber nicht nur die Beobachtung an *Ruellia tuberosa*, auch das Blühen anderer Pflanzen weist darauf hin, dass Goebel der Tatsache, dass bei verschiedenen Pflanzen die kleistogamen Blüten den chasmogamen vorangehen, zu hoher Gewicht beigelegt hat. Auch *Commelina Bengalensis* bringt zweierlei Blüten hervor: kleistogame, welche sich an den Ausläufern unter dem Bodem entwickelen und chasmogame über dem Bodem. Beide Arten von Blüten findet man gleichzeitig an der Pflanze. Ich habe *Commelina Bengalensis* oft in Töpfen kultiviert und weiss dass zwar die ersten Blüten kleistogam sind, dass aber später chasmogame und kleistogame Blüten gleichzeitig hervorgebracht werden.

Cardamine chenopodifolia verhält sich ebenso als *Commelina Bengalensis*. Auch bei dieser Pflanze sind die erst gebildeten Blüten kleistogam, später aber bringt sie die beiden Blütenarten gleichzeitig hervor.

Aber auch in der Literatur fehlt es nicht an Mitteilungen woraus erhellte, dass die kleistogamen Blüten nicht immer den chasmogamen vorangehen, wie aus den folgenden Zitaten hervorgeht.

Von *Oxalis (Biophytum) sensitiva* sagt Darwin 1).

„and on the same stalks with the perfect flowers, some of which were fully expanded and others still in bud, there were small bud-like bodies containing mature pollen, but with their calyces closed. The cleistogamic flowers“ u.s.w.

Buchenau berichtet, dass er festzustellen versucht habe, in welcher Ordnung kleistogame und chasmogame Blüten bei *Juncus bufonius* auf einander folgen. Man weisz, dass in verschiedenen Gegenden Deutschlands *Juncus bufonius* die zwei Arten von Blüten hervorbringt: kleistogame und chasmogame, während sie anderswo entweder nur kleistogame (in ganz Central-Russland) oder nur chasmogame

1) Darwin. Different forms of flowers pag. 322.

Blüten bildet wie u. a. in unserem Lande. Ich zitire hier was Buchenau darüber mitteilt: ¹⁾

„Eine besondere beachtenswerthe Beobachtung über das Auftreten kleistogamischer Blüthen zwischen geöffneten machte ich an zwei Sickeln. Ich hatte an denselben zwei Blüthen durch aufgesetzte Papier-Reiterchen als aufgeblüthe bezeichnet und sie beobachtet; die Reiterchen waren darauf sitzen geblieben. Nach einer Reihe von Tagen (etwa 8—12, genau kann ich es leider nicht angeben....) war an jeder Sickel die zweitfolgende Blüthe sternförmig geöffnet. Hierdurch aufmerksam gemacht, untersuchte ich die dazwischen sitzenden Blüthen und fand in ihnen die Narben vertrocknet und den Fruchtknoten angeschwollen; sie waren kleistogamisch befruchtet. In diesem Falle, wo ich die im Zimmer gezogenen Rasen täglich beobachtet hatte, konnte ich sicher sein, das die Blüthen niemals geöffnet waren“....

Endlich will ich hier noch ein Zitat folgen lassen aus Fräulein Schively's Abhandlung über *Amphicarpaea monoica* ^{2).}

„In summer, purple flowers may be expected to appear upon the upper main stem and the upper axillary branches“.

„But later the same plant, having, we will suppose, as is often the case, produced an abundance of purple flowers, now proceeds for a month or more to bear above ground a cleistogamous form“.

Auf diese ganz besonders merkwürdige Pflanze komme ich später noch zurück. Sie bildet ihre kleistogamen Blüten, unterirdisch und oberirdisch. Die ersten erscheinen vor den chasmogamen, die anderen gleichzeitig mit und nach den chasmogamen.

1) Buchenau, Bot. Zeit. 1871 pag. 849.

2) Adeline Schively. Contributions to the life-history of *Amphicarpaea monoica*. Publications University Pennsylvania. New Series. Contributions from the Laboratory Vol. I 1897 N°. 3 p. 334.

Dass aber die Pflanzen oft mit der Bildung kleistogamer Blüten anfangen, ist ganz gewiss. Bei *Ruellia tuberosa* sehen wir die kleistogamen Blüten schon auftreten, wenn die Pflanze nur noch 4 oder 6 Wochen alt ist. Bei *Cardamine chenopodifolia* schreiten schon die Keimpflanzen zur Bildung kleistogamer Blüten, wenn sie erst 2 Laubblätter gebildet haben und bei *Amphicarpaea monoica* bilden sie sich gar schon an Ausläufern aus den Achseln der Colyledonen oder der ersten Blätter.

Allein für die Beurteilung der Faktoren, welche auf das Auftreten der kleistogamen Blüten bedingend einwirken — wie Goebel annimmt — hat dies meiner Ansicht nach, nicht nur keine Bedeutung sondern das Verhältnis ist gerade umgekehrt, wie in dem letzten Abschnitt gezeigt werden soll. Nicht für die Beurteilung der Faktoren welche auf das Auftreten der kleistogamen Blüten sondern für die Beurteilung der Faktoren welche auf das Auftreten der chasmogamen Blüten bedingend einwirken, hat die frühzeitige Anlage kleistogamer Blüten eine grosse Bedeutung.

Dies ist eine meiner wichtigeren Bedenken gegen die Annahme Goebel's dass die Ursache des Entstehens kleistogamer Blüten in einem Mangel einer hinreichenden Quantität Nährstoffe um chasmogame Blüten hervorbringen zu können, gesucht werden muss.

Goebel geht weiter von der Annahme aus, dass die kleistogame Blüte wohl immer viel geringere Ansprüche an die Ernährung stellt als die chasmogame.

In Wirklichkeit aber gilt dies nur für eine relativ kleine Zahl der kleistogamen Pflanzen.

Wir werden im folgenden Abschnitt sehr viele Pflanzen kennenlernen, deren geschlossene Blüten in keiner Hinsicht von den anderen abweichen und welche deshalb an die Ernährungstätigkeit keine geringeren Ansprüche stellen — ich nannte schon *Juncus bufonius* — aber auch unter denjenigen Pflanzen, deren kleistogame Blüten viel

kleiner sind als die chasmogamen giebt es solche, welche gewiss für ihre ganze Entwickelung mehr Nahrung bedürfen als die anderen. *Commelina Bengalensis* z. b. bringt auch zunächst einige kleistogame Blüten hervor, aber die Samen dieser geschlossenen Blüten sind viel schwerer als die der oberirdischen chasmogamen Früchte und bedürfen ohne Zweifel viel mehr Nahrung als diese. Während 100 kleistogame Samen 749 mgr. wiegen, so wiegen eben so viele chasmogame Samen nicht mehr als 381 mgr.

Das nämliche hat Solms Laubach¹⁾ schon eher hinsichtlich einiger Arten von *Heteranthera* bekannt gemacht. Bei *H. spicata* ist die kleistogame Frucht um die Hälfte grösser als die chasmogame und bei *H. Potamogeton* Solms und *H. 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. Bei *Amphicarpaea monoica* sind nach Fräulein Schively die unterirdischen Samen sehr viele Male schwerer als die oberirdischen.

II. Über einige teils bekannte teils noch nicht
bekannte kleistogame Pflanzen und
über den Begriff *Kleistogam* und *Pseudo-kleistogam*.

Bei einer oberflächlichen Betrachtung — so sagt Goebel — könnte man zunächst geneigt sein, für das Auftreten der kleistogamen Blüten drei Fälle zu unterscheiden: solche die vor den chasmogamen, solche, die nach ihnen und solche, die gleichzeitig mit ihnen an einer Pflanze sich vorfinden. als vierte Gruppe war man eine Zeitlang geneigt, solche Pflanzen zu betrachten, die ausschliesslich kleistogam blühende Stöcke besitzen.

1) Solms Laubach. Bot. Zeit, 1883, pag. 303.

Goebel verwirft diese Einteilung und nimmt an, das wohl meistens die kleistogamen Blüten den chasmogamen vorangehen.

Meiner Meinung nach steht es jedoch fest, dass neben der ersten Gruppe auch eine dritte sich unterscheiden lässt, von welcher Gruppe schon Beispiele genannt wurden; und dass es auch Pflanzen giebt, bei welchen die chasmogamen Blüten den kleistogamen vorangehen, darüber finden wir ausser dem was schon von den chasmogamen und den oberirdischen kleistogamen Blüten von *Amphicarpa monica* mitgeteilt wurde noch eine Mitteilung bei Darwin, *Vandellia nummularifolia* betreffend.¹⁾ „The perfect flowers generally appear before the cleistogamic, but sometimes simultaneously with them“, eine Mitteilung von besonderer Bedeutung weil Darwin mit dieser Pflanze auch Kreuzungsversuche gemacht hat, auf welche ich noch zurückkomme.

Was die Frage betrifft ob es auch Pflanzen giebt, welche nur kleistogam blühende Stöcke besitzen, bin ich der Meinung, dass alles was darüber bekannt ist, uns zu der Annahme bringt, dass dies wirklich der Fall ist.

Von *Gentiana Pneumonanthe* z. B. kennt man in Colberg und bei Hämerten eine kleistogame Form und von *Taenia penangiana* kultiviert man in Buitenzorg eine kleistogame Form von Java und Amboina zugleich mit einer chasmogamen Form aus Penang.

Auch hierauf komme ich später zurück.

Aber was bei dieser Einteilung nicht berücksichtigt worden ist, das ist eine biologisch höchst interessante Gruppe von kleistogamen Pflanzen, welche niemals chasmogame Blüten bilden, von welchen diese letzteren ganz und gar nicht bekannt sind. Schon vor vielen Jahren habe ich auf diese in mancher Hinsicht so interessante Gruppe

1) Darwin l. c. pag. 324.

die Aufmerksamkeit gelenkt¹⁾; ich war damals der Meinung und bin es auch jetzt noch, dass man um eine richtige Einsicht in das Wesen der Kleistogamie und in das Zustandekommen kleistogamer Pflanzen zu gewinnen, bei seinen Betrachtungen und Erwägungen von dieser Gruppe ausgehen sollte.

Berücksichtigen wir diese Gruppe, so sehen wir schon bald, dass die Bezeichnung der kleistogamen Blüten als „arrested buds“ oder „Hemmungsbildungen“, bei weitem nicht alle Formen umfasst.

Es gibt in der Tat kleistogame Blüten, welche in keiner Hinsicht von den chasmogamen abweichen, ausgenommen, dass sie in einer Blattscheide oder in einer Spatha eingeschlossen bleiben; andere, von welchen wir dies allerdings nicht mit absoluter Gewissheit sagen können, weil die chasmogamen nicht bekannt sind, aber von denen wir doch wohl annehmen dürfen, dass sie vollkommen mit chasmogamen übereinkommen, ausgenommen darin, dass ihre Petala nicht oder nicht genügend aus einander weichen um Insekten freien Zugang zu den übrigen Blüten- teilen zu geben u. s. w.

Ich will hier zunächst einige dieser kleistogamen Pflanzen und Blüten näher besprechen. In Bezug auf einige Pflanzen, welche ich schon früher beschrieben habe, werde ich mich auf eine kurze Umschreibung beschränken, mit Hinweisung auf die ausführlichere Erläuterung in den „Annales du jardin botanique de Buitenzorg“; bei anderen, welche mir erst später bekannt geworden sind, werde ich länger verweilen müssen.

Zunächst aber muss ich bemerken, dass in der letzten

1) B u r c k. Ueber Kleistogamie im weiteren Sinne und das Knight. Darwin'sche Gesetz. Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VIII, 1890.

Zeit der Begriff von dem, was man unter einer kleistogamen Blüte zu verstehen hat, mehr oder weniger verworren geworden ist. Der ursprüngliche Begriff wie es Hugo von Mohl und Darwin auffassten, war ein biologischer n.l. dass kleistogame Blüten solche Blüten sind, welche den Insekten und dem Wind verschlossen sind, so dass sie nur sich selbst bestäuben können. Unterschiede in der Structur zwischen chasmogamen und kleistogamen Blüten blieben dabei ausser Betracht, wie ganz deutlich aus dem folgenden Zitat Darwin's hervorgeht. „When however, it is believed on fairly good evidence that the flowers on a plant in its native country do not open on any hour of the day or night, and yet set seeds capable of germination, these may fairly be considered as cleistogamic, notwithstanding that they present no peculiarities of structure.“¹⁾

Darwin rechnete bekanntlich solche Pflanzen, wie *Lathyrus Nissolia* und verschiedene *Orchideae* mit geschlossenen, sonst aber normal gebildeten Blüten zu den kleistogamen Pflanzen.

Später hat Hansgirg eine Gruppe von Pflanzen unter dem Namen Pseudo-kleistogamer Pflanzen unterschieden: das sind solche Pflanzen deren Blüten unter bestimmten Bedingungen geschlossen bleiben können.

Aus der Umschreibung dieser Blüten, im Botanischen Centralblatt 1894 Bd. 59, pag. 135 geht klar hervor was Hansgirg darunter verstand. „Pseudo kleistogame Blüten sind solche die sich nur bei ungünstigen äusseren Bedingungen nicht öffnen und in denen dann Autogamie stattfindet. Ursachen dieser Erscheinung sind: Mangel an Beleuchtung, an Wärme oder Feuchtigkeit, oder Ent-

1) Darwin l.c. pag. 312

2) Hansgirg. Physiologische und phycophytologische Untersuchungen 1893.

„wickelung unter Wasser.“ Hansgirg unterschied denn auch: photo-, hydro- und thermo-kleistogamen.

Der Begriff: Pseudo-kleistogame Blüten darf deshalb nicht verwechselt werden mit dem der „echten“ kleistogamen. Die erstere sind chasmogame Blüten, welche durch bestimmte äussere Bedingungen geschlossen bleiben können; die anderen dagegen sind Blüten, welche unabhängig von äusseren Einflüssen: Ernährung, Temperatur, Licht, Schatten, Untertauchen in's Wasser u. s. w. geschlossen bleiben, wo die Kleistogamie deshalb in den normalen Entwicklungsgang der Pflanze gehört.

Diese beiden Begriffe sind aber in der letzten Zeit nicht immer genügend auseinander gehalten.

In der *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropa's* von Kirchner, Loew und Schröter finden wir Z. B. (Lief. I pag. 50) die folgende Erklärung des Kunstausdrucks „Pseudo-kleistogam“: „geschlossen, bleidende Blüten, deren Organe keine wesentliche Verkleinerung oder Verkümmерung aufweisen“.

Hiermit sind also ganz unrichtig die echten kleistogamen Pflanzen in zwei Gruppen geteilt, von welchen jene, deren Blüten keine Reductionsbildungen zeigen, pseudo-kleistogame genannt werden. Dies widerspricht, wie aus dem eben Gesagten hervorgeht, so wohl der Auffassung Darwin's, wie jener Hansgirg's. Auch Goebel hält diese beiden Begriffe nicht aus einander und fasst, offenbar unter dem Ausdruck „Pseudo-kleistogam“ alle Pflanzen zusammen, welche keine Rückbildung nachweisen lassen, d. h. sowohl die pseudo-kleistogamen Hansgirg's wie die pseudo-kleistogamen in der Bedeutung welche Kirchner, Loew und Schröter dem Ausdruck gegeben haben. Weiter macht Goebel keinen unterschied zwischen kleistogamen und pseudo-kleistogamen. „Gibt man zu, dass die kleistogamen Blüten lediglich Hem-

„mungsbildungen darstellen, so liegt auch kein Grund „mehr vor, von den echten kleistogamen Blüten die „pseudo-kleistogamen“ zu unterscheiden. Es wurden darunter „solche Blüten verstanden, die mit den chasmogamen in „allem übereinstimmen, nur sich nicht öffnen. Hier setzt „die Hemmung der Entwickelung eben im letzten Stadium, „dem der Entfaltung der Blumenkronen vorausgehenden, „ein bei anderen schon im Verlauf der Entwickelung. „Aber es finden sich alle Abstufungen, auch kommen bei „einer und derselben Pflanze „echte“ kleistogame und „pseudo-kleistogame“ Blüten vor (z. B. *Impatiens noli tangere*), deshalb scheint mir eine terminologische Unterscheidung nicht erforderlich; will man sie aber machen, „so wäre es meiner Ansicht nach zweckmässiger, vor einer „Entfaltungs- und einer Entwickelungshemmung bei kleistogamen Blüten zu sprechen oder auch von einer habituellen „Kleistogamie, wie sie sich bei Pflanzen findet, die regelmässig und scheinbar unabhängig von äussern Bedingungen, kleistogame Blüten bilden und von induzierter Kleistogamie, welche auf verschiedenen Entwickelungsphasen hervorgerufen werden kann. Auch diese beiden Gruppen „sind aber nicht wesentlich, sondern nur der äusseren „Erscheinung nach voneinander verschieden,“ (pag. 677).

Diese Annahme Goebel's hängt also damit zusammen, dass er der Meinung ist, dass bei einer Pflanze Kleistogamie hervorgebracht werden kann durch verschiedene äussere Faktoren. So bemerkt er, das bei *Capsella bursa pastoris* an langen Infloreszenzen, welche zahlreiche Früchte ange setzt haben, die obersten Blüten bisweilen kleistogam werden. Die Bestäubung findet alsdann innerhalb der noch geschlossenen Blütenknospen statt; die Blumenkrone bleibt sehr klein und die Blüten öffnen sich nur ganz wenig.

Goebel schreibt dies dem Mangel an einen hinreichen den Zufuhr von Nahrungsstoffen zu, welche grösztenteils den vielen heranreifenden Früchten zuströmen. (pag. 772).

Auch bei *Pisum sativum* fand er an älteren, sich dem Ende der Vegetation nähern den Pflanzen kleistogame Blüten. Die Pollenkörner waren innerhalb der Knospe zur Keimung gelangt, zum Teil noch innerhalb der Antheren. Die Pflanzen standen übrigens unter günstigen äusseren Bedingungen, an einem sonnigen Standort und ganz frei. In beiden Fällen glaubt Goebel die Pflanzen seien kleistogam geworden wegen Mangel an hinreichenden Bildungsstoffen.

Meiner Ansicht nach kann man sie nur pseudo-kleistogam nennen, weil in beiden Fällen die Kleistogamie induziert worden ist durch zu geringe Zufuhr von Bildungsstoffen, eben so wie sie induziert werden kann durch Mangel an Beleuchtung, Mangel an Wärme, Untertauchen in's Wasser u. s. w.

Aber auch die von Goebel konstatierte Tatsache, dass bei beiden Pflanzen in den zuletzt gebildeten Blüten der Inflorescenz, die Bestäubung innerhalb der geschlossenen Blütenknospe statt findet, ist kein Beweis dafür, dass die Blüten kleistogam geworden waren, weil bei *Capsella bursa pastoris* oft und bei *Pisum sativum* wohl immer die Befruchtung innerhalb der geschlossenen Blüte statt findet 1).

Weder *Capsella bursa pastoris* noch *Pisum sativum* sind nach meiner Ansicht, kleistogame Pflanzen. Ich verstehe darunter nur solche, aus deren Samen wiederum kleistogame Pflanzen hervorgehen und dies ist bei diesen beiden nicht der Fall. Aus den Samen einer *Viola*, *Oxalis acetosella*, *Cardamine chenopodifolia* u. a. entstehen wieder kleistogame Pflanzen. Unter welchen Bedingungen ich meine Keimpflanzen kultiviere, in sehr fruchtbarem oder weniger fruchtbarem Boden, unter voller Beleuchtung oder relativem Schatten, immer werde ich bei ihnen zur rechten Zeit, die kleistogamen Blüten auftreten

1) Darwin Cross- and Selffertilisation. Chapt. 5. *Pisum sativum*.

sehen. Bei ihnen ist die Kleistogamie ganz unabhängig von äusseren Einflüssen; sie gehört in den normalen Entwicklungsgang der Pflanzen. Die allgemeine Annahme, dass die pseudo-kleistogamen Pflanzen in einem Übergangszustand zu den echten kleistogamen verkehren, ist unzutreffend. Dass sich zwischen „echter“ und „Pseudo-kleistogamie“ eine sehr scharfe Grenze ziehen lässt, wird aus einem der folgenden Abschnitte ganz klar werden.

Unter den einfachsten Formen kleistogamer Blüten, das heisst, unter denjenigen Formen, wo die kleistogame Blüte in allem übereinstimmt mit der chasmogamen (so weit wir darüber bei Mangel an geöffneten Blüten zur Vergleichung urteilen können) nenne ich zunächst

Myrmecodia tuberosa Becc.

Die Blütenkrone dieser *Rubiacee* ist hell-porzellanweiss und gleicht in jeder Hinsicht einer vollständig normalen Blüte, nur mit diesem Unterschiede, dass die 4 Zipfel der Krone oben genau an einander schliessen, ohne eine Öffnung oder Spalte frei zu lassen, die dem Saugrüssel eines Insektes Zugang gewähren könnte. Und doch würde ein Insekt hier einen schönen Vorrat Nectar einsammeln können; die Kronröhre ist meist bis zu $\frac{1}{2}$ der Höhe damit angefüllt. Ferner findet man in der Blüte vier Staubgefässe mit gut entwickelten Staubbeuteln. Die Staubfäden sind mit der Wand der Kronröhre verwachsen. Unter den Staubbeuteln sieht man noch, wie bei sehr vielen anderen *Rubiaceen*, einen dichten Ring von Haaren. Auch die Nar-



Myrmecodia tuberosa
Becc. Blüte im Längschnitt und von oben
in $\frac{3}{4}$ der natürlichen Grösse.

ben sind in der Zahl von vier vorhanden und haben die Eigentümlichkeit, dass sie sowohl an der Aussen- wie an der Innenseite mit zahlreichen Papillen besetzt sind.

Beim Öffnen einer jungen, noch nicht ausgewachsenen Blüte sieht man die Narben aus einander gewichen und über die Spitzen der noch geschlossenen Staubbeutel ausgetreten. Man kann dann wahrnehmen, dass diese Narben nicht, wie man erwarten sollte, mit den Staubgefassen abwechseln, sondern ihnen gegenüberstehen. Sie haben ein klebrigtes Aussehen, und da die Staubbeutel dann noch geschlossen sind, möchte man nicht einen Augenblick Bedenken tragen, die Blüte protogyn zu nennen.

Die Blütenkrone hat aber in diesem Stadium ihre volle Grösse noch nicht erreicht. Als bald wächst sie, in die Länge aus und nimmt bei diesem Wachsen die Staubgefasse mit. Die vier aneinander geschlossenen Staubbeutel gleiten dabei an dem Griffel und den Narben vorüber, was die notwendige Folge hat, dass die vier Narben zusammenschlagen und zu gleicher Zeit die Antheren aufbürsten. Da nun die Staubgefasse mit den Narben nicht alterniren und an der Aussenseite ebenso papillös sind wie an der Innenseite, bleiben die frei gewordenen Pollen-Körner an der Narbensäule hängen.

Sie keimen da leicht und schnell, desgleichen auch die nach unten fallenden Körnchen, die im Nectar die notwendigen Vorbedingungen für die Entwicklung ihrer Keimschläuche finden, und auch die wenigen in den Staubbeuteln zurückbleibenden Körnchen gehen zur Keimung über.

Die Pflanze ist sehr fruchtbar; jede Blüte erzeugt ihre Frucht mit vier Samen, die leicht zum Keimen gebracht werden können.

Die Blüte von *Myrmecodia tuberosa* bleiben somit immer geschlossen. Es ist nicht möglich, dass das Pollen einer anderen Blüte auf die Narben gelangt.

Die Pflanze ist mir bekannt von sehr verschiedenen Standorten in West-Java und von verschiedener Höhe über der Meeresoberfläche. Im botanischen Garten in Buitenzorg wird sie seit den letzteren 20 Jahren fortwährend kultiviert; auch habe ich sie selbst viele Jahre in meinem Privatgarten unter voller Beleuchtung so wie unter Schatten kultiviert; niemals aber habe ich auch nur eine einzelne offene Blüte gesehen. Man darf ganz gewiss annehmen dass ihre Kleistogamie von äusseren Bedingungen ganz unabhängig ist.

Die Frage ob die hier genannten Eigentümlichkeiten: die Abweichung in der Alternation der Narben mit den Staubgefassen, die papillöse Aussenseite der Narben und die spätere Streckung der Blütenkrone, welche die Staubfäden mit sich führt, als ebenso viele besondere Anpassungen betrachtet werden müssen, welche die Pflanze sich erworben hatte zur Sicherung der Selbstbestäubung, muss dahin beantwortet werden, dass die Pflanze alle diese Eigentümlichkeiten schon gehabt haben muss, bevor sich die Blüte geschlossen hat, sonst hätte sie niemals kleistogam werden können.

Es leuchtet ein, dass sie vorher schon sich selbst bestäuben konnte, sonst wäre sie beim Abschluss allen Insektenbesuches gewiss ausgestorben.

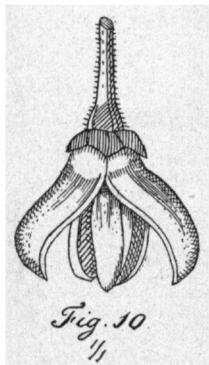
Der einzige Unterschied zwischen dieser kleistogamen Blüte und der früheren chasmogamen besteht also hierin, dass die Kronenzipfel nicht mehr auseinander weichen.

Artobotrys Blumei Hook. fil. et Thoms.

A. suaveolens Bl. *A. hamatus* Bl.

A. odoratissimus R. Br.

In dem *Anonaceen*-Geschlecht *Artobotrys* findet man einen Doppelkranz von je drei Blütenblättern verschiedener Grösse und Form. Die innern sind unten concav und

Fig. 10
" "

Artobotrys hamatus Bl.
Kleistogame Blüte.

Fig. 11
" "

Artobotrys hamatus Bl.
Bestäubung.

schliessen oben, wie aus Fig. 11 und 14 hervorgeht, genau aneinander. Sie bilden ihrer drei gleichsam eine Kammer, welche die Geschlechtsorgane in sich aufnimmt und nur drei Öffnungen an der Seite freilässt. Diese Öffnungen sind aber keine Thore, durch welche die Insekten eindringen können, denn durch die unten ebenfalls concaven äusseren Blüten-blätter werden die Zugänge genau abgeschlossen.

Die sechs Blütenblätter zusammen schliessen so genau aneinander, dass man eine beträchtliche Kraft anzuwenden hat, um sie von einander zu ziehen, um die Geschlechtsorgane bloss zu legen. Diese letzteren bestehen aus einer Säule von dicht aneinander schliessenden Fruchtknoten, deren jeder durch eine grosse, ovale Narbe gekrönt ist, und die von einem Cylinder von Staubfäden in unbestimmter Zahl umgeben sind, welche sehr kurze Filamente und längliche Antheren haben.

Fig. 12
" "

Artobotrys hamatus Bl.
Staubfäden
und Fruchtknotensäule.

Die Basis der sechs Blütenblätter schliesst ganz genau an diese Staubgefässe an. Wenn nun die Blüte ausgewachsen ist, fallen ihre sechs Blätter zu gleicher Zeit ab und nehmen bei ihrem Abfallen die Staubfäden mit den inzwischen aufgesprungenen Antheren mit (Fig. 11), die auf diese Weise an den Narben vorbeistreifen und dieselben mit Blütenstaub bedecken oder auch, was oft geschieht, einige Zeit an dem Secret der Narben kleben bleiben.

Bei *A. odoratissimus* bleiben die drei inneren Blütenblätter beim Abfallen oft mit einander verbunden. (Fig. 14).

Die grossen, ovalen und sehr klebrigen Narben, welche die Staubgefässe in ihrem Fall fest halten, der enge Anschluss der Blütenblätter unten an die Staubgefässe auf solche Weise, dass diese notwendig zugleich mit der Krone ablösen müssen, sind Eigentümlichkeiten, welche in hohem Grade der Bestäubung förderlich sind,



Fig. 13
5/4

*Artobotrys
hamatus* Bl.
Fruchtknoten.



Fig. 14
1/2

Artobotrys odoratissimus.
Bestäubung.



Fig. 15. 1/2

Artobotrys odoratissimus R. Br.
Kleistogame Blüten.

doch muss sie die Blüte — vielleicht früher in geringerem Grade — schon besessen haben, bevor sie kleistogam würde.

Auch hier dürfen wir also annehmen — sei es auch mit Vorbehalt, weil in diesem Geschlecht die chasmogamen Blüten nicht bekannt sind — und unter der Voraussetzung dass die ursprüngliche Stammform der gegenwärtig lebenden Arten offene Blüten getragen habe — dass die kleistogame Blüte keine Abweichungen von der chasmogamen zeigt. Nectar wird in diesen Blüten nicht gefunden.

Der Fruchtansatz ist ein sehr reichlicher.

Bei der Bearbeitung der von Knuth niedergeschriebenen Tagebuchaufzeichnungen sagt Loew¹⁾, dass die weisslichen Blüten schwach maiglöckchenartig duften und dass nach Knuth's Ansichten die Blütenfarbe und der Duft als Überbleibsel einer früheren Periode aufzufassen sind. Bei *Artabotrys Blumei* sagt er noch, dass Knuth meine Beschreibung bestätigen könnte.

„Die hellbräunlichen, duftlosen Blüten sind trotz ihrer ziemlichen Grösse recht wenig bemerkbar, zumal sie auch nur in geringer Zahl vorhanden sind.“

Dies ist nicht zu bestreiten, aber bei allen *Artabotrys*-arten ist es übrigens Regel, dass sie Hunderte von Blüten zu gleicher Zeit tragen. Aus jeder Blüte gehen grosse, scharlachrote, eiförmige, zugespitzte Früchte hervor, deren Anzahl auf sechs steigen kann.

Cyathocalyx Zeylanicus Champ.

In dem Geschlecht *Cyathocalyx* sind die verschiedenen Blütenteile ebenso geordnet wie bei *Artabotrys* und hat

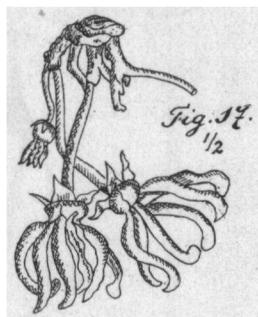


Fig. 16.
101

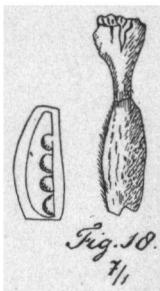
*Artabotrys
odoratissimus.*
Fruchtknoten.

¹⁾ Handbuch der Blütenbiologie. Begründet von Dr. Paul Knuth III. Band. Unter Mitwirkung von Dr. Otto Appel bearbeitet und herausgegeben von Dr. Ernst Leew. pag. 307/308.

der Schluss und die Bestäubung auf gleiche Weise statt. Ich glaube hier auf die Beschreibung dieser Pflanze und die gefärbte Tafel in den Annales du jardin botanique de



Cyathocalyx obtusifolius.
Kleistogame Blüten.



Cyathocalyx obtusifolius.
Fruchtknoten.

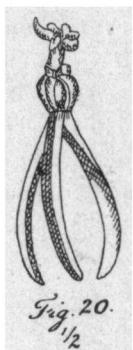
Buitenzorg, hinweisen zu dürfen. In Bezug auf andere Arten von *Cyathocalyx* kann mitgeteilt werden, dass sie sich gerade so verhalten wie *C. Zeylanicus*.

Der Kürze wegen, glaube ich den Leser auf die hier bei-



Cyathocalyx sumatranus.

Kleistogame Blüte.



C. sumatranus.

Nach der Entfernung der Geschlechtsorgane.
drei äussern Blütenblätter.



C. sumatranus.

gefügten Blütenfiguren von *C. obtusifolius* und *C. sumatranus* hinweisen zu dürfen, welche den Icones Bogorien-

ses Vol. I. entnommen sind. In dem schon oben erwähnten Handbuch der Blütenbiologie finden wir betreffs dieser Pflanze die folgende Bemerkung: „Der Grund der „Kleistopetalie dieser von Burck abgebildeten Art dürfte „nach Knuth in der Unscheinbarkeit und Unzugänglichkeit der Blüten zu suchen sein. Die Blüten sind zwar „gross (5 cM. im Durchmesser), aber grün und nur in geringer „Anzahl vorhanden; dabei sind sie so unter den Blättern „verborgen, dass sie kaum bemerkbar sind. Die in den „Tropen nur sehr spärlich vorhandenen Insekten werden „daher den Blüten wenig Beachtung schenken, weshalb „die Blumen auf den sicheren Weg der kleistogamen „Bestäubung angewiesen sind und sich gar nicht öffnen. „Die Ausbildung der grossen eiförmigen Früchte erfolgt „regelmässig.“

Der Meinung, dass dies die Ursache des Entstehens der Kleistogamie bei dieser Pflanze sein sollte, dürften gewiss nur wenige Biologen sich anschliessen.

Anona muricata.

Eine, was die Einrichtung ihrer Blüten betrifft, recht interessante Pflanze ist die in allen Tropenländern kultivierte *Anona muricata* Dill., eine Pflanze aus den Antillen, welche einer der bekanntesten Fruchtbäume Java's geworden ist zugleich mit zwei andern Arten dieses Geschlechtes: *A. squamosa* L. aus West-indien und *A. reticulata* L. wie die erstgenannte von den Antillen herkunftig.

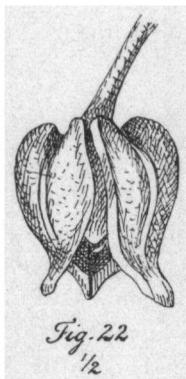
Wie wohl zum nämlichen Geschlechte gerechnet, weichen doch diese Pflanzen, was die Blüten betrifft, bedeutend aus einander ab, so dass schon de Martius in die Flora Brasiliensis (Vol. XIII. pars I) das Geschlecht in zwei Sectionen geteilt hat: *Guandabani* welche sich unterscheiden durch zwei Kränze von 3 wohl entwickelten Blütenblättern, wozu *A. muricata* gehört und *Attae* in welcher letzteren Section der innere Kranz von Blütenblättern zu

8 sehr kleinen Schuppen reducirt ist, oder oft gänzlich fehlt.

Die beiden letzteren Arten will ich hier unten bei jenen kleistogamen Pflanzen, in deren Blüten man gewisse Rückbildungsscheinungen antrifft, besprechen. . .

Die *Guanabani* aber kommen durch den Besitz zweier Kränze von Blütenblättern mehr mit den schon besprochenen Geschlechtern *Artobotrys* und *Cyathocalyx* überein.

In der Section *Guanabani* aber finden wir eine Besonderheit, welche ich meines Wissens in keinem andern Pflanzengeschlecht gefunden habe, und auf die schon Baillon die Aufmerksamkeit gelenkt hat, nämlich, dass darin Arten angetroffen werden, bei welchen der äussere Kranz von Blumenblättern eine *praefloratio valvata* und der innere Kranz eine *praefloratio inbricata* besitzt, während die anderen Arten sich durch eine *praefloratio valvata* kenn-



Anona muricata Dill.
Kleistogame Blüte.



Anona muricata Dill.
Nach der Bestäubung
mit an den Narben
hängenden Staubfäden.



Anona muricata Dill.
Blütenblatt des
inneren Kranzes.

zeichnen, welche im ganzen *Anona*-geschlecht und auch in nahe verwandten Geschlechtern, die allgemeine ist.

¹⁾ Baillon Histoire des Plantes. Vol. I. pag. 229. Adansonia VIII. pag. 265.

„Les pétales intérieures s'amincent sur les bords et s'imbriquent fortement dans le préfloraison.“

Zu diesen Pflanzen mit *praefloratio valvata* und *imbricata* gehören *A. muricata* und *A. involucrata*.

Bei *A. muricata* schliessen die drei innern Blütenblätter von Anfang bis zu Ende genau über die Staubgefässe und Fruchtknoten hin, so dass diese dem Wind und den Inseeten abgeschlossen sind, während die drei dicken, lederartigen, äusseren Blütenblätter aus einander weichen so bald die Blüte ausgewachsen ist. Die sehr zahlreichen Fruchtknoten, welche mehr oder weniger mit einander verwachsen sind und später den „zuurzak“ bilden, stellen eine Säule in der Mitte der Blüte dar und sind von den in 20 oder mehr Reihen, spiraling angeordneten Staubfäden mit kurzen Filamenten umgeben. Jeder Fruchtknoten ist von einer Narbe gekrönt, welche nahezu eben so lang ist als das Ovarium und welche auf ähnliche Weise, wie wohl in geringerem Grade als bei *Uvaria* eine grosse Menge Secret absondert, so dass die Säule der Fruchtknoten gleichsam mit einer dicken Schicht fadenziehenden Schleimes bedeckt ist. Die Blüte ist hängend, eben so wie bei *Artobotrys* und *Cyathocalyx*. Die Blütenblätter, unten mit einem nach innen gebogenen Nagel am Blütenboden befestigt, (fig. 25), schliessen genau an die Staubgefässe an. Wenn die Blüte ausgewachsen ist, fallen die Blütenblätter zu gleicher Zeit ab und die Bestäubung hat dann weiter auf die nämliche Weise statt wie bei *Artobotrys*. Dieses Abfallen der Blütenblätter kann man oft in den frühen Morgenstunden wahrnehmen, man kann dabei feststellen dass die Narben nicht nur reichlich bestäubt werden, sondern dass auch vielfach die Antheren in ihren Fall von den Narben aufgefangen werden und daran hängen bleiben (Fig. 23).

Die Blüte von *Anona muricata* zeigt also diese Besonderheit, dass sie, oberflächlich betrachtet, durch das Auseinanderweichen der äusseren Blütenblätter, wie eine

chasmogame erscheint, dennoch ist sie durch die imbri-cative Deckung der inneren Blütenblätter eben so wohl eine kleistogame Blüte wie jede andere.

Vergleichen wir die Blüte von *A. muricata* mit derjenigen der anderen Arten der Section *Guanabani*, welche nicht kleistogam sind und nehmen wir an, dass sie alle von einer gemeinschaftlichen Stammform mit einer klap-pigen Anordnung der beiden Kränzen der Blütenblätter abstammen, so haben wir hier eine kleistogame Blüte, welche statt einer Rückbildung erfahren zu haben, hin-gegen eine Vergrösserung der drei inneren Blütenblätter aufweist.

Homalonema.

Nur mit wenigen Worten will ich hier der Kleistogamie bei drei Arten von *Homalonema* erwähnen. Ich muss mich hier kurz fassen, weil es meine Absicht ist, bald die höchstinteressante Bestäubungsweise der Blüten in diesem Geschlecht mitzuteilen im Zusammenhang mit dem, was davon zu erwähnen ist in anderen *Aracēen*-geschlechtern: *Dieffenbachia*, *Aglaonema*, *Schismatoglossum*, *Philodendron* u.a.

Nur sei hier mitgeteilt, dass die Blüteneinrichtung und die Bestäubungsweise in dem Geschlecht *Homalonema* in mancher Hinsicht übereinstimmt mit der von *Philoden-dron bipinnatifidum* Schott, wie diese von W arning in Engler's Jahrbüchern beschrieben worden ist.

Ebenso wie bei dieser letzteren Pflanze öffnet sich in der Regel bei *Homalonema* die Spatha, so bald die weiblichen Blüten ihre Narben zur Entwicklung gebracht haben. Der obere Teil der Spadix, der die männlichen Blüten trägt, tritt dann für kürzere Zeit, aus der Spatha hervor, um nach der Verstaubung der Antheren sich wieder zurückzuziehen und aufs neue in die Spatha eingeschlos-sen zu werden.

Bei drei Arten aber öffnet sich die Spatha niemals; die

Blüten bleiben also während ihres ganzen Lebens eingeschlossen und die Befruchtung muss durch das eigene Pollen stattfinden.

Die Vergleichung der Blüten dieser kleistogamen Formen mit denjenigen verwandter Arten aus dem nämlichen Geschlechte, welche mit offener Spatha blühen, lehrt, dass zwischen diesen beiden Blüten keine Differenzen bestehen.

Goniothalamus giganteus Hk. et Th.

Das Geschlecht *Goniothalamus* ist ein sehr formenreiches, von welchem 14 Arten zu der Flora des Malaischen Archipels gehören, während nicht weniger als 27. Arten von King in seiner Monographie der *Anonaceae* aus Britisch Indien beschrieben sind. Auch sind von der Fiyi-inseln noch einige Arten bekannt. Ich habe den Bau der *Goniothalamus*-Blüte beschrieben und in natürlicher Grösse und Farbe abgebildet in den *Annales du jardin botanique de Buitenzorg*. Seitdem ist die Blüte von *G. Tapis* Miq. und *G. costulatus* Miq. durch Knuth beschrieben worden¹⁾. Ganz richtig sagt Knuth dass wenn die Blüten Insekten anlocken, diese doch verschlossene Thüren finden würden.

Dies gilt, so weit darüber aus den schönen Abbildungen aus King's Monographie zu urteilen fällt, auch für andere Arten dieses Geschlechtes, und ich glaube sogar, wir dürfen annehmen, dass alle bekannten Arten kleistogam sind. Die hier übergenommenen Figuren dürfen als Typus für den Bau der *Goniothalamus*-blüte gelten. Die drei inneren Blütenblätter sind ungefähr 2½ cent. lang und zusammen zu einer Kappe von sehr fester, mehr oder weniger holziger Structur mit einander verwachsen. Die Nägel dieser Kappe sind nach innen umgebogen und schliessen genau an den Staubfädenzyylinder an. Wie aus der Fig. 27 ersichtlich, lässt die Kappe drei Thore offen, durch welche Insekten

1) *Handbuch der Blütenbiologie* l. c.

nach innen gelangen könnten, wenn sie nicht genau und sehr fest durch die drei äussern Blumenblätter verschlossen

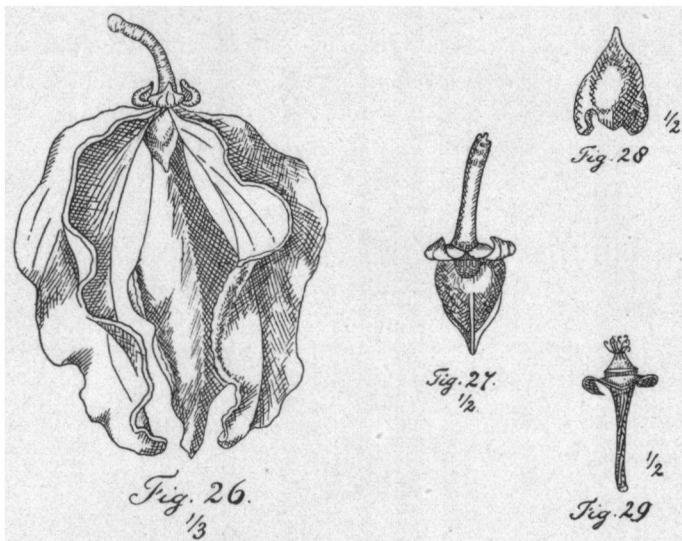


Fig. 26, 27, 28, 29 *Goniothalamus giganteus*.

Fig. 26. Die Blüte. Fig. 27. Die Blüte nach Entfernung der äusseren Kronblätter. Fig. 28. Die inneren Kronblätter.
Fig. 29. Die Blüte nach der Bestäubung.

würden. Diese wachsen sehr stark in die Länge und Breite, bis sie ungefähr 5 mal länger sind als die inneren Blumenblätter, während die Farbe allmählig schöner wird, je mehr die Staubgefässe und Pistille ihrer Reife entgegengehen.

Die Blüte öffnet sich aber nie; in so weit nämlich die Kronblätter niemals aus einander weichen. Die von den inneren Blumenblättern gebildete Kappe fällt zugleich mit den äusseren ab. Wäre das nicht der Fall, so könnte man noch glauben, dass schliesslich durch das Abfallen der äusseren Blütenblätter die Thore für die Besucher geöffnet würden. Aber dem ist nicht so. Oft habe ich bei ausgewachsenen Blüten durch ein saches Tupfen an den Blüten-

stiel die Kronblätter und Staubgefässe zugleich zum Abfallen gebracht, und stets könnte ich dabei wahrnehmen, wie vollkommen die Bestäubung war.

Die Narben sind auch bei *Goniothalamus* sehr gross, mehr oder weniger nach allen Seiten gekehrt (Fig. 29) und werden reichlich mit Pollen bedeckt. Häufig auch sah ich ganze Staubbeutel an den Narben festkleben, gerade so wie bei *Anona muricata*. Die ziemlich geringe Grösse des inneren Kranzes von Blütenblättern im Verhältnis zu denen des äusseren Kranzes, ein Verhältnis das aber bei anderen Arten nicht so stark in den Vordergrund tritt wie bei *G. giganteus*, lässt an eine Reduction dieser inneren Blütenblätter glauben, und so bilden die Arten dieses Geschlechtes einen Übergang zu denjenigen *Anonaceen*, welche jetzt folgen und bei welchen die drei inneren Blumenblätter viel stärker reduziert sind oder auch wohl gänzlich fehlen.

Das erstere ist der Fall bei *Anona reticulata* L., welche zu der oben genannten Section: *Atlae* von de Martius gehört.

Anona reticulata L.

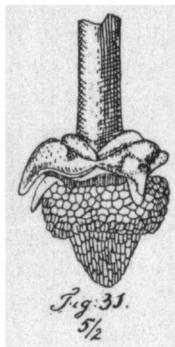
Diese Pflanze weicht sowohl in der Blütenform wie in der Weise wie die Pollenkörner auf die Narben gelangen, erheblich von dem, was bei *Anona muricata* mitgeteilt wurde, ab.

Die 3 äusseren Blütenblätter sind $2\frac{1}{2}$ c.M. lang und bilden unten gleichsam eine Kammer, welche die Geschlechtsorgane in sich aufnimmt. Niemals sind diese drei äusseren Blütenblätter ganz mit der Innenfläche mit einander verwachsen, aber weil sie dick und fleischig sind, dreieckig im Durchschnitt und nur oben auseinander weichen, wenn die Blüte ausgewachsen ist, schliessen sie doch den Insekten den Zugang zu den Staubgefässen hinlänglich ab. Die drei inneren Blütenblätter sind auf klei-

nen Schuppchen reduziert. Die drei äusseren hängen an der Basis mit einander zusammen, ohne jedoch verwachsen zu sein, eine Besonderheit, welche man nicht bei *A. muricata* findet. Dieser Zusammenhang ist für die Bestäubung von grosser Bedeutung. Gegenüber dem, was bei



Anona uticulata.
Blüte.



Anona muricata.
Nach Entfernung der
äusseren Kronblätter

so vielen anderen *Anonaceen* statt findet und auch bei der nahe verwandten *A. squamosa*, fallen die Blütenblätter bei der Reife nicht ab, sondern fangen sie allmählig zu vertrocknen und braun zu werden an welche Vertrocknung von einer leichten Zusammenziehung begleitet wird. Die Nägel der Blumenblätter greifen unter den Staubfädenzylinder hindurch, infolge dessen bei der Zusammenziehung der Krone, die Staubgefässe los lassen und gleichsam auf die Narben getrieben werden, wo sie hängen bleiben. Die Bestäubung ist vollkommen; aus jeder Blüte geht eine Frucht hervor.

Anona squamosa L.

In sehr vielen Hinsichten, sowohl in der Form wie in der Grösse, kommt die Blüte von *A. squamosa* mit der der vorigen Art überein. Sie weicht aber davon ab, weil die

innern drei Blumenblätter nicht mehr zur Entwicklung kommen und die drei äusseren nicht an der Pflanze vertrocknen, sondern wie eine Kappe abfallen.

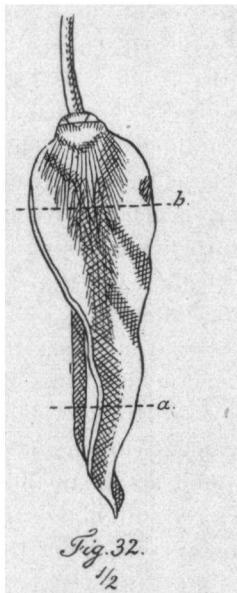
An diese *Anona*-Arten schliessen sich was die Blüten-einrichtung betrifft die Arten des Geschlechtes *Unona* aus der Section *Dasymaschalon* Hook f. et Thoms. n.l. *U. Dasymaschala* Bl. var. *Blumei* Hook. fil.; *U. coelophlaea* Scheff. und *U. cleistogama* Nob. an, bei welchen Arten die drei innern Blütenblätter nicht mehr gefunden werden. In den Annales du Jardin botanique habe ich von diesen *Unona*-Blüten eine Beschreibung gegeben. Auch findet man da eine Abbildung in natürlicher Grösse und Farbe von *U. cleistogama* sowohl von der ganzen Blüte als von der Blüte nachdem die Krone abgefallen ist.

Statt hier zu wiederholen was da von dieser Blüte gesagt wurde, will ich ein Zitat übernehmen aus Boerlage's „Notes sur les *Anonacées*“¹⁾ mit den Abbildungen, welche der Beschreibung hinzugefügt wurden und welche in dieser Hinsicht vollständiger sind als die meinigen weil Boerlage die Abbildung eines Fruchtknotens mitsamt einen Durchschnitt der Krone auf verschiedener Höhe hinzugefügt hat.²⁾

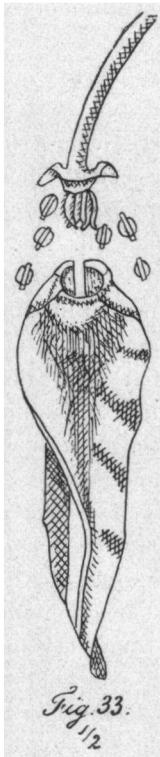
„Dans la section *Dasymaschalon* les pétales extérieurs „charnus et jaunes depuis leur naissance se touchent dans „le bouton presque par toute la face intérieure, ils sont „repliés en dedans suivant la ligne médiane de manière „que la section transversale a la forme d'une étoile à trois „rayons (fig. 36), mais les parties basilaires creuses qui „renferment les organes sexuels, se touchent par les bords, „les pétales ne se séparent jamais, mais à la maturité des „organes sexuels ils se détachent à la base et tombent,

¹⁾ *Icones Bogorienses*. Vol. I. 2^{me} Fascicule. 1899.

²⁾ *Icones Bogorienses*. Vol. I. pag. 126.



Unona cleistogama Nob.
Die Blüte.



Unona cleistogama Nob.
Bestäubung.

„en entrainant les étamines, qui effectuent ainsi la pollinisation, impossible jusqu'ici.“

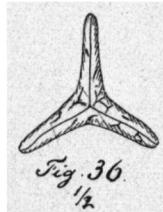
Bei *U. coelophlaea* sind die Blüten wie Scheffer sie beschrieben hat, gerade so eingerichtet wie bei *U. cleistogama*. Ebenso wenig wie bei letzterer sind die 3 Blütenblätter bei *U. coelophlaea* mit einander verwachsen, aber sie liegen, wie dies mit den Durchschnitten (Fig. 35 u. 36) am besten zu erläutern ist, fest gegen einander angedrückt. Bei vollkommener Reife, wenn die Krone sich vom Blütenboden loslässt, kommt es mitunter vor, dass die Ränder



Unona cleistogama Nob.
Fruchtknoten.



Durchschnitt
der Blumenkrone
bei b. Fig. 32.



Durchschnitt
der Blumenkrone
bei a. Fig. 32.

unter mehr oder weniger aus einander weichen wegen der Dehnung beim Lösen der Krone (Fig. 33).

Knuth sagt dass er beobachtet habe, dass zahlreiche *Trips* und oft sogar ein kleiner Käfer diese Spalten benutzen um in die Blüte einzuschlüpfen. Er hält daher Fremdbestäubung nicht für gänzlich ausgeschlossen, giebt aber zu, dass die Selbstbestäubung beim Abfallen der Blütenkrone erfolgt, wie ich das angedeutet habe. Wiewohl ich Gelegenheit gehabt habe sehr viele Blüten dieser *Unona* zu sehen und es mir auch ganz gut bekannt ist, dass kurze Zeit vor dem Abfallen der Blütenkrone eine geringe Auseinanderweichung der Blütenblätter stattfindet, habe ich doch niemals Insektenbesuch dabei wahrgenommen. Bedenkt man, dass die Blütenblätter sehr genau an die Geslechtsorgane anschliessen, wie dies aus dem Blüten-durchschnitt Fig. 35 leicht ersichtlich ist, so dass wirklich für einen Käfer, sei es auch ein sehr kleiner, kein Raum übrig bleibt, so fragt man sich unwillkürlich ab, ob Knuth vielleicht Insektenbesuch wahrgenommen hat bei einer Blüte, welche durch Pilze oder Insektenfrass abnormal geworden war. Der Durchschnitt zeigt hinreichend, dass

bei normalen Blüten auf Insektenbesuch nicht zu rechnen fällt.

Die Zahl der Pflanzen aus der Familie der *Anonaceen*, welche man zu den Kleistogamen rechnen muss ist mit dieser Übersicht noch keineswegs erschöpft.

Ohne Zweifel gibt es noch viel mehr Arten als die hier genannten, welche auf die nämliche oder entsprechende Weise dem Wind und dem Insektenbesuch abgeschlossen sind. Man vergleiche z. B. die Abbildung der Blüten in dem Geschlecht *Rollinia* in Baillon's *Histoire des Plantes* und die von *Oxymitra*, *Mitrella*, *Pyramidanthe* aus den *Icones Bogorienses*¹⁾ um bald davon überzeugt zu werden, dass diese Familie sehr reich ist an kleistogamen Pflanzen.

Eine andere Familie in welcher man eine beträchtlich grosse Zahl von kleistogamen Pflanzen findet, mit welchen ich aber aus eigener Erfahrung weniger bekannt bin, ist die der *Orchideae*. Darwin nennt *Schomburgkia*, *Cattleya*, *Epidendron* und *Thelymitra*, welche alle mit den hier besprochenen *Rubiaceae* und *Anonaceae* hierin übereinstimmen, dass ihre kleistogamen Blüten den chasmogamen ganz gleich sind.

In meiner vorigen Mitteilung über kleistogame Blüten habe ich einer *Chrysoglossum* von Java erwähnt, von welcher Pflanze H. O. Forbes mir vor einigen Jahren mitteilte, dass er sie niemals mit offenen Blüten währgenommen habe.²⁾ Welche *Chrysoglossum*-art das war hat Forbes niemals mitgeteilt, aber J. J. Smith, der neulich die Orchideen für „die Flora von Buitenzorg“ rediviert und beschrieben hat, nannte mir die folgenden Arten, welche

¹⁾ l. c. Pl. XLIII.

²⁾ Different forms pag. 313.

³⁾ Forbes. A naturalist wanderings in the Eastern Archipelago p. 95.

vollkommen kleistogam genannt werden können: *Bulbophyllum cleistogamum* Ridl. und *Liparis cleistogamum* J. J. Sm. n. sp. während von *Tainia penangiana* Hook. fil. im botanischen Garten in Buitenzorg die von Penang herkünftigen Exemplare immer offene Blüten tragen, und diejenigen, welche von Java und Amboina stammen, keine anderen als kleistogame Blüten hervorbringen.

Werfen wir jetzt einen Rückblick auf die hier genannten Pflanzen: *Myrmecodia tuberosa*, *Artabotrys* spec. div., *Cyathocalyx* spec. div., *Anona muricata*, *Homalomena* spec. div., *Goniothalamus* spec. div., *Anona reticulata*, *A. squamosa*, *Unona* spec. div., *Bulbophyllum cleistogamum*, *Liparis cleistogamum*, *Tainia penangiana*, *Schomburgkia*, *Cattleija*, *Epidendron*, *Thelymitra*, so heben wir hervor, dass sie alle dieses mit einander gemein haben, dass sie so vollkommen kleistogam sind dass die chasmogamen Blüten, *Tainia penangiana* ausgenommen, gar nicht bekannt sind.

Von den in der Literatur allgemeiner bekannten Pflanzen schliessen *Salvia cleistogama* und *Aspicarpa* ¹⁾ sich hier an. Bei vielen der genannten Pflanzen ist kein Unterschied, weder in Grösse noch in Bau zwischen den kleistogamen und den chasmogamen Blüten, so weit wir das wissen können, zu konstatiren.

Von *Anona reticulata*, wo wir von dem inneren Kranz von 8 Blütenblättern nur 8 kleine Schüppchen antreffen, welche in der nahe verwandten *A. squamosa* nicht mehr zu finden sind, würden wir vermuten können, dass hier eine Reduktion statt gefunden hätte. Jedoch ist die Reduktion gewiss von älterem Datum als die Kleistogamie, denn auch bei denjenigen Arten der Section *Attae*, welche nicht kleistogam geworden sind, sind, nach den Beschreibungen in der Flora Brasiliensis, nur 8 Blütenblätter zur

1) Darwin, Different forms. pag. 341.

Entwickelung gelangt. Ob dasselbe auch vom Unter-
schlecht *Dusymaschalon* gesagt werden kann, ist schwer
zu entscheiden; es scheint, dass die Arten dieses Unter-
geschlechtes, das sich von den anderen *Unona's* durch
den Besitz von 3 statt 6 Blumenblättern unterscheidet,
alle kleistogam sind.

Leichter ist darüber zu urteilen bei solchen Pflanzen,
bei welchen neben den kleistogamen auch chasmogame
Blüten bekannt sind. Auch unter diesen giebt es viele,
deren geschlossene Blüten entweder gar nicht oder nur in
unbedeutendem Grade von den chasmogamen abweichen,
als: *Lathyrus Nissolia*, ¹⁾ *Hordeum vulgare*, ²⁾ *H. distichum*, ²⁾
Juncus homalocaulis, ³⁾ *J. bufonius*, ⁴⁾ *Drosera rotundifolia*, ⁵⁾
D. intermedia, ⁶⁾ *Gentiana Pneumonanthe*, ⁷⁾ *Heteranthera*
reniforme, ⁸⁾ *Illecebrum verticillatum*, ⁹⁾ *Spergularia salina* ¹⁰⁾.

Daran schliessen sich Pflanzen wie *Lamium amplexicaule*,
bei welcher die ganze Blüte kleiner ist als die chasmogame,

- 1) Darwin. Different forms of flowers. pag. 326.
- 2) Hildebrandt. Monatsber. der K. Akad. der Wissensch. zu Berlin. Oct. 1872.
- 3) Buchenau. Pringsheim's Jahrbücher XXIV. pag. 163.
- 4) Batalin. Bot. Zeit. 1872. pag. 388. Ascherson. Bot. Zeit. 1871 u. 1872. Buchenau. Bot. Zeit. 1871. Pringsheim's Jahrbücher l. c.
- 5) Darwin. l. c. pag. 328. Knuth in Just Jahresbericht XXVII. II. 1899. pag. 450. Knuth. Blumen und Insekten auf den Nordfriesischen Inseln. 1894. Kirchner. Flora von Stuttgart. p. 322.
- 6) Knuth. Blumen und Insekten. l. c.
- 7) Graebner. Ueber gelegentliche Kleistogamie. Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. Berlin 1884.
- 8) H. Graf zu Solms-Laubach. Ueber das Vorkommen cleistogamer Blüten in der Familie der Pontederiaceae. Bot. Zeit. 1883. pag. 301.
- 9) Mac Leod. Bot. Jaarboek. *Dodonaea*. 1894. pag. 171.
- 10) Magnus. Ueber die Bestäubungsverhältnisse der *Spergularia salina* Presl. Verhandl. des bot. Vereins Brandenburg. 1888.

übrigens jedoch normal gebaut ist, *Heteranthera spicata* ¹⁾ wo nach Solms-Laubach das Perigon der kleistogamen Blüte von zarter Structur ist, *H. callaefolia* ¹⁾ Bohl, *H. Potamogeton* ¹⁾ Solms, *H. Kotschyana* ¹⁾ Fenzl. bei welchen von der 3 gewöhnlich vorhandenen Staubfäden, in der geschlossenen Blüte nur eine zur Entwickelung gekommen ist u. a. Hier sehen wir allmähige und stufenweise Uebergänge zu Pflanzen wie: *Ruellia tuberosa*, bei welcher die Krone, die Staubgefässe und der Fruchtknoten beträchtlich kleiner sind als bei den offenen Blüten; *Impatiens noli tangere* ²⁾ und *I. fulva* ²⁾, *Linaria spuria* ³⁾ u. a. bis endlich wiederum bei anderen Pflanzen die Rückbildungerscheinungen viel mannigfacher werden: *Vandellia nummularifolia* ⁴⁾, *Campanula canescens* Wall. ⁵⁾ und viele andere verwandte *Campanula*-arten: *C. Kashmireana* Boyle, *C. corrugata* Wall. var. *Tibetica*, *C. alsinoides* Hf. et Th., *Ononis minutissima* ⁶⁾, *Viola* spec. div. ⁷⁾, *Oxalis acetosella*, *Cardamine chenopodifolia* ⁷⁾, *Specularia perfoliata* ⁷⁾ bei welchen in den kleistogamen Blüten oft nicht nur die Zahl der Staubgefässe, sondern auch die der Staubbeutel beträchtlich kleiner ist als in den offenen Blüten.

Aus diesem Überblick über die kleistogamen Pflanzen, (der aber bei weitem nicht vollständig ist ⁸⁾) geht hervor, dass eine Umschreibung, es seien „arrested buds“ nicht

1) Solms Laubach l. c.

2) Goebel l. c.

3) Darwin l. c. pag. 325. Leclerc du Sablon. Recherches sur les fleurs cléistogames. Revue générale de Botanique Tome XII. 1900. pag. 314.

4) Kuhn Bot. Zeit. 1867. pag. 65. Darwin l. c. pag. 324.

5) Hooker and Thomson. Journal Linnean Soc. Vol. II. 1857. pag. 7.

6) Darwin l. c. pag. 326.

7) Goebel l. c.

8) Darwin l. c. pag. 312.

zutreffend ist. Es giebt deren wie z. B. *Homalonema*, *Anona muricata*, *Goniothalamus giganteus* (Fig. 22 und 26) welche auch gar nicht diesen Eindruck machen, und wenn meine Ansicht über die Blüte von *Anona muricata* richtig ist, so haben wir hier ein Beispiel einer kleistogamen Blüte, welche grösser und vollständiger ist als die ursprüngliche chasmogame.

Bevor ich nun über das Wesen und die vermutliche Entstehungsweise der kleistogamen Pflanzen in nähere Betrachtungen trete, glaube ich dass es von Interesse ist, erst einen Augenblick bei der chasmogamen Blüte und ihrer Bedeutung für die kleistogame Pflanze zu verweilen.

III. Die chasmogame Blüte und ihre Bedeutung für die kleistogame Pflanze.

Bei der Beschreibung von *Ruellia* habe ich schon mitgeteilt, dass diese Pflanze unter den äusseren Bedingungen welche sie in der Natur findet, eine im Verhältnis zu den kleistogamen Blüten nur ganz unbedeutende Zahl chasmogamer Blüten hervorbringt. Unter den Tausenden von Exemplaren an einem Standort, wo die Pflanze in mehr als hinreichendem Mass die Bedingungen fand für eine so kräftige Entwicklung, dass sie sich gänzlich des Terrains bemächtigt hatte, war Monate lang die Zahl der offenen Blüten so klein, dass sie in keinerlei Verhältnis stand zu der enormen Zahl der in derselben Zeit gebildeten kleistogamen Blüten. Ich habe schon dargelegt dass das Verhältnis bedeutend günstiger war an einem anderen Standort, der offenbar fruchtbarer war, und das bei der Kultur unter günstigen Ernährungsverhältnissen die Zahl der offenen Blüten noch ansehnlicher war. Diese Mitteilung über das chasmogame Blühen bei *Ruellia* stimmt ganz zu dem, was A. W. Bennet mitgeteilt hat über das Auftreten von

chasmogamen Blüten bei wildwachsenden Pflanzen von *Impatiens fulva* in *Surrey* und zu den Beobachtungen Goebel's betreffs *Impatiens noli tangere* bei Ambach.

„In the early part of Sept. — sagt Bennet 1) — „I found „the inconspicuous flowered plants to outnumber those „with conspicuous flowers certainly in the proportion of „20 to one.

„Walking for half a mile along both banks of the stream „in some places thickly fringed with the plant, I had some „difficulty in finding thirty or forty specimens for the her- „barium. The two kinds of plants grow however completely „intermixed.

„I have never found the two kinds on the same branch, „occasionally on different branches of the same plant, „but more often on separate plants.”

Auch von *Impatiens noli tangere* findet man an ihren natürlichen Standorten in der Regel sehr wenige chasmogame Blüten. Goebel ist der Meinung, dass das Auftreten chasmogamer Blüten in enger Beziehung zu günstigen Ernährungsverhältnissen stehe, seien diese Bedingungen nicht erfüllt, so blühe sie nur kleistogam.

Er fand eine nähere Bestätigung dieser Meinung durch einen Kulturversuch, bei welchem die Pflanzen kultiviert wurden in Töpfen, die einen in Erde, die andern in reinem Sand. Ein Teil der Töpfe, wurden mit Nährlösung begossen, ein anderer Teil mit Leitungswasser. Auch die Töpfe mit Erde erhielten von Zeit zu Zeit Nährlösung.

Zunächst brachten alle Pflanzen kleistogame Blüten her- vor. Dann aber gingen sie nach und nach zur Bildung chasmogamer Blüten über. Sie brachten zunächst Inflorescenzen hervor mit 1—2 kleistogamen und darauf chasmogamen Blüten, um so dann weiter nur die letzteren zur

1) A. W. Bennet. Journal Linnean Society, Botany Vol. XIII.
1872 p. 147.

Entwickelung zu bringen. Ein einiges Exemplar machte eine Ausnahme, aber diese war eine kümmerliche Pflanze, die wegen einer unbekannten Ursache die übrigens reichlich angebotene Nahrung nicht ausnützen konnte. Die in Sand gepflanzten brachten nur kleistogame Blüten hervor. Goebel hebt hervor, dass diese Erfahrung die Beobachtungen welche man bei wildwachsenden Pflanzen machen kann, verständlich macht. Im Juli und August des vorigen Jahres hatte er Gelegenheit das Blühen von *Impatiens nolitangere* auf zwei verschiedenen Standorten bei Ambach genau zu beobachten.

Auf dem einen Standort — kiesigem Sand — standen etwa 100—200, auf dem anderen etwa 80 Exemplare von *Impatiens*. Bis Anfang August wurde an beiden Standorten an keinem einzigen Exemplare eine offene Blüte gefunden. Am 4. August waren am letztgenannten Standorte zwei Pflanzen, die je eine sogenannte Übergangsblüte trugen. Am 9. August hatte eine andere Pflanze eine chasmogame, aber etwas kleinere Blüte hervorgebracht und endlich folgte später eine andere mit einer chasmogamen Blüte von normaler Grösse.

Auf dem anderen Standort — dem kiesigen Sand — brachten die Pflanzen nur kleistogame Blüten hervor. Dagegen fand er auf einem dritten Standort, zwischen den kleistogam blühenden Pflanzen, einige Exemplare, welche mehrere chasmogame Blüten gebildet hatten.

Diese Pflanzen waren bedeutend grösser, die Blätter dunkler grün, so dass man daraus schliessen konnte, dass sie besser ernährt waren. Sie bildeten ein Gegenstück zu der oben erwähnten Pflanze, die trotz günstiger Ernährungsbedingungen nicht zur Bildung chasmogamer Blüten übergegangen war und zeigen wie diese, dass auf demselben Boden Pflanzen wachsen können, welche sich hinsichtlich des Blühens ganz verschieden verhalten können. In fruchtbarem Boden kann das eine oder das andere

Exemplar dann und wann nicht zur Entwicklung chasmogamer Blüten kommen, während umgekehrt auf weniger fruchtbarem Boden einzelne Exemplare bisweilen chasmogame Blüten hervorbringen können. Aber — so sagt Goebel — das beweist selbstverständlich nichts gegen die Abhängigkeit der Kleistogamie von Ernährungsverhältnissen, sondern zeigt nur, dass die Ausnutzungsfähigkeit gegenüber dem Boden bei den verschiedenen Pflanzen, je nach ihrer Kräftigkeit eine verschiedene ist (pag. 771).

Wenn Goebel hinsichtlich *Impatiens noli tangere* mitteilt, dass seiner Erfahrung nach sehr viele Pflanzen nicht über die Bildung kleistogamer Blüten hinauskommen und niemals die Stufe erreichen, auf der die chasmogamen Blüten auftreten, so gilt das nämliche auch für *Impatiens fulva* und *Ruellia tuberosa*.

Die Kulturversuche mit *Impatiens* und *Ruellia* haben jedoch ergeben, dass bei einer Kultur in fruchtbarem Boden die Pflanzen zum Hervorbringen chasmogamer Blüten angeregt werden können, und dies legt in der Tat die Vermutung nahe, dass vielleicht alle Pflanzen dieser drei Arten das Vermögen besitzen, chasmogame Blüten hervorzubringen, dass jedoch unter normalen Bedingungen in der freien Natur und unter den Ernährungsverhältnissen, welche sie da finden, dieses Vermögen bei den meisten Individuen latent bleibt.

Allein wenn man auch zugeben muss, dass die Beobachtungen in der freien Natur und die Ergebnisse der Kulturversuche auf grossen Einfluss eines fruchtbaren Bodens und günstiger äusserer Bedingungen auf das Auftreten chasmogamer Blüten weisen, so ist es doch sehr oft nicht möglich, alle Erscheinungen, welche dabei auftreten auf diese Faktoren zurückzuführen.

Wenn man an einem Standort zwischen vielen kleistogam blühenden Pflanzen, solche mit mehreren chasmoga-

men Blüten findet, dann kann das kleistogam-Blühen nicht ungünstigen Bodenverhältnissen oder anderen ungünstigen äusseren Faktoren zugeschrieben werden. Man möchte dann eher glauben, dass nur einzelne Individuen in hinreichenden Massen das Vermögen besitzen die guten Eigenschaften des Bodens auszunützen. Die Ursache des Kleistogam-Blühens findet man dann eher in der Pflanze selbst. Von besonderem Interesse ist es auch hier anzuführen was Adeline Schively¹⁾ über das Blühen von *Amphicarpaea monoica* mitteilt. Fräulein Schively hat das Blühen dieser Pflanze sowohl an ihrem natürlichen Standort, als unter Kultur beobachtet und bemerkt, dass sie weder an einem schattigen noch an einem sonnigen Standort offene Blüten hervorbringe. Nur da, wo Schatten und Sonnenschein mit einander abwechseln, bilden die Pflanzen ihre purpurnen chasmogame Blüten.

Ich zitiere hier wörtlich was sie darüber mitteilt:

„Along the banks of the Wissahickon, not far from Chestnut-Hill, lies a certain strip of land about a quarter of a mile in extent. It is an open space, not shaded by trees, and is a perfectly luxuriant mass of vegetation, abounding in tall weeds of various kinds, also a few shrubs. The stream is narrow and the high banks upon the opposite side give a due amount of shade in the afternoon. The soil is loose, very wet and sandy. Plants of *Amphicarpaea monoica* growing here are most vigorous specimens, rising to the height of six and eight feet, and are densely covered with ferruginous hairs.

„The best supply of purple flowers was found here, and the racemes were often compound. Strange to say the underground legumes were comparatively few, and most of them small.“

„One need, however, pass but a short distance up the

1) Adeline Schively l. c. p. 348.

„rocky hillside, covered with a dense growth of trees, to find in certain localities, plants of *Amphicarpa* in abundance, twining around each other and trailing over the soil, or occasionally rising higher. Only glimpses of sun-light through the thick foliage of the tree ever reach these plants. No purple flowers are borne here; sometimes a few green aerial ones; but the number of terrestrial flowers must be truly striking. If these localities are visited in spring the young plants form a close bed of green; later a dense tangled mass of vegetation results.”

Man sieht hieraus, dass der erste Standort war „an open space, not shaded by trees“ und mit „a due amount of shade in the afternoon“. Wäre gar kein Schatten da gewesen, so würden nach Fräulein's Schively's Erfahrung keine purpurnen Blüten hervorgebracht worden sein. „Plants exposed to constant sunshine, rarely produce purple flowers.“ Dieses Verhältnis lässt sich nicht so leicht erklären und auf Ernährungsbedingungen zurückführen, und solche Fälle findet man mehr in der Literatur. Ich werde bald zeigen dass hier noch ein anderer Faktor Einfluss auf das Auftreten chasmogamer Blüten ausüben muss, der oft von grösserer Bedeutung ist als derjenige, der bisher zur Erklärung angenommen wurde.

Auch gibt es sehr viele kleistogamen Pflanzen — zumal die hier oben beschriebenen *Anonaceen* und *Orchideen* — die unter welchen äusseren Bedingungen sie auch kultiviert werden, niemals chasmogame Blüten hervorbringen.

Ich werde später darauf zurückkommen und beschränke mich hier, der Tatsache dass die chasmogame Blüte sich leicht unterdrücken lässt Rechnung tragend, auf die Bemerkung dass man Recht hat an der Bedeutung dieser Blüte für die Erhaltung der Species zu zweifeln.

Mit der kleistogamen Blüte ist es ganz etwas anders, diese findet man immer an der Pflanze. Überall wo die Pflanze die Bedingungen für ihr Wachstum und ihre Ent-

wickelung findet, auf fruchtbarem und auf weniger fruchtbarem Boden, bei mehr oder weniger voller Beleuchtung, bei sehr verschiedenen Feuchtigkeitsgraden des Bodens und der Luft, im Ost- und West-Musson, in regenreichen und trockenen Sommern, kurz, unter den äusseren Lebensbedingungen, in derer Grenzen die Pflanze selbst leben kann, kommt die kleistogame Blüte zum Vorschein und, wie oben schon hervorgehoben wurde, oft sogar schon bei sehr jungen Pflanzen.

Ein paar Notizen will ich noch hinzufügen um zu betonen, dass auch bei anderen kleistogamen Pflanzen leicht wahrzunehmen fällt, dass die kleistogame Blüte in den Entwicklungsgang der Pflanze gehört, die chasmogame aber oft unterdrückt wird.

Oft hat man die Erfahrung gemacht dass wenn man eine Pflanze aus ihrem Vaterlande nach anderen Gegenden überbringt, die chasmogamen Blüten nicht mehr hervorgebracht wurden, obgleich die Pflanze übrigens unter den neuen Lebensbedingungen sich auf vorzügliche Weise entwickelte, bisweilen selbst im neuen Vaterland verwilderte.

*Viola nana*¹⁾ aus Britisch Indien z. B. wurde von Darwin in vielen auf einander folgenden Generationen gezüchtet; jeden Sommer brachte sie eine grosse Menge kleistogamer Blüten hervor, aber niemals eine chasmogame. Man wird behaupten, dass freilich die Kulturbedingungen im Warmhause in London von denen in Indien beträchtlich verschieden sind, aber auch in Calcutta verhalten sie sich in der Kultur, auf dieselbe Weise. Nur an ihrem natürlichen Standort (Sikkim Terrai) bringt sie beide Blütenarten hervor.

Viola Roxburghiana, eine indische Veilchenart wie die vorige, gab in London bei Darwin in der Kultur keine einzige offene Blüte aber eine grosse Menge kleistogame. In

1) Darwin. Different forms p. 319.

Indien aber trägt sie chasmogame so wie kleistogame Blüten.

Ruellia tuberosa deren Samen ich 1900 aus Batavia mitgenommen habe, blüht seit 1901 im botanischen Garten in Leiden mit kleistogamen Blüten, jedoch hat sie bisher noch keine einzige offene Blüte getragen.

Viola Ruppii aus Norditalien, in Frankreich verwildert, trägt in der Umgegend von Paris, nach Bois Duval nur kleistogame Blüten u. s. w.

Wenn wir erwägen, dass bei vielen kleistogamen Pflanzen gar keine chasmogamen Blüten vorkommen und dass diese bei anderen Pflanzen unter den normalen Lebensbedingungen in der freien Natur den kleistogamen gegenüber bei weitem in der Minderzahl bleiben und bei einer Veränderung der Lebenslage sehr oft unterdrückt werden, dann fragt man sich, welche dann die Bedeutung der chasmogamen Blüte bei diesen Pflanzen sei?

Um so mehr drängt sich uns diese Frage auf, wenn wir bedenken, dass sie auch bezüglich des Fruchtansatzes durchaus nicht günstig bekannt ist und oft selbst bei wildwachsenden Pflanzen keine Frucht trägt.

Von verschiedenen Veilchen-arten ist das allgemein bekannt.

Von *Voandzeia subterranea*, einer wichtigen Kulturpflanze in tropischen Ländern, welche auch auf Java von den Eingeborenen gezüchtet wird und welche fortwährend über dem Boden blassgelbe, offene Blüten trägt, haben diese letzteren, so viel man weisz, noch niemals Frucht getragen.

Von *Leersia oryzoides* sind die chasmogamen Blüten, welche sehr selten sind, steril.

Von *Vandellia nummularifolia* Don., kennt man aus Abessinien Pflanzen, welche beinahe ausschliesslich kleistogam Blühen und aus Sikkim und Khasya solche, welche fast nur chasmogame Blüten tragen¹⁾ und weiter noch

1) K u h n. Bot. Zeit. 1867. pag. 65—66.

aus Indien, welche welche regelmässig sowohl chasmogame als kleistogame Blüten hervorbringen.¹⁾ Nach Kuhn aber sind die chasmogamen Blüten dieser *Vandellia* steril.

Von *Eranthemum cinnabarinum* und *E. crenulatum*, bei welchen man ausser kleistogamen, zweierlei Arten von chasmogamen Blüten findet (worüber später): grosse und kleine, sind die grösseren vollkommen steril auch bei künstlicher Bestäubung und bei einer dritten Art: *Eranthemum bicolor*, wo sie nicht ganz steril sind, ist doch der Fruchtansatz kein ausgiebiger, weil sie weniger Samen geben als die chasmogamen Blüten der zweiten, kleineren Form.²⁾

Auch von *Amphicarpaea monoica* sind, nach Adeline Schively,³⁾ die grossen chasmogamen Blüten nahezu steril, besonders wenn die Pflanze kultiviert wird. Bei wildwachsenden Pflanzen dieser Art setzen nur 24 % der Blüten Frucht an. Bei im Gewächshause kultivierten Pflanzen war das Verhältnis nur 1½ %.

Von *Oxalis acetosella* sind die normalen Blüten hier und da u. a. im Kempischen Teil Flanderns steril und dies muss auch gesagt werden von den offenen Blüten von *Impatiens fulva*, in so fern diese Pflanze in England verwildert ist.

Was ist denn die Bedeutung der chasmogamen Blüte bei diesen Pflanzen?

Man weisz, dass Darwin dieser chasmogamen Blüte eine grosse Bedeutung zuschrieb weil sie eine gegenseitige Kreuzbefruchtung ermöglichte. Bei der Zusammenfassung seiner Betrachtungen über die Befruchtung der Orchideen,

1) Darwin. *Different forms.* pag. 324.

2) John Scott. *Dimorphism in Eranthemum.* Journ. of Botany. London 1872. pag. 161.

3) l. c.

4) Mac Leod. *Bot. Jaarboek. Dodonaea.* 1894. pag. 238.

1862, hatte Darwin schon die Meinung ausgesprochen, dass es ein allgemeines Naturgesetz wäre, dass kein einziges organisches Wesen, sich selbst während einer langen Reihe von Generationen befruchten könnte, aber dass eine Kreuzung mit einem anderen Individuum, sei es vielleicht mit langen Zwischenräumen, notwendig sei für die Erhaltung der Art.

Von diesem Satz hat Darwin einige Jahre später, eine nähere Bestätigung gefunden bei seinen ausführlichen Kulturversuchen mit gekreuzten und aus Selbstbefruchtung entstandenen Pflanzen.

Es war also ganz natürlich, dass Darwin der offenen Blüte bei Pflanzen, welche sich hauptsächlich durch Samen aus geschlossenen Blüten fortpflanzen, obengenannte Bedeutung beilegte. „As cleistogamic flowers are invariably „fertilised, and as they are produced in large numbers, they „yield altogether a much larger supply of seeds than do „the perfect flowers on the same plant. But the latter „flowers will occasionally be cross-fertilised, and their off- „spring will then be invigorated, as we may infer from „a wide-spread analogy.“

Obgleich man jetzt weisz, dass der genannte Satz auf eine allgemeine Gültigkeit keinen Anspruch machen kann, da sehr viele Pflanzen bekannt sind, welche sich seit Jahrhunderten nur auf ungeschlechtliche Weise oder durch eine fortwährende Selbstbefruchtung oder auch parthenogenetisch fortpflanzen, so halten nichtsdestoweniger noch immer viele Biologen unserer Zeit diese Fälle für relativ seltene Ausnahmen gegenüber der ungeheuren Menge von Pflanzen, welche eine Kreuzung für die Erhaltung der Fruchtbarkeit und Lebenskraft der Nachkommenschaft bedürfen. Wenn aber auch einige Biologen der Ansicht sind dass bei Betrachtungen über wichtige biologische Fragen dieser Tatsache Rechnung getragen werden soll, glaube ich dennoch, dass sie alle hinsichtlich der chasmogamen

Blüte und ihrer Bedeutung für die Art, sich zu Darwin's Meinung bekennen. Aus dem oben Mitgeteilten geht aber hervor, dass die Zahl der kleistogamen Pflanzen, welche keine chasmogamen Blüten bilden sehr beträchtlich ist, und diese Tatsache nebst dem sehr unregelmässigen und ziemlich seltenen Auftreten chasmogamer Blüten bei anderen und der konstatierten Sterilität dieser Blüten bei wiederum anderen Pflanzen, berechtigt zu der Frage, ob man nicht im allgemeinen diesen Blüten eine zu grosse Rolle und Bedeutung zuerkannt hat?

Selbstverständlich geht man von der Voraussetzung aus, dass die chasmogamen Blüten kreuzbefruchtete Samen hervorbringen und zweitens, dass die daraus entstandenen Pflanzen die Vorteile besitzen, welche nach Darwin's vergleichenden Experimenten, kreuzbefruchtete Pflanzen von solchen unterscheiden, die ihre Entstehung der Selbstbefruchtung verdanken.

Indem ich auf die zweite der hier genannten Voraussetzungen bald zurückkomme, erinnere ich zunächst an die Tatsache, dass die Erfahrung gelehrt hat, dass sehr viele Blüten, mögen sie denn auch offenbar eingerichtet sein um Insekten anzulocken, trotzdem fortwährend sich selbst befruchten. Ich nenne z. B. *Pisum sativum* welche so selten von Insekten besucht wird, dass selbst Mendel bei seinen Hybridisationsversuchen es nicht für notwendig erachtete, besondere Vorsichtsmaßregeln zu nehmen um die Blüten gegen Insekten zu schützen¹⁾.

Wenn wir die kleistogamen Pflanzen überblicken und uns bei jeder einzelnen Pflanze fragen auf welche Weise die chasmogamen Blüten befruchtet werden — so weit dies bekannt ist — so finden wir, dass die spontane Autogamie bei diesen Pflanzen die Regel ist und meistensfalls eine Regel ohne Ausnahme.

1) Siehe auch Darwin. *Crosse and Selffertilisation* chapt. V.

Es giebt einige darunter, besonders die Veilchen, bei welchen das eigene Pollen ohne Insektenhülfe nicht auf die Narbe kommen kann, doch sind auch diese mit dem eigenen Pollen befruchtet, vollkommen fruchtbar und geben die normale Samenzahl.¹⁾

Von *Lathyrus Nissolia*,²⁾ *Ononis minutissima*,³⁾ *Vandellia nummularifolia*,⁴⁾ *Impatiens noli tangere*⁵⁾ und *Oxalis acetosella*⁶⁾ wissen wie aus Darwin's Versuchen, dass sie vollkommen Frucht ansetzen, wenn sie unter einem Netz gegen Insektenbesuch geschützt werden.

Auch von *Lamium amplexicaule*,⁷⁾ *Spergularia salina*,⁸⁾ *Vicia lathyroides*,⁹⁾ *Polygala*,¹⁰⁾ *Ruellia tuberosa*,¹¹⁾ *Cardamine chenopodifolia*,¹²⁾ *Juncus bufonius*,¹³⁾ *Eranthemum cinnabarinum*,¹⁴⁾ *E. crenulatum*,¹⁵⁾ *Amphicarpaea monoica*,¹⁶⁾ *Schomburgkia*,¹⁷⁾ *Cattleya*,¹⁸⁾ *Epidendron*,¹⁹⁾ *Thelymitra carnea*²⁰⁾ ist bekannt, dass sie sich selbst bestäuben und so auch von den von Goebel unter den kleistogamen Pflanzen genannten *Capsella bursa pastoris*²¹⁾ und *Pisum sativum*,²²⁾ welche beide Pflanzen aber meiner Ansicht

- 1) Darwin. Different forms. pag. 316.
- 2) Darwin. Cross and Selffertilisation. Chapt. IX.
- 3) Darwin. Different forms. pag. 182.
- 4) Mac Leod. Bot. Jaarboek Dodonaea. 1893. p. 370.
- 5) Mac Leod. Bot. Centralbl. 1887. Bd. XXIX. p. 120. Schulz. Bibliotheca botanica. Bd. II. Heft 10. p. 17.
- 6) Just Jahresber. XXVI. (2) 1898. p. 397.
- 7) Mac Leod. Bot. Jaarboek Dodonaea 1894. p. 245.
- 8) Siehe oben.
- 9) Mir bekannt aus eigener Erfahrung.
- 10) Ascherson. Bot. Zeit. 1871. p. 553.
- 11) Scott l. c. p. 161.
- 12) Adeline Schively l. c.
- 13) Darwin. Fertilisation of Orchids. Second edition. p. 147.
- 14) Darwin l. c. p. 127.
- 15) H. Müller. Befruchtung der Blumen. p. 138.
- 16) Darwin. Cross and Selffertilisation. Chapt. IX.

nach, zu den Pseudo-kleistogamen zu rechnen sind. Die chasmogamen Blüten kleistogamer Pflanzen geben also selbstbefruchtete Samen.

Man wird gewiss hiergegen einwenden, dass jedenfalls eine Kreuzbefruchtung bei diesen Pflanzen nicht ausgeschlossen ist, und sie deshalb doch immer dann und wann gekreuzt werden können? Da muss ich anführen, dass bei vielen dieser Pflanzen, *Pisum*, *Vicia*, *Cardamine*, *Thelymitra* und die anderen von Darwin genannten *Orchideen*, die Befruchtung schon in der Knospe stattfindet, bevor die Blüten sich öffnen. Bei anderen aber bleibt die Möglichkeit, und besonders im Geschlecht *Viola*, muss eine Kreuzbefruchtung selbst sehr oft stattfinden.

Aber es ist eine sehr wichtige Frage ob es unzweifelhaft fest steht, dass die kleistogamen Pflanzen aus einer Kreuzbefruchtung einen Vorteil ziehen? Und ob die Annahme, dass eine Kreuzung für sie in irgend einer Hinsicht vorteilhafter wäre als die Selbstbefruchtung, dem Wesen der Kleistogamie nicht widerspricht?

Wenn wir annehmen dass dies der Fall ist und dass die kleistogamen Pflanzen in dieser Hinsicht keine Ausnahme auf die von Darwin aufgestellte Regel machen, folgt dann nicht daraus, dass eine fortwährende Selbstbefruchtung am Ende nachteilig für eine kleistogame Pflanze sein muss?

Und dies ist entschieden nicht der Fall. Es giebt viele Pflanzen, welche keineswegs für die Folgen einer fortwährenden Selbstbefruchtung empfindlich sind. Wir haben schon gesehen, dass alle bekannten Arten von *Goniothalamus*, *Artobotrys* und *Cyathocalyx* kleistogam sind, und wir wissen dass das nämliche der Fall ist mit allen Arten von *Viola*, welche zur Section *Momimum* gehören, vielleicht nur mit einer einzigen Ausnahme, *Viola tricolor*. Welche auch die Ursache der Kleistogamie in diesen Ge-

schlechtern gewesen ist, es lässt sich doch schwer annehmen, dass jede Art aus solchem Geschlechte, während ihres Daseins unter solchen Bedingungen verkehrt hat, dass sie von chasmogam-blühend kleistogam wurde. Eher werden wir annehmen müssen, dass alle jetzt lebenden Arten der genannten Geschlechter aus kleistogamen Stammformen entstanden sind, und diese ihrerseits ebenso, so dass wir uns schliesslich vorstellen müssen dass sie alle ihren Ursprung genommen haben aus einer kleistogamen Pflanze, welche die Stammform von allen Arten, welche wir davon jetzt auf der Welt verbreitet finden, geworden ist. Meiner Ansicht nach liegt diese Betrachtungsweise am meisten auf der Hand, wiewohl man sich auch vorstellen könnte, dass die jetzt lebenden Arten ehedem alle chasmogame Blüten getragen, und nur die Neigung, ihre Blüten zu schliessen, von der gemeinschaftlichen Stammform geerbt hätten, eine Neigung welche bei den verschiedenen Arten, kürzere oder längere Zeit latent geblieben sein kann.

Aber welcher Betrachtungsweise man auch den Vorzug geben will, das Resultat, wozu man immer kommen mussz is dieses, dass die Pflanzen sich seit unberechenbaren Zeiten ohne Kreuzung fortpflanzt haben.

Zur Zeit Darwin's waren nur zwei Pflanzen bekannt, deren chasmogame Blüten unfruchtbar waren und welche sich deshalb nur durch kleistogame Samen fortpflanzten: *Voandzeia* und *Leersia* ¹⁾.

Wenn Darwin mehere solche Pflanzen gekannt hätte, würde er ohne Zweifel über die chasmogame Blüte anders geurteilt haben.

Aber überdies darf nicht vergessen werden dass Darwin ausdrücklich mitteilt, dass er seinen Schluss über die Bedeutung der chasmogamen Blüte namentlich gezogen habe „from a wide-spread analogy.“

1) Darwin. *Different forms* pag. 341.

Recueil des trav. bot. Neerl. N°. 2. 1905.

Die Resultate seiner vergleichenden Kulturversuche mit Pflanzen aus gekreuzten und aus kleistogamen Samen, hatten ihm „only a small amount of direct evidence“ gegeben.

Zweimal hat Darwin solche Versuche gemacht; einmal mit *Vandellia nummularifolia* und einmal mit *Ononis minutissima* und wie bald gezeigt werden soll ist dabei die Frage, welche Pflanzen d. h. die gekreuzten oder die aus kleistogamen Samen kultivierten, die fruchtbarsten und die kräftigsten seien, unentschieden geblieben.

Ich muss bei diesen Versuchen einen Augenblick verweilen und hier hinzufügen, was über diesen Gegenstand bei einigen anderen Pflanzen, welche zwar keine kleistogamen sind, aber doch zu jenen gehören, welche sich fortwährend durch Autogamie fortpflanzen, bekannt ist.

Ononis minutissima.

Die gekreuzten Kapseln ergaben durchschnittlich 8.66 Samen, die durch spontane Selbstbefruchtung gebildeten Kapseln 2.38 und die kleistogamen 4.1 Samen. Die bei verschiedener Befruchtungsweise entstandenen Kapseln gaben daher Samen im Verhältnis von 100:65:110.

Aus dem Verhältnis 100:110 könnte man ableiten, dass Selbstbestäubung in der kleistogamen Blüte vorteilhafter sei als Kreuzbefruchtung der normalen Blüte. In der Tat würde in diesen Fall sehr viel dafür sprechen, weil es zeigt, dass die Capacität des kleistogamen Fruchtknotens grösser ist als diejenige des Fruchtknotens aus der normalen Blüte. In anderen Fällen jedoch könnte eine Vergleichung der Samenzahl in jeder Frucht zu einer unrichtigen Vorstellung des Sachverhältnisses führen. Häufig doch haben bei der allgemeinen Reduktion der Blütenteile auch der Fruchtknoten und die Zahl der Samenanlagen die Reduktion erfahren und oft ist dementsprechend bei kleistogamen

Pflanzen die Frucht der geschlossenen Blüte beträchtlich kleiner als diejenige der offenen Blüte (*Cardamine*, *Ruellia*, *Vandellia* u. a.) Bei anderen Pflanzen aber ist das keineswegs der Fall, und bei diesen ist dann die kleistogame Frucht grösser und bisweilen viel grösser als die chasmogame Frucht (*Commelina*, *Heteranthera* u. a.). Darum kann denn auch eine Vergleichung der Zahl der Samen bei Kreuzung und derjenigen in der kleistogamen Blüte keinen Maßstab abgeben für die Beurteilung der Frage, ob die Befruchtung der vorhandenen Samenanlagen besser bei einer Befruchtung mit fremdem Pollen als bei einer solchen mit dem eigenen stattfinde. Will man dies wissen, so muss die chasmogame Blüte absichtlich sowohl mit fremdem als mit eigenem Pollen befruchtet werden. Eine Vergleichung der Anzahl der produzierten Früchte und der Samen pro Frucht, die bei diesen beiden Befruchtungsweisen entstanden sind, gibt dann einen Maßstab zur Beurteilung.

Solchen Maßstab haben wir aber für *Ononis* nicht. Das obengenannte Verhältnis 100 : 65 lehrt zwar, dass bei künstlicher Kreuzung mehr Samen gebildet werden als wenn die Pflanzen, unter einem Netz, sich selbst überlassen werden, aber nicht dass bei künstlicher Kreuzung mehr Samen gebildet werden als bei künstlicher Selbstbestäubung.

Solch einen Versuch hat Darwin aber bei einer anderen kleistogamen Pflanze angestellt: *Oxalis acetosella*. Bei dieser wurden zwölf Blüten mit Pollen einer anderen Pflanze befruchtet, 10 von diesen produzierten Kapseln, welche im Durchschnitt 7.9 Samenkörner enthielten. Vierzehn Blüten wurden mit ihrem eigenen Pollen befruchtet, und 11 von diesen ergaben Kapseln, welche durchschnittlich mehr Samen enthielten, nämlich 9.2.

Oxalis war somit bei Selbstbefruchtung fruchtbarer als bei Kreuzbefruchtung.

Die Samenkörner der gekreuzten chasmogamen und der selbstbefruchteten kleistogamen *Ononis*-Blüten wurden zur Keimung gebracht, aber nur zwei Paare keimten zu der nämlichen Zeit. Diese wurden auf den entgegengesetzten Seiten desselben Topfes gepflanzt.

Im ersten Jahre waren sie von genau

derselben Höhe . . $4\frac{1}{2} : 4\frac{1}{2} = 100 : 100$.

Im zweiten " war das Verhältnis $23 : 20 = 100 : 87$.

Im dritten " " " $81\frac{1}{2} : 26\frac{1}{2} = 100 : 82\frac{1}{2}$.

Im vierten " " " $89\frac{1}{2} : 84\frac{1}{2} = 100 : 88$.

Diese Zahlen zeigen, dass die kleistogamen im zweiten Jahre und besonders im dritten zwar kleiner waren, dass sie aber im vierten Jahre anfingen sich zu erholen und so kann man daher fragen, welche die Resultate gewesen wären, wenn der Versuch ein Jahr länger fortgesetzt wäre. Sehen wir uns den Versuch etwas genauer an, so geht aus der hier folgenden Übersicht der Höhen, zu welchen die beiden gekreuzten Pflanzen (welche ich A und B nennen werde) und die beiden kleistogamen (C und D) in diesen vier Jahren gewachsen waren hervor, dass die Pflanze C im zweiten Jahre, durch zu starkes Wachstum Schaden erlitten hatte. Statt 7 Zoll, wie A und B, wuchs sie $8\frac{1}{4}$ Zoll. Im folgenden Jahre schadete ihr dies noch.

Die kleistogame Pflanze D hingegen nahm im zweiten Jahre beinahe nicht an Höhe zu, aber im dritten wuchs sie besser und im vierten Jahre übertraf sie an Wachstum alle anderen.

Mit Recht darf man deshalb fragen, was die Resultate würden gewesen sein, wenn die Pflanzen ein Jahr länger gelebt hätten.

A.	B.	C.	D.
4.5	4.5	4.5	4.5
$11. \frac{4}{8}$	$11. \frac{4}{8}$	$12. \frac{6}{8}$	$7. \frac{2}{8}$
$16. \frac{4}{8}$	$15. \frac{1}{8}$	$14. \frac{5}{8}$	$11. \frac{4}{8}$
$20. \frac{3}{8}$	$19. \frac{2}{8}$	$17. \frac{4}{8}$	$17. \frac{2}{8}$

Dass die kleistogamen Pflanzen schlechter wuchsen als die chasmogamen, ist deshalb keine bewiesene Tatsache.

Vandellia nummularifolia. ¹⁾

Sechzehn durch eine Kreuzbefruchtung entstandene Früchte, enthielten im Durchschnitt 93 Samenkörner und dreizehn Früchte aus den selbstbefruchteten vollkommenen Blüten 62 Samenkörner, somit im Verhältnis von 100 : 67.

Darwin vermutete jedoch dass dieser bedeutende Mehrbetrag zufällig war, da bei einer Gelegenheit neun gekreuzte mit sieben selbstbefruchteten Kapseln, (welche Kapseln in der obigen Zahl eingeschlossen waren) beinahe genau dieselbe mittlere Zahl von Samen enthielten. Das Maximum Samen in einer Kapsel war in beiden Fällen beinahe gleich: 137 und 135.

Im folgenden Jahr bestimmte Darwin die relative Fruchtbarkeit durch Zählung der von 6 gekreuzten und von eben so vielen selbstbefruchteten Pflanzen hervorgebrachten Früchte. Es zeigte sich jetzt, dass die gekreuzten Pflanzen weniger Früchte hervorbrachten als die selbstbefruchteten, im Verhältnis von 100 : 126, und dass die kleistogamen Früchte der gekreuzten Pflanzen auch etwas weniger Samenkörner enthielten als die kleistogamen Früchte der selbstbefruchteten Pflanzen, im Verhältnis von 100 : 106.

In Bezug auf das Wachstum ergab der Versuch, dass 20 gekreuzte Pflanzen sich zu 20 selbstbefruchteten von den vollkommenen Blüten verhielten wie 100 : 99, und zu 20 selbstbefruchteten Pflanzen von den kleistogamen Blüten wie 100 : 94.

Der Versuch wurde wiederholt mit dem einzigen Unterschied, dass die Pflanzen etwas dicht gedrängt wuchsen.

1) Darwin. Cross- and Selffertilisation. Chapt. 3.

Jetzt war in Bezug auf die Höhe das Verhältnis 100:94 und in Bezug auf das Gewicht 100:97.

Aus diesen verschiedenen Tatsachen können wir schliessen — so sagt Darwin, — dass die gekreuzten Pflanzen einen gewissen wirklichen, obschon sehr unbedeutenden Vorteil an Gewicht und Höhe vor den selbstbefruchteten erlangten, wenn sie in Concurrenz mit einander wuchsen.

Die gekreuzten Pflanzen standen indessen an Fruchtbarkeit den selbstbefruchteten nach.

Diese Ergebnisse lassen also die Frage ebenso unbeantwortet als der Versuch mit *Ononis minutissima*.

Bei der Zusammenfassung¹⁾ sagt Darwin, dass dieser Fall unentschieden bleibt.

Darwin hat aber auch noch mit einer anderen Pflanze einen solchen Versuch vorgenommen. Diese war zwar keine kleistogame Pflanze, aber doch eine welche immer, noch vor der Entfaltung der Krone, sich selbst befruchtet, so dass sie in dieser Hinsicht auf eine Stufe gestellt werden kann mit einer kleistogamen.

Diese Pflanze war *Pisum sativum*. Es zeigte sich bei dem Versuch dass eine Kreuzung zwischen den Individuen einer und derselben Varietät, der Nachkommenschaft keinen Vorteil brachte²⁾. Die gekreuzten Pflanzen verhielten sich betreffs ihrer Höhe zu den selbstbefruchteten wie 100 zu 115. Darwin sagt dabei, dass er auch kein anderes Resultat erwartet hätte, weil die Varietäten viele Generationen hindurch selbstbefruchtet worden waren, und

1) Darwin, Cross- und Selffertilisation. Deutsche Uebersetzung pag. 271.

2) Zum selben Resultat kam 1900 auch Erich Tschermak Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. Zeitschrift für das landwirtschaftliche Versuchswesen in Oesterreich. 5. Heft, 1900 und Biol. Centralbl. Bd. XX pag. 593.

weil sie in jeder Generation nahezu unter denselben Bedingungen gelebt hatten, und verglich dies mit den Ergebnissen seiner Versuche mit *Mimulus luteus* und dem „Hero“ von *Ipomoea purpurea* in der 7. Generation. Darwin geht also von der Ansicht aus, dass ursprünglich eine Kreuzbefruchtung auch für *Pisum sativum* vorteilhaft war, dass aber, weil die Pflanzen lange Zeit unter nahezu gleichen Bedingungen kultiviert worden sind und sich Generationen hindurch ausnahmslos sich selbst befruchtet haben, solch eine Kreuzung jetzt keinen Vorteil mehr bringen kann.

Die Eigenschaft von *Pisum sativum* dass sie nicht mehr empfindlich ist für die Folgen einer lange fortgesetzten Selbstbestäubung, betrachtet Darwin also als eine erworbene Eigenschaft. Bei den kleistogamen Pflanzen fallen jedoch die bei *Pisum* vorausgesetzten Folgen einer während langerer Zeit fortgesetzten, gleichförmigen Kultur ausser der Betrachtung. Die vollkommene Fertilität bei der Befruchtung mit eigenem Pollen kann keine allmählich erworbene Eigenschaft sein. Die Pflanze muss von Anfang an keinen Vorteil aus einer Kreuzung gehabt haben, sonst wäre sie niemals kleistogam geworden. Meiner Ansicht nach ist es wahrscheinlicher, dass *Pisum sativum* nie mals empfindlich für die Folgen der Selbstbefruchtung gewesen ist. Ihre Blüten und der reichlich abgesonderte Nectar, deuten zwar auf Mittel um Insekten zur Kreuzbefruchtung anzulocken, aber alle diese Einrichtungen müssen vielleicht betrachtet werden als ererbte Eigenschaften von einer Stammform, welche für die Folgen einer Selbstbefruchtung wohl empfindlich war.

Man könnte sich vorstellen, dass aus dieser Stammform, eine „kleine Art“ oder Unterart entstanden wäre, mit in dieser Hinsicht ganz anderen Eigenschaften, auf ähnliche Weise wie aus *Viola tricolor*, welche ausserordentlich empfindlich ist für die nachteiligen Folgen der Selbstbefruchtung.

tung, eine ganz autogame Unterart *Viola tricolor arvensis* entstanden ist.

Wenn wir jetzt zusammenfassen, was der Versuch mit *Ononis*, *Vandellia*, *Oxalis* und *Pisum* ergeben hat zur Lösung der Frage, ob eine Kreuzbefruchtung der chasmogamen Blüte bei kleistogamen Pflanzen als notwendig erachtet werden muss für die Erhaltung der Art, so kommen wir zum Resultat, dass nicht bewiesen werden konnte, dass die aus solch einer Kreuzung entstandenen Nachkommen fruchtbarer und lebenskräftiger sind als die Individuen, welche aus den Samen kleistogamer Blüten entstanden sind. Weil wir jetzt wissen, dass unter den Kleistogamen Pflanzen vorkommen, welche keine chasmogame Blüten mehr hervorbringen, andere deren chasmogame Blüten keine Frucht ansetzen und wiederum andere, welche immer sich selbst befruchten, war dieses Resultat zu erwarten. Pflanzen wie *Myrmecodia*, *Goniothalamus* u. a. liefern den lebendigen Beweis, dass die kleistogamen Pflanzen keinen Nachteil von einer Selbstbefruchtung erfahren.

Die mit nur wenigen Pflanzen gemachten Versuche bestätigen nur was die Natur uns schon gelehrt hat. Pflanzen, welche einen Vorteil aus einer Kreuzung ziehen, können keine kleistogamen Pflanzen werden und umgekehrt bringt eine Kreuzung den Nachkommen kleistogamer Pflanzen keinen Vorteil. Dieser Satz wird hier unten noch auf andere Weise bestätigt werden.

Fassen wir alles zusammen was wir von der chasmogamen Blüte wissen, so haben wir gesehen:

dass bei sehr vielen kleistogamen Pflanzen die chasmogame Blüte nicht mehr zur Entwicklung kommt;

dass sie bei anderen sehr unregelmässig auftritt, und scheinbar nur unter Mitwirkung vieler auf ihre Entwicklung günstig wirkenden Faktoren, während sie sich leicht unterdrücken lässt;

- dass sie den kleistogamen Blüten gegenüber in der Regel stark in der Minderzahl bleibt;
- dass sie bei einigen Pflanzen niemals Frucht ansetzt (*Voandzeia, Leersia, Eranthemum* u. a.) und auch bei einigen anderen an bestimmten Standorten ganz oder zum Teil als steril erscheint: (*Amphicarpaea, Viola, Oxalis acetosella*);
- dass sie beinahe immer selbstbefruchtete Samen hervorbringt und
- dass, wenn sie dann und wann mit Pollen einer anderen Pflanze befruchtet wird, solch eine Kreuzung ihren Nachkommen nicht die Vorteile bringt, welche bei so vielen anderen Pflanzen von einer Kreuzbefruchtung die Folge sind;
- dass somit die chasmogame Blüte für die kleistogame Pflanze von geringer Bedeutung ist.

IV. Die Mutation als Ursache des entstehens kleistogamer Pflanzen.

Die kleistogamen Pflanzen sind meiner Ansicht nach durch Mutation entstanden. Ich stelle mir vor, dass gelegentlich unter den Individuen dieser Pflanzen, durch Mutation, geschlossene Blüten aufgetreten sind.

Um uns eine Vorstellung von der Weise wie dies statt gefunden hat zu bilden, ist es erwünscht vorläufig nur diejenigen Pflanzen in Betracht zu ziehen, deren geschlossene Blüten nur durch dieses einzige Merkmal von den chasmogamen Blüten verschieden sind.

Weiter können wir dann versuchen einen Blick in die Entstehungsgeschichte jener complizirteren Formen zu werfen, bei welchen die kleistogamen Blüten sich durch viele Rückbildungerscheinungen von den chasmogamen unterscheiden.

Ich werde mich somit zunächst beschränken auf Pflan-

zen als *Myrmecodia tuberosa*, *Bulbophyllum cleistogamum*, *Gentiana Pneumonanthe*, *Drosera rotundifolia* u. a.

Dass die Blüten einer Pflanze durch Mutation geschlossen bleiben können, ist keine unwahrscheinliche Vorstellung.

Die Frage, worauf es ankommt ist nur diese: ob eine solche Mutation der Pflanze einen Vorteil bringt oder nicht. Im ersten Fall wird sie Anlass geben können zur Bildung einer kleistogamen Pflanze; im anderen Fall werden die Mutanten wieder ebenso plötzlich verschwinden als sie aufgetreten sind.

Ob die Mutanten wieder verschwinden oder nicht, ist von der Pflanze selbst abhängig; zunächst von der Weise, wie die Befruchtung statt findet: *autogam* oder *xenogam* und zweitens von der Frage, ob die Pflanze, bei welcher die Mutation aufgetreten ist, für die Folgen einer Selbstbefruchtung empfindlich ist oder nicht. Um dies verständlich zu machen, haben wir uns nur vorzustellen, dass unter den Individuen einer Art, deren Blüten bei der Befruchtung von Insektenbesuch abhängig sind, entweder weil sie mit eigenem Pollen steril sind, oder weil Staubgefässe und Narben auf solche Weise in der Blüte angeordnet sind, dass eine Selbstbefruchtung nicht möglich ist, gelegentlich, Mutanten mit geschlossenen Blüten auftreten.

Dass diese Mutanten bald wieder verschwinden werden, ist klar.

Treten solche Mutanten bei einer Art auf, welche mit dem eigenen Pollen nicht steril ist, bei welcher aber die Nachkommen aus Selbstbefruchtung an Fruchtbarkeit und Lebenskraft denjenigen, welche aus Kreuzung entstanden sind, nachstehen, so können diese Mutanten vielleicht einzelne Generationen von Nachkommen bekommen, aber früher oder später müssen sie im Kampf mit den stärkeren und durch die Accumulation der nachteiligen Folgen dieser Befruchtungsweise wieder untergehen.

Nur dann, wenn solch eine Mutation auftritt unter den Individuen einer Art, welche für die Folgen der Selbstbefruchtung nicht empfindlich ist, bei welcher die Nachkommen aus selbstbefruchteten Samen ebenso stark und ebenso fruchtbar sind wie diejenigen, welche aus Kreuzung entstehen, können sie sich halten.

Wenn sie dann ausserdem noch einen Vorteil vor den anderen voraus haben, sei es auch ein noch so geringer Vorteil, dann müssen sie auf die Dauer sich vermehren, die Oberhand gewinnen, und am Ende die anderen verdrängen.

Das eine Mutation, wodurch die Blüte geschlossen blieb, für die Pflanze nicht nachteilig war, ist nach dem hier über die chasmogame Blüte Mitgeteilten ganz klar. Ihre Blüten werden zwar, gegen Insektenbesuch und Wind abgeschlossen, aber die Pflanze war gewohnt sich selbst zu befruchten.

Für viele Pflanzen war der Schluss der Blüten eine ganz gleichgültige Sache z. B. für solche Pflanzen, deren Blüten schon befruchtet werden, bevor die Blumenkrone sich entfaltet, aber für sehr viele andere war gewiss ein Vorteil damit verbunden, für die eine mehr als für die andere. Bald wurde dadurch Pollenraub verhütet, bald wurden Staubgefässe und Narben besser gegen Regen geschützt, in anderen Fällen wieder war vielleicht das eine so wie das andere die Folge des Schlusses. Die Befruchtung wurde dadurch besser versichert und die Samenzahl grösser.

Bei solchen Pflanzen, wo die Vorteile mehr oder weniger beträchtlich waren, hat die Mutant eher Feld gewinnen können als bei anderen, wo der Vorteil von geringerer Bedeutung war, und in vielen Fällen hat sie die nicht mutierten Individuen ihrer Art offenbar ganz verdrängen können, und ist die Mutant sogar die Stammform einer grossen Zahl Arten geworden (*Goniothalamus*, *Aratobotrys* u. a.).

So kommen wir jetzt auf ganz anderem Wege als im vorhergehenden Abschritte, und bei Erwägung auf welche Weise die Kleistogamie aller Wahrscheinlichkeit nach entstanden ist, zu dem nämlichen Schluss: dass eine Pflanze, derer Nachkommen aus selbstbefruchteten Samen an Stärke und Fruchtbarkeit denjenigen aus gekreuzten Samen nachstehen, keine kleistogame Pflanze werden kann, und umgekehrt, dass eine kleistogame Pflanze aus einer Kreuzung keinen Vorteil ziehen kann.

Ich will dies noch mit einem Beispiel erläutern.

Es ist eine bekannte, und sehr auffallende Tatsache, dass unter allen *Viola*-Arten aus der Section *Momimum* — und diese Section umfasst eine sehr grosse Anzahl Arten — es nur eine einzige giebt — so weit mir bekannt ist — welche keine kleistogamen Blüten hervorbringt: *Viola tricolor*. Aber von dieser ist es bekannt, dass sie unter allen Pflanzen mit welchen Darwin Kreuzungsversuche angestellt hat, diejenige war, welche für die Folgen der Selbstbefruchtung am empfindlichsten war.

Schon in der ersten Generation waren die gekreuzten Pflanzen mehr als zweimal höher als die selbstbefruchteten. Die mittlere Höhe der gekreuzten verhielt sich zu derjenigen der selbstbefruchteten Pflanzen im Verhältnis von 100:42.

Und was die relative Fruchtbarkeit betrifft, welche von Darwin bestimmt wurde, indem er gekreuzte und selbstbefruchtete Pflanzen einer Kreuzbefruchtung durch Bienen aussetzte, fand er, dass die ersten zehnmal mehr Früchte hervorbrachten als die letzteren; im Verhältnis also von 100:10.

Als sie in dem freien Boden ausgepflanzt wurden, wurden die selbstbefruchteten Pflanzen beinahe ganz von den ersten überwuchert und beim nächstfolgenden strengen

Winter starben beinahe alle selbstbefruchteten Exemplare, während die anderen keinen Schaden davon gelitten hatten.

Dass solch eine Pflanze keine Kleistogame werden kann, ist klar.

In verschiedener Weise muss die Kleistogamie bei den verschiedenen Pflanzen zu Stande gekommen sein. Bei sehr vielen nur dadurch, dass die Blüten einfach in der Knospenlage verharren und sich nicht entfalteten wie bei *Myrmecodia*, *Juncus*, *Spergularia*, *Gentiana Pneumonanthe* u. a. Bei *Homalonema* und *Hordeum* wurden sie kleistogam durch das Geschlossen-bleiben der Spatha oder der Blattscheide.

Bei solchen Pflanzen wie *Cyathocalyx* und *Artobotrys* müssen aber die Blüten auf andere Weise zum Schluss gelangt sein. Wir ersehen das am besten aus einer Vergleichung mit der Blüteneinrichtung verwandter *Anonaceen*, welche nicht kleistogam geworden sind und deren Blüten übrigens mit denen von *Cyathocalyx* übereinstimmen.

Die Blüten von *Unona discolor* Bl. z. B. besitzen gleich wie die von *Cyathocalyx* zwei Kränze, jeder von drei Blumenblättern.

Diese Blüten sind im Jugendzustande nicht geschlossen. So bald sie aus dem Kelche hervor getreten sind, entfalten sich die Blumenblätter, so dass Staubgefässe und Narben ganz frei zu Tage treten.

So lange die Blüte noch nicht ausgewachsen ist, haben die Kronblätter eine grüne Farbe. In dem Maße wie sich die Blüte nun dem ausgewachsenen Zustand nähert und die Petala sich gelb färben, biegen sich die drei innern mit der Basis, mehr und mehr über die Geschlechtsorgane hin und bedecken diese schliesslich mehr oder weniger, wenn auch niemals völlig.

Ich stelle mir nun den Sachverhalt so vor, dass bei

Artobotrys und *Cyathocalyx* die Kleistogamie dadurch entstanden ist, dass die Bedeckung der Geschlechtsorgane da früher und vollständiger eingetreten und der Schluss durch Mutation fixirt worden ist.

Hier ist dann das Auftreten der Kleistogamie nicht die Folge des Verlustes eines Merkmals, sondern vielmehr von der Entwicklung oder Fixirung eines neuen Merkmals.

Bei der Blüte von *Anona muricata* muss die Kleistogamie zu Stande gekommen sein durch Breite-Wachstum der drei inneren Blumenblätter, wodurch diese eine *praefloratio imbricata* bekamen, statt einer *praefloratio valvata*, welche letztere für das Geschlecht charakteristisch ist.

Bei *Goniothalamus* ist der innere Kranz von Blumenblättern kleiner als der äussere und zu einer Kappe verwachsen. Es ist jedoch zweifelhaft ob diese geringere Grösse und Verwachsung zu einer Kappe als eine Reduktion oder eine Anpassung beim Übergang von chasmogamer zu kleistogamer Blüte betrachtet werden muss. Zieht man in Betracht, dass bei einer grossen Zahl anderer Anonaceen-Geschlechter: *Anomianthus*, *Xylopia*, *Oxymitra*, *Pyramidanthe* u. a. deren Blüten nicht kleistogam geworden sind, überall die inneren Blumenblätter kleiner und mehr oder weniger mit einander verwachsen sind, so kommt man zu der Überzeugung, dass diese Merkmale älter sind als die Kleistogamie und dass somit bei diesen Pflanzen kein beträchtlicher Unterschied zu constatieren ist zwischen den kleistogamen Blüten und den ursprünglichen chasmogamen.

Der Anschluss der äusseren Blumenblätter an die Thore, welche die inneren zwischen sich offen lassen, muss dann die Blüte kleistogam gemacht haben.

Bei jenen Anonaceen, wo der innere Kranz von Blumenblättern entweder ganz oder nahezu ganz verschwunden ist, kann es nicht mehr ausgemacht werden, ob diese Reduktion in der Zahl der Blumenblätter mit der Kleisto-

gamie in irgend welchem Zusammenhang steht, weil sowohl in der Section *Dasymaschalon* des Geschlechtes *Unona* wie in der Section *Attæ* des Geschlechtes *Anona* alle Arten nur einen Kranz von Blumenblättern besitzen und sie alle kleistogam sind. Auch hier besteht also die Möglichkeit, dass das Wegfallen des inneren Blumenblätterkranzes schon statt gefunden hatte bevor die Blüten kleistogam wurden.

Bei *Unona cleistogama*, *Dasymaschala* und *coelophlaea* sind die Blüten von Anfang an geschlossen; die drei Blumenblätter sind nicht mit den Rändern mit einander verwachsen, sondern liegen mit der ganzen Innenfläche genau an einander (Fig. 36) und lassen keinen Raum zwischen sich frei. Auch später weichen sie nicht aus einander. Man kann deshalb sagen, dass hier die Kleistogamie zu Stande kommt, weil die Blüten sich nicht entfalten und im Knospenzustande verharren wie bei *Myrmecodia*.

Vergleicht man die im 2. Abschnitt ausführlich besprochenen *Anonaceen* und *Orchideen* so wie auch *Myrmecodia tuberosa* und *Salvia cleistogama* (denen ich jetzt noch *Leersia oryzoides* hinzufüge), mit anderen kleistogamen Pflanzen wie *Ruellia tuberosa*, *Impatiens noli tangere*, *Impatiens fulva*, so fällt es bald auf, dass zwischen diesen verschiedenen Pflanzen ein wichtiger Unterschied besteht, n.l. dass von ersteren (mit Ausnahme von *Leersia*) keine normalen, chasmogamen Blüten bekannt sind und diese somit konstante kleistogame Varietäten genannt werden können, bei denen das Vermögen, die chasmogamen Blüten hervorzubringen, vollkommen latent geworden ist, während dies von *Ruellia* und *Impatiens* nicht gesagt werden kann und ebenso wenig auch von vielen anderen kleistogamen Pflanzen.

Zwar machen sie in der freien Natur, wo sie an bestimmten Standorten nur in der kleistogamen Form bekannt sind, oft den Eindruck, dass es sich auch bei ihnen um konstante kleistogame Varietäten handelt, doch zeigt es sich dann, dass an anderen Standorten die chasmogame Blüte hervortritt; ein Beweis dafür, dass das Artmerkmal keineswegs latent geworden ist.

Dieses ist zum Beispiel der Fall mit *Impatiens noli tangere* worüber Kerner von Marilaun berichtet, dass sie in den Tyrolier Hochthälern auf dem Sand und den Schutthalden an Ufern der Gebirgsbäche nur kleistogame Blüten hervorbringe.

Noch niemals ist an den bezeichneten Orten eine offene Blüte derselben gesehen worden. Jedoch ist das Vermögen normale Blüte zu bilden nur scheinbar latent, denn wenn — wie Kerner berichtet — die aus den kleistogamen Blüten hervorgegangenen Samen dieses Springkrautes in gute Walderde an eine hellshattige Stelle des Gartens ausgesät werden, so tauchen regelmässig schon nach der ersten Aussaat einige Stöcke mit grossen, gelben Blumen auf. Schon oben haben wir bei dieser Pflanze wie auch bei *Ruellia* und *Impatiens fulva* ausführlich still gestanden und hervorgehoben dass das Vermögen, chasmogame Blüten hervorzubringen, in hohem Grade von Ernährungsverhältnissen im ausgedehnten Sinn des Wortes abhängig ist, d. h. nicht nur von der Menge der dargebotenen Nahrung, sondern auch von einer genügenden Beleuchtung, hinreichender Temperatur u. s. w.

Dies alles weist darauf hin, dass es sich hier um kleistogame Zwischenrassen handelt, bei denen sowohl das Artmerkmal wie das durch Mutation hervorgetretene Merkmal, beide aktiv geblieben sind wie bei so vielen von de Vries untersuchten Gartenvarietäten.

Leider fehlt es an genügenden Daten um auf diese Mittel- oder Zwischenrassen näher einzugehen. Was wir davon

wissen, beruht nur auf den Beobachtungen über das verschiedene Verhältnis in dem Auftreten der chasmogamen Blüte an Standorten verschiedener Fruchtbarkeit und auf den wenigen Kulturversuchen mit *Impatiens noli tangere* und *Ruellia tuberosa*, worüber ich in einem vorigen Abschnitt berichtet habe. Ohne spezielle Kulturversuche ist es nicht möglich sich von diesen kleistogamen Zwischenrassen eine klare Vorstellung zu machen.

Ich werde mich denn auch hier auf die Mitteilung einiger Daten aus der Literatur über diese Pflanzen beschränken um meine Ansicht, dass es sich entweder um konstante kleistogame Varietäten, oder um kleistogame Zwischenrassen handelt, annehmlich zu machen.

Von der ersten Kategorie dieser Pflanzen, nämlich den konstanten kleistogamen Varietäten habe ich schon hervorgehoben, dass von der im zweiten Abschnitt behandelten Pflanzen die chasmogamen Blüten nicht bekannt sind.

Doch findet man in der Literatur eine Mitteilung über die Kleistogamie bei *Gentiana Pneumonanthe*, die darauf hindeutet, dass bei dieser Pflanze die Mutation nur sehr örtlich eingetreten ist und zur Bildung einer kleistogamen Varietät neben der systematischen Art geführt hat.

Graebner¹⁾ berichtet, dass er durch den Stadtgärtner Martens in Colberg aus dem dortigen Pflanzgarten eine *Gentiana Pneumonanthe* erhielt mit der Bemerkung, dass er dieselbe noch nie geöffnet gesehen habe. Die Corollen befanden sich noch alle in der Knospenlage. Die Pflanze war sehr fruchtbar. Später fand Graebner bei einer Excursion in der Altmark in der Umgegend von Hämersten dieselben Verhältnisse an einigen Exemplaren jener Art vor. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist *Gentiana Pneu-*

1) Graebner. Über gelegentliche Kleistogamie. Verhandl. des bot. Ver. der Provinz Brandenburg, 1893, pag. 148.

monanthe nur an den angegebenen Orten kleistogam und hat sich da eine kleistogame Varietät gebildet, welche mit den nicht mutierten Exemplaren gemischt vorkommt.

Vielleicht ist das nämliche der Fall mit einer Orchidee aus dem Malaischen Archipel: *Taenia penangiana* von welcher die aus Penang herrührenden Exemplare nur offene Blüten tragen während jene, welche aus Java und Amboina stammen, ausschlieslich kleistogame Blüten hervorbringen.

Oben teilte ich schon mit, dass meiner Ansicht nach die *Leersia oryzoides* eine Ausnahme bilde von der Regel, dass von jenen Pflanzen, welche konstante kleistogame Varietäten genannt werden können, die chasmogame Blüte nicht bekannt ist.

Leersia oryzoides ist eine, über einen sehr grossen Teil der Welt verbreitete Graminee, welche überall (bloss mit einer einzigen Ausnahme) nur in der kleistogamen Form bekannt ist.

Duval-Jouve¹⁾, der erste der die kleistogamen Blüten dieser Pflanze beschrieben hat und der ihre Verbreitung durch ganz Frankreich untersucht hat, teilt darüber mit, dass sie nirgendwo in Frankreich fehlt, dass sie aber leicht übersehen wird, weil ihre Inflorescenzen in der Blattscheide eingeschlossen bleiben und sie erst im späten Nachsommer Frucht trägt.

Alle in Frankreich untersuchten Exemplare stimmten genau mit einander überein. Alle Blattscheiden der Pflanze schliessen Inflorescenzen ein; nur die unteren, welche untergetaucht sind, machen eine Ausnahme und alle eingeschlossenen Inflorescenzen sind fruchtbar. Die Früchte reifen mit grosser Schnelligkeit.

Darwin²⁾ bestätigt die Angaben Duval-Jouve's. Er

1) Duval-Jouve. Bull. de la Société botanique de France. Tom. X. 1863.

2) Darwin. Different forms of flowers pag. 333.

untersuchte Exemplare und Blüten u. a. aus Pennsylvanien und kam zu dem Schluss, dass auch die amerikanischen Pflanzen mit denen aus Engeland und Frankreich übereinstimmten.

Duval-Jouve berichtet aber von dieser Pflanze, dass dann und wann, aber sehr selten und nur aus der Blattscheide des oberen Blattes, eine Inflorescenz mit offenen Blüten hervortritt aber das ist — sagt er — une exception si rare, qu'on devrait presque la dire une anomalie. Die Blüten sind alsdann von normalem Bau mit gut entwickelten Ovarien und Narben und mit Antheren normaler Grösse; doch bleiben sie immer vollkommen steril.

Meiner Ansicht nach ist diese Mitteilung über das Auftreten einer chasmogamen Inflorescenz bei dieser Pflanze, welche über einen grossen Teil der Welt — von Persien bis Nord-amerika — nur in der kleistogamen Form bekannt ist, von grosser Bedeutung, und gewiss als ein Beispiel phylogenetischen Atavismus¹⁾ aufzufassen, als ein Rückschlag auf eine frühere Form, und vergleichbar mit dem, was de Vries²⁾ über eine Form von *Equisetum Telmateja* mitteilt, die er 1868 bei Céigny unweit Genf gefunden hat. De Vries fand da einen Sommerspross mit einer sporentragenden Ähre, also einer Combination eines Frühjahrs- und eines Sommersprosses, den er für einen Rückschlag hielt auf jene Vorfahren in denen, wie in *Equisetum palustre*, *limosum* u. s. w. die Trennung der generativen und der sterilen Sprosse noch nicht eingetreten war. Weiter wird auch das Hervortreten der chasmogamen Inflorescenz bei *Leersia* zu vergleichen sein mit dem was Hoffmann³⁾ bei seiner Kultur von

1) De Vries. Die Mutations-theorie. Bd. I. pag. 483.

2) De Vries. l. c. Bd. II. pag. 535.

3) Hoffmann. Bot. Zeit. 1881. pag. 410.

Nigella damascena var. *apetala* wahrgenommen hat und mit dem was Heinricher¹⁾ über *Iris pallida* Lam. *abavia* mitgeteilt hat.

Hoffmann kultivierte *Nigella damascena* var. *apetala* während 17 Jahre in ebenso vielen Generationen in mindestens 4828 Exemplaren und bekommt 5 mal die ursprüngliche Form von *Nigella damascena* wieder, im zweiten Jahr viermal und im 17. Jahre einmal.

Heinricher sah 1878 im Grazer botanischen Garten eine *Iris pallida*, welche in ihren Blüten ganz oder nur zum Teil einen inneren Staubblattkreis zur Ausbildung brachte.

Er bezeichnete diese Erscheinung als Rückschlag auf eine Stammform mit zwei Kränzen, jeder von 3 Staubblättern.

Bei fortgesetzter Kultur und methodischer Zuchtwahl glaubte er diese Stammform hervorrufen zu können. Es traten dabei aber neue Erscheinungen auf, die ergaben, dass die Blüte unserer gegenwärtigen *Iris*-arten, (bei welcher bekanntlich die drei äusseren Perigon-blätter, die nach aussen umgebogen und durch einen Bart geziert sind, während die drei inneren Perigon-blätter bartlos sind und nach oben zusammen neigen), nicht nur abgeleitet werden kann von einer Stammform, die 6 Staubfäden besass, sondern sogar von einer mit einem sechsblätterigen Perigon von unter sich gleichen, alle durch einen Bart gezierten, Blättchen.

M. a. W. er erhielt eine Blüte einer lang ausgestorbenen Stammform der *Iris pallida*, welche Form nur noch fort besteht in *Iris falcifolia*, aus der Sub-Section *Hexapagon*, mit dem Unterschied aber, dass diese nur drei Staubgefässe besitzt.

Ich werde jetzt noch einige Pflanzen besprechen bei

1) Heinricher. Biol. Centralblatt. Bd. XVI. 1896. pag. 13.

denen es mir scheinen will dass durch die Mutation, kleistogame Zwischenrassen gebildet worden sind.

Juncus bufonius L.

Von *Juncus bufonius* hat Batalin in 1871 festgestellt, dass sie in ganz Zentral-Russland nur in der kleistogamen Form vorkommt; offene Blüten sind da nicht bekannt. In einem sehr grossen Teil ihres Verbreitungsgebietes aber, so auch in Holland blüht sie dagegen ausschliesslich mit offenen Blüten.

Ascherson¹⁾ zeigte aber, dass sie in der Umgegend von Halle beide Blütenformen trägt: chasmogame und kleistogame.

Die Blüten am Ende der Hauptachse sind dann kleistogam und vielmals auch die, welche am Ende der ersten Auszweigungen auftreten; die übrigen Blüten sind offen. Im Jahre 1872 aber fand Ascherson in der Umgegend von Berlin (Gross Baehnitz, Tempelhof, Weissensee) andere Formen, welche viel mehr mit denen, die Batalin für Zentral-Russland beschrieben hatte, übereinkamen.

Auch Buchenau²⁾ fand *Juncus bufonius*, mit teils chasmogamen, teils kleistogamen Blüten. Er fand in den höheren Auszweigungen der Sicheln kleistogamische Blüten zwischen solchen, die ausgeblüht waren und, wie ihm schien, ohne Ordnung gemischt.

Aus diesen Daten kann abgeleitet werden, dass auf einem grossen Theil ihres Gebietes keine Mutation statt gefunden hat³⁾. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist aber in Deutsch-

1) Ascherson Bot. Zeit. 1871. pag. 551; 1872. pag. 498.

2) Buchenau. Bot Zeit. 1871 pag. 847.

3) Buchenau (Pringsheim's Jahrb. XXIV pag. 363—424) ist der Ansicht, dass das Öffnen der Blüten bei *Juncus bufonius* von einer nur einmal und meist für kurze Zeit eintretenden Turgescenz des Blütenbodems, des Grundes der Staubgefässe und der inneren Fläche

land bei Halle und Berlin durch Mutation eine Zwischenrasse entstanden. Die Frage ob in Zentral-Russland sich eine konstante kleistogame Varietät gebildet hat ist nur durch Kulturversuche zu lösen.

Spergularia salina Pr.

Über *Spergularia salina* hat Magnus 1888 in einer Abhandlung „Über die Bestäubungs-Verhältnisse „der *Spergularia salina*“¹⁾ mitgeteilt, dass er in der Umgegend von Kissingen vergebens nach einer offenen Blüte dieser Pflanze gesucht habe. Die Blüten waren allen kleistogam mit kleinen, bleichen oder auch ganz ungefärbten Blumenblättern und mit nur 2—4 Staubfäden des äusseren Kranzes und sitzenden, zurückgebogenen Narben.²⁾ Beim Aufspringen der Antheren gelangte das Pollen direkt auf die Narben.

des Perigons abhängig ist, und dass Blüten mit nur 3 Staubgefäßsen (die Zahl der Staubgefäßse ist bei *Juncus* sehr abwechselnd) eine grosse Neigung haben geschlossen zu bleiben, weil der vom Blütenboden und dem Fuss der drei übrig gebliebenen Staubfäden ausgehende Druck nicht genügt, das Perigon zur Entfaltung zu bringen.

Die Kleistogamie würde also bei dieser Pflanze die Folge des Fehlens eines Kranzes der Staubfäden sein. Es kommt mir vor, dass diese Sache eine nähere Untersuchung erfordert. Wenn Buchenau dabei weiter mitteilt, dass auch bei anderen kleistogamen Pflanzen eine Abnahme der Staubfädenzahl in der kleistogamen Blüte zu konstatiren fällt, (*Malpighia*, *Vandellia nummularifolia*, *Spergularia salina*) so ist dies ganz gewiss nicht mit dem, was er als die Ursache der Kleistogamie bei *Juncus bufonius* annimmt auf eine Stufe zu stellen.

1) Verhandl. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg. Berlin 1888. Bd. XXIX. pag. 181—185.

2) Nach Schulz (Bibliotheca botanica. Bd. II. Heft 10. pag. 16) findet man in der Regel auch bei den offenen Blüten nur 3 Staubgefäßse des äusseren Kreises entwickelt. Bei keinem der von ihm untersuchten Individuen fanden sich Staubgefäßse des inneren Kreises.

Bei einer späteren Untersuchung fand sich, dass auch in der Umgebung von Eisleben und weiter auch in Westfalen diese *Spergularia* nur mit geschlossenen Blüten vorkommt, während sie anderswo in Deutschland und so auch in Belgien und hier in Holland nur in der chasmogamen Form bekannt ist. In Aegypten und in der Libyschen Wüste blüht sie auch nur mit chasmogamen Blüten.

Vandellia nummularifolia.

Diese Pflanze erscheint je nach der Gegend, wo sie angetroffen wird, unter verschiedenen Formen, wie K u h n 1867¹⁾ dargelegt hat.

In Abessinien bringt sie meistens ungestielte, kleistogame Blüten hervor, wie es scheint bisweilen nur mit einigen wenigen chasmogamen Blüten untermischt, welche vollkommen steril sind.

Diese abessinische Pflanze wurde vorher unter dem Namen *V. sessiliflora* als eine besondere Art beschrieben.

In Ost-indien aber: Sikkim und Khasya, wo sie ein gemeines Unkraut bildet, ist das Verhältnis der Blüten ein anderes. Da trägt sie sowohl chasmogame, wie kleistogame Blüten, welche erstere, nach K u h n, auch hier steril sind. K u h n brachte die beiden Pflanzen zu ein und derselben Art und hielt die ost-indische *Vandellia nummularifolia* für die chasmogame und meist sterile Form der *V. sessiliflora*. Die Mitteilung K u h n's das die chasmogame *Vandellia*-Blüte steril sei, hat später einen Widerspruch gefunden bei D a r w i n der die ost-indische Pflanze in vielen Generationen kultiviert hat, und die chasmogamen Blüten vollkommen fertig befunden hat. Bei D a r w i n folgte Fruchtansatz auch dann, wenn die Pflanzen gegen Insektenbesuch völlig geschützt waren. Auf diesen Wider-

1) K u h n. Bot. Zeit. 1867, pag. 65.

spruch komme ich zurück. Ich glaube die Ursache dieses verschiedenen Verhältnisses gefunden zu haben.

Meiner Ansicht nach haben wir hier sehr wahrscheinlich mit einer durch Mutation entstandenen Zwischenrasse zu tun, und ist das verschiedene Verhältnis, worin sie sich in Abessiniën und Ostindiën zeigt, vielleicht nur auf verschiedene Lebenslage zurückzuführen.

Heteranthera.

Bei *Heteranthera reniforme* offenbart sich nach Solms¹⁾ eine Neigung zur Kleistogamie, da gewisse Inflorescenzen (gestreckte mehrblütige Ären) sonst normalen Baus, ihre Blüten nicht öffnen. Bei *H. spicata* aus Cuba sind auch die Ähren lang gestreckt und mit zahlreichen Blüten besetzt, von denen die unteren, in abwechselnder Zahl (1—5) kleistogam, die anderen normal sind.

Das Perigon der kleistogamen Blüten ist von dem der normalen verschieden, von zarter Beschaffenheit, und in sechs schmale, in der Knospenlage verharrende Zipfel gespalten. Die Pollenschläuche treten direkt zur Narbe über. Die cylindrische Kapsel übertrifft an Länge die aus den normalen Blüten entstehenden etwa um die Hälfte, ein Unterschied in der Samengrösse ist nicht vorhanden. Bei *H. callaeifolia* aus Senegambien, sind die Verhältnisse ganz ähnlich, doch trägt bei dieser jede Inflorescenz ganz dicht bei der Basis nur eine kleistogame Blüte die in der Spatha verborgen stecken bleibt und durch ein stark verlängertes Internodium von den nächsten chasmogamen getrennt ist.

Diese kleistogame Blüte eilt den übrigen in der Entwicklung weit voraus; ihre Befruchtung hat schon statt, während die Streckung der Inflorescenz und deren Hervertreten aus der Spatha erst ihren Anfang nimmt.

H. Potamogeton Solms und *H. Kotschyana* Fenzl, erstere

1) Solms-Laubach. l. c. Bot. Zeit. 1883, pag. 301.

aus Senegambien, letztere aus dem tropischen Ostafrika, sind habituell der *H. callaeifolia* überaus ähnlich, doch zumal durch ihre eigentümliche Blütenverteilung scharf charakterisiert.

Es kommen hier zweierlei verschiedene Arten von Infloreszenzen vor.

Einmal Ähren, denen anderer Arten ähnlich und oben mit normalen, unten mit kleistogamen Blüten besetzt, deren bei *H. Kotschyana* nur eine, bei *H. 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 denn auch eine entsprechend grössere Menge von Samen. Die kleistogamen Blüten dieser beiden Arten sind einmännig. Die normalen Infloreszenzen scheinen an Zahl bedeutend gegen die einblütigen zurückzustehen. Von *H. Potamogeton* hat Solms nur eine einzige gesehen, wie auch die meisten Exemplare der *H. Kotschyana* in den Herbarien derselben ganz entbehren. Nur das Wiener Museum besitzt ein (oder mehrere?) Exemplar, das beiderlei Blütenstände aufweist.

Meines Wissens — sagt Graf Solms — haben wir in *Heteranthera* zum ersten Mal den Fall, dass Bau und Verteilung der kleistogamen Blüten bei der Begrenzung der Species nicht entbehrt werden können. Ohne dieselben würde es tatsächlich nicht möglich sein *H. callaeifolia* und *H. Kotschyana* zu unterscheiden.

Meiner Ansicht nach, fragt es sich nun ob die drei hier genannten Arten: *H. callaeifolia* und *H. Potamogeton* aus Senegambien und *H. Kotschyana* aus dem tropischen Ostafrika nicht vielleicht drei verschiedene Formen einer und derselben Mittelrasse sein können, nur hierdurch von ein-

ander verschieden dass bei der Mehrzahl der Individuen der *H. Kotschyana* und der *H. Potamogeton* das durch Mutation hervorgetretene neue Merkmal, bei *H. callaeifolia* aber das Artmerkmal den Vorrang hat.

Aber auch diese Frage ist ohne Kulturversuche nicht zur Lösung zu bringen.

Viola sepincola.

Kerner von Marilaun¹⁾ teilt über diese Pflanze mit, dass sie auf den Hügeln am Fusse der Solsteinkette im tirolischen Innthale in dichtem Waldesschatten noch niemals mit chasmogamen Blüten gesehen worden ist.

Schon zur Zeit des Abschmelzens des Winterschnees zeigt sie zahlreiche unter dem abgefallenen Laub und teilweise unter der Erde geborgene kleistogame Blüten.

Wenn man aber — so sagt Kerner — Stöcke dieses Veilchens in den Garten an eine zeitweilig besonnte Stelle setzt, so entwickeln sich schon im zweitnächsten Jahre neben den kleistogamen auch chasmogame Blüten.

Dieses Verhältnis zeigt, dass sich da in Tirol keine konstante kleistogame Varietät gebildet hat, doch dass die *V. sepincola*, wie alle andere Veilchen, einer Zwischenrasse angehört; dass aber im tiefen Waldesschatten das sonst active Artmerkmal semi-latent geworden ist.

Viola minuta var. *Meyeriana* Rupr. kommt in dem Kaukasus²⁾ nur in der kleistogamen Form vor, und das nämliche hat Boisduval³⁾ von *Viola Ruppii* in der Umgegend von Paris berichtet.

Viola palustris und *V. biflora*, dahingegen verhalten sich in der Umgegend von Paris ganz umgekehrt, sie bringen da keine kleistogamen Blüten hervor.

1) Kerner von Marilaun. Bd. II. pag. 353.

2) Sommier. Just Jahresber. XIX (I). 1891. p. 434.

3) Boisduval. Bull. de la Soc. bot. de France. 1863.

Wir werden hier bald noch andere Pflanzen kennen lernen, welche den oben mitgeteilten Satz, dass es sich bei vielen Kleistogamen tatsächlich um Zwischenrassen handelt, näher bestätigen werden, doch will ich zunächst die Besprechung einer anderen Erscheinung, die bei diesen Pflanzen in Betracht genommen werden muss, vorangehen lassen.

b. Das Entstehen kleistogamer Blüten bei denjenigen Pflanzen, bei welchen die geschlossenen Blüten in mehreren Merkmalen von den offenen verschieden sind.

Wir haben uns bis jetzt nur eingehender beschäftigt mit der Entstehungsweise derjenigen kleistogamen Pflanzen, deren geschlossene Blüten den chasmogamen gegenüber, keine Gestaltungsverschiedenheiten zeigen, welche also von diesen nur darin abweichen, dass sie sich nicht öffnen und nachgewiesen, dass bei diesen Pflanzen die Kleistogamie durch Mutation entstanden ist.

Diesen gegenüber steht aber eine andere Kategorie kleistogamer Pflanzen, deren geschlossen bleibende Blüten eine wesentliche Verkleinerung und oft auch eine Verkümmерung aufweisen, so dass sie in mancher Hinsicht von den chasmogamen Blüten derselben Pflanze abweichen.

Die Kelchblätter sind dann gewöhnlich sehr klein und die Blumenblätter oft ganz oder zum Teil fehlgeslagen, während von den in der chasmogamen Blüte vorhandenen Staubgefässen oft nur einige wenige wiedergefunden werden mit kleineren Antheren und mit einer dementsprechend geringeren Zahl von Pollenkörnern. Oft ist auch der Fruchtknoten kleiner geworden.

Bei dieser Kategorie von Pflanzen ist also das Sachver-

hältnis verwickelter und es fragt sich deshalb, ob man sich auch diese kleinen, durch eigentümliche Rückbildungsercheinungen abweichenden Blütenformen, durch Mutation aus den chasmogamen hervorgegangen denken kann.

Schon im ersten Abschnitt dieser Abhandlung habe ich hervorgehoben, dass man unter „kleistogame Pflanzen“ solche Pflanzen zu verstehen habe, deren Blüten geschlossen bleiben, wodurch sie sich nur durch aus Selbstbefruchtung hervorgegangene Samen fortpflanzen können und nachgewiesen, dass es auch Darwin's Meinung war dass Gestaltungsverschiedenheiten bei der Beurteilung des Begriffes der Kleistogamie ausser Betracht bleiben müssten.

Die mehr oder weniger beträchtlichen Abweichungen zwischen den beiden Blütenarten stehen tatsächlich mit dem eigentlichen Wesen der Kleistogamie in keinem Zusammenhang.

Bei sehr vielen kleistogamen Pflanzen, tropischen so wie europäischen, haben wir keine Strukturverschiedenheiten wahrgenommen. Wenn wir bei anderen kleistogamen solche antreffen, müssen sie daher als eine mit der Kleistogamie nicht notwendig zusammenhängende Erscheinung aufgefasst werden.

Sie sind als etwas Nebensächliches zu betrachten.

Wir haben also bei dieser Kategorie zwei von einander unabhängige Erscheinungen zu beobachten: einmal die bloss bei kleistogamen Pflanzen auftretende Erscheinung des Blütenschlusses, zweitens die allgemeinere auch ausserhalb des Gebietes dieser Pflanzen gar nicht seltene Erscheinung, dass auf einem und demselben Pflanzenstock oder auf verschiedenen Stöcken der selben Art, Blüten verschiedener Form und Grösse vorkommen können.

Ich will jetzt zuerst die letztere Erscheinung besprechen, um später auf den Blütenschluss zurückzukommen.

Dass auf einem und demselben Individuum oder auf

verschiedenen Individuen der selben Art Blüten verschiedener Gestaltung und Grösse vorkommen können, ist eine sehr bekannte Tatsache.

Zunächst finden wir dies bei denjenigen, welche man heterostyle di- und trimorphe Pflanzen genannt hat, deren Individuen unter zwei oder drei Formen existieren, welche in der Länge ihrer Griffel und Staubfäden von einander verschieden sind.

Zweitens bei den diöcischen Pflanzen, bei denen das eine Individuum bloss männliche, das andere bloss weibliche Blüten hervorbringt.

Drittens bei denjenigen Pflanzen, wo einfache und gefüllte Blüten auf dem selben oder auf verschiedenen Individuen gefunden werden.

Weiter bei den triöcischen Pflanzen wo die hermafroditischen, die männlichen und die weiblichen Blüten auf drei Individuen verteilt sind und bei den monöcischen wo man auf demselben Stock zwittrige und männliche, zwittrige und weibliche, oder zwittrige und ungeschlechtliche Blüten findet, also die andro-monöcischen wie *Geum urbanum*, *rivale* die gyno-monöcischen wie *Glychoma hederacea*, *Thymus Serpyllum* und die Formen, welche wie *Viburnum*, *Hydrangea* und einige *Compositen* hermafroditische und ungeschlechtliche Blüten tragen.

Aber auch giebt es noch eine Reihe von Pflanzen welche sich zwar den andro- und gyno-diöcischen und monöcischen anschliessen, sich aber von diesen dadurch unterscheiden, dass die zweierlei Blütenarten beide *hermaphroditisch* sind wie: *Viola tricolor* und *Viola tricolor arvensis*, *Euphrasia officinalis* und *Euphrasia officinalis nemorosa*, *Erodium cicutarium* und *Erodium cicutarium pimpinellifolium*, *Sagina Linnaei* und *Sagina Linnaei micrantha*, *Nigella damascena* und *Nigella damascena apetala*, die gross- und kleinblütigen Formen der *Salvia pratensis*, *Salvia silvestris*, *Clinopodium vulgare*, *Lysimachia vulgaris* u. a., bei allen welchen Pflan-

zen man auf verschiedenen Individuen zweierlei Art von zwitterigen, chasmogamen Blüten findet, während bei *Salvia pratensis*, *Salvia silvestris*, *Clinopodium vulgare* u. a. diese beiderlei Art von zwitterigen Blüten auch auf demselben Stock vorkommen.¹⁾

Die Gestaltungsverschiedenheiten zwischen den beiden Blütenarten der letzteren Kategorie haben fast immer Bezug auf eine Verkleinerung der ganzen Blüte, wodurch sie weniger augenfällig wird, bisweilen aber auch noch auf eine Verkümmерung eines Teils der Staubgefässe (*Sagina Linnaei micrantha*) oder der Blumenkroneblätter (*Nigella damascena apetala*). Weiter aber unterscheiden sich die kleinen Blüten gewöhnlich noch dadurch, dass sie homogam und autogam, während die grösseren Blüten oft proterandrisch und xenogam sind.

Ich will alle diese Pflanzen welche Blüten verschiedener Grösse und Gestaltung hervorbringen mitsamt den kleistogamen Pflanzen unter dem allgemeinen Namen Diaphoranthēn²⁾ zusammenfassen und will jetzt bemerken dass:

die gyno- und andro-monöcischen,

die gyno- und andro-diöcischen,

die Formen mit zweierlei hermaphroditischen Blüten (welche ich Diaphoranthēn in engerem Sinne nennen will),

die Formen mit zwitterigen und ungeschlechtlichen Blüten,

die Formen mit einfachen und gefüllten Blüten,

die triöcischen,

diejenigen unter den wirklich diöcischen, welche ihr Entstehen aus hermaphroditischen verraten, wo das zweite Geschlecht in latentem Zustande vorhanden ist und gelegentlich durchbricht

und die kleistogamen Pflanzen in so vielen Hinsicht-

1) Schulz. *Bibliotheca botanica* l. c.

2) *diapogos* = verschieden um *árvos* = Blüte.

ten mit einander übereinstimmen, dass sie aller Wahrscheinlichkeit nach auf dieselbe Weise entstanden sind.

Wie die kleistogamen durch eine Mutation aus den ursprünglichen Blüten der Pflanze hervorgegangen sind, müssen auch die kleinen zwittrigen, die männlichen, die weiblichen, die gefüllten und die ungeschlechtlichen ihr Entstehen einer Mutation verdanken.

Dass die kleinblütigen Formen der *Viola tricolor*, *Euphrasia officinalis* und dergleichen Pflanzen so wie die gefüllten Blüten anderer Pflanzen durch Mutation aus den grossblütigen und den einfachen Blüten entstanden sind, wird seit de Vries die Ergebnisse seiner experimentellen Untersuchungen in seiner Mutationstheorie niedergelegt hat, nicht mehr bezweifelt und es lässt sich schon ohne Weiteres vermuten, dass auch die anderen Diaphoranthen auf ähnliche Weise entstanden sein müssen; die männlichen Blüten dadurch, dass das Gynäceum, die weiblichen und ungeschlechtlichen dadurch, dass entweder das Androeum oder die beiden Geschlechtsorgane durch Mutation zur Rückbildung gebracht wurden.

Wenn diese Auffassung richtig ist, dann sind die kleinblütigen Formen der Diaphoranthen in engerem Sinne, die männlichen und weiblichen Formen der andro- und gyno-diöcischen und der echten diöcischen Pflanzen ihrer Entstehung nach mit den konstanten kleistogamen Varietäten der *Anonaceen* und *Orchideen* und die andro- und gyno-monöcischen Formen der *Labiaten*, *Sileneen*, *Umbelliferen*, die monöcischen Diaphoranthen wie *Salvia* und *Clinopodium* und die Formen, welche hermaphroditische und ungeschlechtliche Blüten auf demselben Stock tragen wie *Viburnum*, *Hydrangea*, *Centaurea* mit den kleistogamen Zwischenrassen zu vergleichen.

Bekanntlich hat man schon oft die Entstehung der weiblichen Blüten bei monöcischen und diöcischen Pflanzen

zu erklären gesucht. Aber alle diese Erklärungsversuche sind unzutreffend. Erst durch die Mutationstheorie von de Vries ist über diese interessante Frage das wahre Licht aufgegangen.

Die vornehmsten Theorien, welche über das Entstehen dieser Blüten aufgestellt worden sind, will ich kurz erwähnen und die Ansicht, dass die monöcischen Stöcke durch Mutation entstandenen männlichen und weiblichen Zwischenrassen angehören und dass die männlichen und weiblichen Formen diöcischer Pflanzen den Varietäten gleichzusetzen sind, mit einigen Worten näher erläutern.

Hildebrand¹⁾ hat die Entstehung der weiblichen Stöcke auf folgende weise aus der Proterandrie der hermaphroditischen Blüten zu erklären gesucht. Die zuerst zur Entwicklung gelangten Blüten einer proterandrischen Pflanze öffnen ihre Staubgefässe zur Zeit, wo Narben noch nicht entwickelt sind. Diese Staubgefässe blühen deshalb vergeblich und sind für die Pflanzen nutzlos, und da jede Ersparung nutzloser Bildungen für die Pflanze vorteilhaft ist, so können die Staubgefässe der ersten Blüten proterandrischer Pflanzen durch natürliche Auslese beseitigt werden.

H. Müller²⁾ bemerkt hiergegen, dass diese Schlussfolgerung nur auf die ersten Blüten von Proterandristen anwendbar ist, nicht auf die weiblichen Stöcke, welche den ganzen Sommer hindurch neben den zweigeschlechtlichen blühen. Für die Entstehung dieser weiblichen Stöcke hat Müller die folgende Erklärung.

Von verschiedenen an demselben Standorte wachsenden Formen derselben Pflanzenart — so sagt er — werden von anfliegenden Insekten diejenigen, welche die augenfälligsten

1) Hildebrand. Die Geschlechtervertheilung 1867 pag. 26.

2) H. Müller. Die Befruchtung der Blumen 1873 pag. 326, 319.

Blüten haben, zuerst besucht. Sind daher die Blüten einiger Stöcke, vielleicht wegen mangelhafter Ernährung derselben, kleiner als die der anderen, so werden sie durchschnittlich zuletzt besucht. Wenn daher die Pflanze so reichlichen Insektenbesuch an sich lockt, dass Fremdbestäubung durch proterandrische Dichogamie völlig gesichert, Sichselbstbestäubung dagegen völlig nutzlos geworden ist, so sind die Staubgefässe der zuletzt besuchten, kleinblumigen Stöcke für die Befruchtung der Pflanzen völlig nutzlos, und da die Ersparung nutzloser Organe für jedes organische Wesen von Vorteil ist, so kann natürliche Auslese das völlige Verkümmern der Staubgefässe der kleinblumigeren Stöcke bewirken.

Darwin¹⁾ war mit dieser Erklärungsweise nicht einverstanden und gab eine andere Erklärung des Entstehens weiblicher Stöcke. Er fand bei seinen Versuchen dass die weiblichen Pflanzen fruchtbarer waren als die zweigeschlechtlichen und da die Produktion einer grösseren Menge von Samen für viele Pflanzen von hoher Bedeutung ist, glaubt er dass die grössere Fruchtbarkeit dieser Blüten die wahrscheinliche Ursache des Entstehens der zwei Blütenformen gewesen ist. Es war aber nicht möglich zu entscheiden ob die zwei Formen bei gewissen Individuen entstanden, welche variirten und fruchtbarer waren als gewöhnlich und demzufolge weniger Pollen produzirten, oder so, dass die Staubfäden gewisser Individuen dazu neigten, fehlzuschlagen, und dass diese dann infolge dessen mehr Samen produzirten.

Die Behauptung Darwin's, dass die Samen der hermafroditischen Form leichter seien als die der weiblichen ist später von Errera und Gevaert²⁾ zurückgewiesen. Schulz³⁾ aber fand in der Tat in vielen Fällen die Samen

1) Darwin. *Different forms* pag. 304.

2) *Bulletin de la Soc. bot. de Belgique* tom. XVII. (1878) pag. 135.

3) Aug. Schulz. *Beiträge. Bibliotheca botanica* II Heft. 10 pag. 82.

der weiblichen Form schwerer (allerdings unbedeutend) als die der zweigeschlechtlichen.

Bei den *Alsineen* aber konnte er bei keiner der untersuchten Arten finden, dass die Kapseln der weiblichen Blüten regelmässig mehr Samenkörner enthielten als diejenigen der zwitterigen; auch waren die Samenkörner der weiblichen Kapseln nicht schwerer als die der hermaphroditischen.¹⁾

Ludwig²⁾ glaubt dass, wenn nicht immer, doch in gewissen Fällen die Gynodiöcie ungünstigen Lebensbedingungen zuzuschreiben sei und entweder durch unzureichende Ernährungsverhältnisse oder durch lange fortgesetzte Inzucht hervorgerufen werden kann.

Düsing aber gelangt in seiner Abhandlung über die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen 1884, bekanntlich zum Resultat dass Nahrungsüberfluss die Ausbildung des weiblichen Geschlechtes, Mangel dagegen die des männlichen Geschlechtes begünstigt, ein Resultat, das dem Müllerschen Schluss gerade entgegengesetzt ist. In Bezug auf die Folgen der Inzucht meint er dass die Wirkungen einer zu schwachen geschlechtlichen Mischung dieselben sind wie die einer unzureichenden Ernährung, und versucht zu

1) Schulz l.c. Bd. III pag. 54.

Neulich (Berichte der Deutschen bot. Gesellsch. Nov. 1904) hat Correns die Fruchtbarkeit der weiblichen Pflanzen der *Satureja hortensis* mit der der zwitterigen verglichen. Nach Darwin war die zwitterige *Satureja* nicht halb so fruchtbar als die weibliche. Correns fand gerade das Gegenteil; seine zweigeschlechtlichen Pflanzen gaben fast doppelt so viel Körner als die weiblichen. Nach meiner Meinung lässt sich dies nur dadurch erklären, dass die 80% weiblichen Pflanzen, welche Correns in seiner Kultur zählte, durch die 20% zwitterigen nur unvollständig befruchtet worden sind.
2) Ludwig. Die Gynodiöcie bei *Digitalis ambigua* und *Digitalis purpurea*, Kosmos 1885 Bd. I p. 107.

zeigen dass in vielen Fällen die Entstehung des männlichen Geschlechtes durch Inzucht begünstigt wird.

Beijerinck¹⁾ sagt in seiner Mitteilung über die Gynodiöcie bei *Daucus Carota*, 1885, dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse nicht möglich sei eine befriedigende Erklärung des Zustandekommens der Gynodiöcie zu geben. Wenn dieselbe als eine für die Pflanze nützliche Eigenschaft betrachtet werden muss, dann kann die Naturauslese dabei im Spiele gewesen sein und es muss eine allmähliche Abstufung in den Übergangsformen zwischen den beiden Extremen gegeben haben.

Er vermag aber nicht einzusehen auf welche Weise bei *Daucus Carota* die Existenz der wenig augenfälligen weiblichen Pflanzen, deren Blüten grosse Staubbeutel besitzen, welche aber geschlossen bleiben, für die Art nützlich sein könne. Er möchte die Eigenschaft der Gynodiöcie der Möhre eher als eine schädliche betrachten, allein nicht so schädlich, dass dadurch die Existenz dieser Species bedroht wäre.

„Es scheint mir darum nicht unwahrscheinlich“ — so sagt er — „dass die weiblichen Pflanzen durch irgend eine „Ursache plötzlich und zu wiederholten Malen entstehen“ können in Folge des direkten Einflusses eines äusseren „Umstandes, wobei dann wohl in erster Linie die Nahrungsverhältnisse in Rechnung zu ziehen wären. Dieser Auffassung zufolge müssen wir in der Gynodiöcie eine „ähnliche Erscheinung erblicken wie in dem Auftreten „einer gefülltblütigen Pflanze bei der Aussaat einer einfachblütigen Species. Die Neigung zu Petalodie der Staubfäden „der Blüten der weiblichen Möhre gibt diesem Vergleiche „einen besonderen Wert, denn wir sehen, dass wir hier offenbar sehr analoge Erscheinungen vor uns haben müssen, „welche auf ähnliche bewirkende Kräfte schliessen lassen.““

1) M. W. Beijerinck. Gynodiöcie bei *Daucus Carota* L. Nederlandsch Kruidkundig Archief Tweede Serie, 4e Deel. 1886 pag. 345.

Auch Willis¹⁾ glaubt dass die wahrscheinliche Ursache dass die eine Blüte weiblich, die andere zwitterig wird Ernährungsverhältnissen zuzuschreiben sei, bei Gynodiöcie einem Unterschiede der Ernährungsverhältnisse zwischen zwei Pflanzen, bei Gynomonoëcie zwischen zwei Blüten desselben Stockes.

Die meisten Autoren: Ludwig, Düsing, Beijerinck, Willis versuchen also die Entstehung weiblicher Blüten bei gyno-diöcischen und gyno-monöcischen Pflanzen auf Ernährungsverhältnisse zurückzuführen und kommen also zu demselben Schluss als Goebel hinsichtlich der kleistogamen Pflanzen. Warum aber in dem einen Fall eine weibliche, in dem anderen eine männliche, eine gefüllte oder eine geschlossene Blüte entstehen muss, bleibt unerörtert.

Nach Ludwig entstehen die weiblichen Blüten durch Nahrungsman gel, nach Düsing durch Nahrungsüberfluss.

Darwin²⁾ meint dass ein trockner Standort das Auftreten der weiblichen Blüten begünstige, Willis glaubt dass die weiblichen Pflanzen allgemeiner vorkommen an feuchten Standorten u. s. w.

Beijerinck weist auf die Tatsache hin, dass die weibliche Pflanze einer gynodiöcischen Art, welche durch das Pollen einer hermaphroditischen Pflanze befruchtet worden ist, nicht nur aus ihren Samen Zwitter hervorkommen lässt, sondern dass auch die Mutterform wieder selbst aus den Samen reproduziert werden kann. Er meint dass dies zu dem Schluss führe, dass die Kraft der Erblichkeit den Einfluss des Zwitterpollens zu überwinden vermag. Auch in dieser Beziehung, sagt er weiter, stimmen die gynodimorphen Pflanzen „mit denjenigen Arten überein, welche

1) Willis. On Gynodiöcism (*third paper*) with a preliminary note upon the origin of this and similar phenomena. *Proceedings of the Cambridge Philos. Soc.* Vol. VIII, 1893 pag. 129.

2) Darwin. *Different forms* pag. 301 (*Thymus Serpyllum*).

„aus einfachen und gefülltblütigen Stöcken bestehen, denn „bekanntlich entstehen, aus den Samen der letzteren, „selbst wenn die Staubfäden vollständig verloren gegangen „sind, so dass Selbstbefruchtung ausgeschlossen ist, bei „manchen Gartenvarietäten, wie z. B. den Azaleen, sowohl „einfach- wie doppeltblütige Individuen.“

„Durch diesen Vergleich ist, wie ich glaube eine bessere „Einsicht gewonnen in die Natur des Zusammenhangs „zwischen den zwei Formen gynodiöcischer Pflanzen, und „zur Stellung der Nützlichkeitsfrage fühlt man sich nicht „weiter gedrungen.“

Hier wird aber, meiner Ansicht nach, ein wichtiger Argument angeführt gegen die Annahme, dass in erster Linie die Nahrungsverhältnisse als Ursache des Entstehens der weiblichen und gefüllten (männlichen, kleistogamen und ungeschlechtlichen) Blüten in Rechnung zu ziehen sind.

Dass die Mutterform auch wieder aus den Samen hervorgeht ist ein Beweis dafür, dass die weibliche Blüte ihre Entstehung einer Mutation verdankt. Was ich oben gesagt habe über den Unterschied zwischen einer „pseudo-“ und einer „echten“ kleistogamen Pflanze, dasselbe gilt auch hier. Aus den Samen einer pseudo-kleistogamen wie *Cap-sella bursa pastoris* oder *Pisum sativum* kommen chasmogame Nachkommen hervor, aus den Samen einer „echten“ kleistogamen aber wiederum kleistogame.

Wäre in einer weiblichen Blüte die Verkümmерung des Andröceums durch äussere Bedingungen induziert wie der Blutenschluss bei einer pseudo-kleistogamen, dann würden aus ihren Samen nur Zwitter hervorkommen. Das dies aber nicht der Fall ist und auch wieder zum Teil die Mutterform aus den Samen hervorgeht, ist ein Beweis dafür, dass die Erscheinung des Auftretens weiblicher Blüten von äusseren Bedingungen ebenso unabhängig ist, als der Blutenschluss der echten kleistogamen.

Aber über die Frage ob die Entstehung weiblicher oder

männlicher Blüten bei gyno- und andro-monöcischen und gyno- und andro-diöcischen Pflanzen auf Ernährungsverhältnisse zurückzuführen sind ist durch Strasburger's eingehende und jahrelang fortgesetzte Versuche mit diöcischen Pflanzen (*Melandrium rubrum* und *album*, *Cannabis sativa*, *Mercurialis annua*, *Bryonia dioica*) und durch seine kritische Beleuchtung aller Versuche verschiedener Autoren um den Prozentsatz der männlichen zu den weiblichen Nachkommen zu ändern, ein helles Licht aufgegangen.¹⁾

Strasburger hat seine diöcischen Pflanzen auf fruchtbaren und weniger fruchtbaren Böden (auf gedüngter und ungedüngter Gartenerde, auf gedüngtem und ungedüngtem Ackerboden und auf Sandboden) cultiviert; er entnahm die Samen zu bestimmten Aussaaten einerseits einzelnen sehr kräftigen, andererseits einzelnen besonders schwachen Pflanzen, aber die Zahlenverhältnisse von männlichen und weiblichen unter den Pflanzen wurden dadurch nicht verändert. Er legte den Pflanzen (*Bryonia dioica*) in 10 c.m. Entfernung von der fortwachsenden Spitze Klemmen an durch welche der Spross bandartig abgeflacht wurde wodurch das Wachstum der Sprosse verlangsamt und eine mangelhafte Ernährung hervorgerufen wurde. Sollte dies von Einfluss sein auf das Geschlecht so könnten solche Klemmen an den blütenbildenden Sprossen weiblicher Pflanzen die Bildung männlicher Blüten veranlassen. Aber das Verhältnis änderte sich dadurch nicht. Er hat Kreuzungen zwischen den kräftigsten und den schwächsten Pflanzen einer Kultur in guter Gartenerde und in reinem Sande, und zwischen den kräftigsten der einen Kultur mit den schwächsten der anderen und ungekehrt vorgenommen mit keinem anderen Resultat dann das die Zahlenver-

1) E. Strasburger. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rückzicht auf Geschlechtsverteilung, Biol Centralbl. Bd. XX. N°. 20, 21, 22, 23. 1900.

hältnisse von den beiden Geschlechtern ungeändert blieben.

Er hat die Einflüsse der Temperatur und des Schattens studiert und eine Schwächung der Befruchtungskraft des Pollens zu bewirken gesucht; alle diese Versuche haben aber an den Zahlenverhältnissen keine Änderung herbeigeführt.

Aus diesen nach allen Richtungen hin variierten Versuchen geht schlagend hervor, dass das Geschlecht durch die Ernährungsverhältnisse, Temperatur, Beleuchtung, Feuchtigkeit u. s. w. nicht beeinflusst wird. Das Geschlecht muss schon im Keime bestimmt sein, das beweist die Konstanz der Zahl bei hinreichend hohen Zählungen für eine gegebene Art oder Rasse und das dies alles so sein muss, ist jetzt durch die Mutationstheorie von de Vries klar geworden.

Was die Diöcie betrifft, nimmt man gewöhnlich ohne Weiteres an, dass die Gynodiocie einen Übergangzustand von dem Hermaphroditismus zur Diöcie darstellt. Gibt es einmal hermaphroditische Pflanzen und daraus hervorgekommene weibliche Individuen neben einander, dann stellt man sich vor, dass die männliche Form aus der zwitterigen hervorgehen muss weil die Samenproduktion dann bei dieser, entsprechend dem Grade der Reduktion die das Gynäceum getroffen hat, herabgesetzt wird.¹⁾ Dass aber das Gynäceum durch Reduktion getroffen wird, bleibt unerörtert.

Meiner Ansicht nach wird eine zwitterige Blüte nicht eingeschlechtlich ohne eine solche Mutation durch welche entweder das Androeum oder das Gynäceum zur Rückbildung gebracht wird. Ist einmal durch Mutation eine Pflanze gyno-diöcisch geworden dadurch dass in einigen Individuen das Androeum verkümmerte; in anderen Individuen aber nicht, so bleibt die Species gynodiöcisch. Nur wenn zu irgend einer Zeit unter den Zwitterigen aufs neue

1) Correns, l. c.

eine Mutation eintritt wodurch dass Gynäceum durch Reduktion getroffen wird, und die so entstandenen männlichen und weiblichen Pflanzen mehr und mehr die Oberhand gewinnen über die zwitterige, kann die betreffende Pflanzenart eine diöcische werden, sonst nicht.

Dass die monöcischen Pflanzen Zwischenrassen sind ist, meiner Ansicht nach, kaum zu bezweifeln.

Zwar ist die wahre Natur dieser Rassen, die Frage ob es Halb- oder Mittelrassen sind, nur durch Kulturversuche festzustellen.

Was aber die Hauptfrage betrifft ist erstens die Tatsache, dass die abweichende Blüte (weibliche, männliche, ungeschlechtliche, gefüllte) ebenso wie die kleistogame ganz unabhängig von äusseren Bedingungen hervortritt, und dass aus den Samen einer weiblichen oder gefüllten Blüte wiederum zum Teil weibliche oder gefüllte Nachkommen hervorgehen, ein Beweis dafür, dass diese Blüte in den normalen Entwicklungsgang der Pflanze gehört. Es kommt noch hinzu, dass die wenigen Kulturversuche, welche man bisher mit gyno-diöcischen Pflanzen angestellt hat, schon ergeben haben, dass die weiblichen Blüten in ihrem Auftreten dem von de Vries entdeckten Gesetz der Periodicität unterliegen.

Ich will hier auf Willis¹⁾ Kulturversuche mit *Origano* *vulgare* hinweisen.

Willis beobachtete abnormale Blüten an hermaphroditischen Individuen dieser Pflanze, welche entweder ganz weiblich waren oder statt der normalen Zahl von 4 Staubgefassen deren nur 1, 2 oder 3 ausgebildet hatten. Bei diesen abnormalen Blüten fand er, dass die Blumenkrone gewöhnlich etwas kleiner war als die der normalen zwitterigen Blüte, aber von veränderlicher Grösse mit allen

J. C. Willis. Proceedings of the Cambridge Philos. Soc. Vol. VII 1892 pag. 348 Vol. VIII 1892 pag. 17 und 1893 pag. 129.

Zwischenstufen zwischen jener der zwitterigen bis zu jener der weiblichen Stöcke dieser Art. Seine Untersuchung, welche sich über 2479 Pflanzen erstreckte, ergab ihm, dass 153 d.h. 6.17 % Blüten im Andröceum mehr oder weniger von den normalen abwichen. Darunter waren 58 ganz weiblich, die anderen hatten 1, 2 oder 3 verkümmerte Staubfäden. Die Zahl der vollkommen weiblichen war die grösste und dies war jedesmal der Fall, wenn eine grosse Zahl *Origanum* Pflanzen untersucht wurden.

Auch unter den weiblichen Stöcken fand er dann und wann ein Exemplar das eine grosse hermaphroditische Blüte zwischen den weiblichen hervorbrach; auch fand er solche mit 1 oder 2 Staubfäden.

Im folgenden Jahr säete er Samen von einer seiner hermaphroditischen Pflanzen aus (welche aber wie aus seinen Daten hervorgeht nicht rein zwitterig waren) und fand unter den Nachkommen viele weibliche Pflanzen: von 322 Stengeln — die Pflanzen konnten nicht gezählt werden — waren 11 weiblich.

Aus seiner dritten Abhandlung über Gynodioçismus entnehme ich das folgende Zitat.

„The chief point of immediate interest in the present „year's observations was the change of type of some plants. „It has hitherto been taken for granted, so far as can be „found from a careful study of the literature, that a „„female“ plant remains female throughout its life history, „and a hermaphrodite likewise. This year's experiments „have shown that this is not the case. A wild female plant „of *Origanum vulgare* which was transplanted from Abing- „,ton and which remained female during last year, came „out hermaphrodite in the present season.“) On „July 15, 1893, it was in full flower, and was covered „with normal hermaphrodite flowers, with here

1) Die Sperrung ist von mir.

„and there a stray female flower, just like a normal hermaphrodite plant. The few female flowers were almost entirely borne on the lower lateral tufts. On July 22, it was in a similar condition and the female flowers were comparatively large. Presently, however, a change occurred, and by Aug. 10, the plant looked like a normal female, only bearing a few hermaphrodite flowers. (The flower of *Origanum* usually lasts about a week). In this condition it remained for the rest of the season, at times, however, bearing a considerable number of hermaphrodite flowers.”

Aus diesem Zitat geht klar hervor, dass die abnormalen Pflanzen welche vom Willis unter den hermaphroditischen *Origanum* Pflanzen gefunden wurden tatsächlich einer durch Mutation entstandenen weiblichen Zwischenrasse angehörten und zweitens dass sich im Auftreten der Anomalie — das ist hier, die ganze oder teilweise Rückbildung des Andröceums — eine deutliche Periodicität nachweisen lässt in dem Sinne dass sie sich in dem Lebensalter, wo die Entwicklung der Pflanze ihren Höhepunkt erreicht, am meisten zeigt.

Ebenso wie bei den von de Vries beschriebenen *Trifolium pratense quinquefolium*, *Plantago lanceolata ramosa* und anderen Rassen zeigt die weibliche Rasse des *Origanum vulgare* dass die Anomalie erst erscheint in einer Periode, als die Pflanzen kräftiger werden, um später wieder zu sinken. 1) Man weiss dass auch bei Pflanzen mit gefüllten Blüten das Auftreten dieser Blüten periodisch stattfindet: die ersten Blüten einer Pflanze sind dann einfach, die später hervorgebrachten nach und nach mehr gefüllt, die Herbstblüten wieder weniger.

1) Man vergleiche auch die Abhandlung von Fräulein Tine Tammes. Ein Beitrag zur Kenntniss von *Trifolium pratense quinquefolium* de Vries, Bot. Zeit. 1^{te} Abth. 1904 Hefl. XI.

Bevor wir zur Besprechung derjenigen Kategorie von Pflanzen, bei welcher die kleistogamen Blüten von den chasmogamen abweichen, zurückkehren, muss auch noch eine andere Erscheinung kurz erwähnt werden, welche wir bei dieser Kategorie auftreten sehen, welche aber ebenso wenig wie die Rückbildungerscheinungen zum Wesen der Kleistogamie gehört.

Schon Leclerc du Sablon¹⁾ hat bemerkt, dass die geschlossene Blüte einer kleistogamen Pflanze keineswegs eine konstante Grösse und Gestaltung besitzt, doch dass sie eine sehr variable Grösse hat und in ihrem Bau alle Grade der Rückbildung zeigen kann.

„Les fleurs cléistogames — sagt er — ne sont pas organisées sur un plan fixe et présentent, par rapport aux „fleurs normales, des simplifications variables.“ Goebel²⁾ hat dieselbe Erscheinung ausführlich besprochen. Er bemerkt z. B. dass die Angaben der verschiedenen Autoren über die Beschaffenheit der Blüte der *Cardamine chenopodifolia* nicht übereinstimmen. Grisebach fand in den kleistogamen Blüten dieser Pflanze 4 Staubblätter. Schulz aber fand deren nur 2. Goebel zeigte nun, dass auch an einer und derselben Pflanze die kleistogamen Blüten sehr verschieden sein können, so in Grösse als in Bau und Beschaffenheit. Bei seinen Topfkulturen waren von *Cardamine chenopodifolia* auch die Blüten der oberirdischen Inflorescenzen kleistogam. Vergleicht man dann den Bau dieser oberirdischen mit dem der unterirdischen Blüten, so findet man erhebliche Differenzen. In den oberirdischen geschlossenen Blüten findet man nicht selten alle 6 Staubfäden ausgebildet, in den unterirdischen teils 4, teils 3 aber meist nur 2 Staubblätter vorhanden, jedes

1) Leclerc du Sablon. Recherches sur les fleurs cléistogames. Revue générale de Botanique. Tom. XII. 1900. pag. 306.

2) Goebel. l. c. pag. 746.

mit nur 2 Pollensäcken. Auch der Fruchtknoten der oberirdischen hat viel mehr Samenanlagen als der der unterirdischen und entwickelt sich zu einer Schote, während sie bei den anderen zu einem Schötchen auswächst.

Von *Viola sylvatica* beschreibt Goebel kleistogame Blüten mit 5 Staubfäden, deren 3 mit zwei und 2 (die unteren) mit vier Pollensäcken, aber auch andere mit 2 Staubfäden (die unteren) jeder mit nur zwei Pollensäcken und zwischen diesen beiden verschieden ausgebildeten kleistogamen Blüten, fand er noch einige interessante Zwischenformen.

Etwas Ähnliches findet man bei sehr vielen anderen kleistogamen Pflanzen, wie aus den hier unten folgenden Mitteilungen hervorgehen wird.

Dies alles aber hat mit dem eigentlichen Wesen der Kleistogamie nichts zu schaffen, man findet es auch bei den obengenannten diaphoranthen Zwischenrassen wieder. Beim *Origanum vulgare*, wo die Mutation eine Verkleinerung der Krone und eine Rückbildung des Andröceums hervorgerufen hat, sahen wir oben, dass die Ausbildung der Anomalie in den verschiedenen Blüten desselben Stockes sehr verschieden sein konnte, dass die Grösse der Blumenkrone sehr variabel war und dass oft von den 4 Staubfäden nur 1, 2 oder 3 statt 4 verkümmert waren. Die so auffällige Variabilität im Bau und Beschaffenheit der diaphoranthen Blüten bei diesen und bei so vielen anderen durch Mutation entstandenen Rassen ist dem fortwährenden Kampf im Hervorbringen zweier antagonistischen Merkmale: die normale und die durch Mutation entstandene abweichende Blüte zuzuschreiben, wobei es von verschiedenen Bedingungen, von Ernährungsverhältnissen, von der Stelle welche die Blüte an der Pflanze einnimmt u. s. w., abhängig ist, ob das eine oder das andere Merkmal die Oberhand gewinnen wird. Auf diese Weise sind die scheinbaren Zwischenfor-

men welche man sowohl bei verschiedenen als auch bei einem und demselben Individuum finden kann, zu erklären. Die Erscheinungen welche wir hier bei den Diaphoranthen antreffen sind denjenigen welche bei anderen Zwischenrassen z. B. bei der Ausbildung von 4, 5, 6, 7 und mehrscheibigen Blättern bei *Trifolium pratense quinquefolium* wahrgenommen wurden, gleich zu setzen.

Eine grosse Variabilität in der Ausbildung der kleistogamen Inflorescenz findet man bei *Leersia oryzoides*. Gewöhnlich bleibt sie, wie Duval-Jouve bemerkt hat, grösstenteils oder ganz in der Blattscheide verborgen, oft aber kommt sie auch mehr aus der Scheide hervor. Besonders scheint dies der Fall zu sein in der Umgegend von Lieberose, wie schon Ascherson¹⁾ im Jahre 1864 nachgewiesen hat. Aus dem, was Leclerc du Sablon darüber berichtet, kann abgeleitet werden, dass das Hervortreten der kleistogamen Inflorescenz aus der Blattscheide auch in Frankreich keine seltene Erscheinung ist; auch Darwin sah sie bei einigen seiner im Gewächshause kultivierten Pflanzen zu Tage treten. Die kleistogame Inflorescenz ist hier also eben so variabel als die Blüte bei anderen Pflanzen.

Kehren wir jetzt zu den kleistogamen Pflanzen zurück, dann ist der Unterschied zwischen denjenigen Pflanzen, wo die geschlossene Blüte nur durch den Blütenschluss und denjenigen, wo sie sich auch noch durch Rückbildung erscheinungen von der chasmogamen Blüte unterscheidet, der Tatsache zuzuschreiben, dass bei den erstenen reine systematische Arten, bei den letzteren aber dia-phoranthe Varietäten und Zwischenrassen kleistogam geworden sind.

Wir haben uns vorzustellen, dass die *Veilchen*, die

Oxalis acetosella, *Amphicarpa monoica*, *Vandellia nummularifolia*, *Ruellia tuberosa*, *Impatiens* u. a. ebenso wie *Viola tricolor*, *Euphrasia officinalis*, *Salvia pratensis*, *Salvia silvestris*, *Clinopodium vulgare* u. a. schon früher eine Mutation erlitten hatten, dass daraus kleinblütige Zwischenrassen und Varietäten gebildet wurden und dass von diesen Varietäten und Rassen die erstgenannten durch Blütenschluss kleistogam geworden sind, die anderen aber nicht.

Bei einigen dieser Pflanzen war durch die Mutation, nur eine allgemeine Verkleinerung der ganzen Blüte eingetreten ohne dass andere Rückbildungen damit verbunden waren. Dies war z. B. der Fall bei *Leersia oryzoides*, *Impatiens noli tangere*, *Ruellia tuberosa*, *Lamium amplexicaule*, bei welchen die jetzt kleistogamen Blüten nur in der Grösse von den chasmogamen verschieden sind. Bei anderen aber war mit der Verkleinerung der Blüte auch eine teilweise Rückbildung des Andröceums und der Blumenkronblätter verbunden: *Viola*-arten, *Oxalis acetosella*, *Cardamine chenopodifolia*, *Amphicarpa monoica*, ebenso wie wir das jetzt antreffen bei der kleinblütigen *Sagina Linnaei micrantha*, *Nigella damascena apetala* u. a.

Wiederum bei anderen war neben der systematischen Art eine kleinblütige kleistogame Varietät oder eine monözische Zwischenrasse entstanden (*Vandellia nummularifolia*, *V. sessiliiflora*) ebenso wie bei *Salvia pratensis* und *Clinopodium vulgare*, u. s. w.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung ist anzuführen, dass von vielen dieser kleistogamen Pflanzen tatsächlich die kleinen und offenen Blüten bekannt sind, mögen sie denn bei den meisten Arten nur sehr selten oder nur in der Kultur zu Tage treten.

Ich will hier einige dieser kleistogamen Diaphoranthen kurz erwähnen.

In seiner Abhandlung „Über Blühen und Bestäubungseinrichtungen im Skandinavischen Hochland“¹⁾ teilt Lindmann mit, dass *Viola biflora* da im Hochland bisweilen kleinere offene Blüten trägt, worin einzelne Blumenkronblätter rudimentär sind. Er betrachtet sie als in einem Übergangszustande zur Kleistogamie sich befindend.

Es ist hier besonders hervorzuheben, dass bei dieser „sogenannten“ Zwischenform nicht nur die Blüte kleiner ist, sondern dass auch einzelne Blumenblätter rudimentär sind.

Die kleinen chasmogamen *Viola*-Blüten wie von Lindmann beschrieben wurden waren schon früher bei *Viola alba* wahrgenommen worden. Michale²⁾ hat diese schon 1860 beschrieben und neulich hat Goebel über solche Blüten auch bei zwei anderen Veilchenarten *Viola odorata* und *silvatica*³⁾ Mitteilungen gemacht. Bei *V. odorata* ist die Blumenkrone deutlich violet gefärbt und ragt sie über den Kelch hervor; sie öffnet sich aber nur wenig oder gar nicht. Goebel fand die Nectariananhängsel der 2 unteren Staubblätter kleiner als bei den chasmogamen Blüten. Die Pollenkörner trieben Schläuche innerhalb der Antheren. Die kleine chasmogame Blüte von *Viola silvatica* sah er auftreten als diese Pflanze unter günstigen Bedingungen kultiviert, Anfang Juli, nachdem sie zunächst kleistogame Blüten gebildet hatte, wiederum chasmogam zu blühen anfing. Sie waren nicht nur kleiner, sondern hatten auch eine blasser gefärbte Blumenkrone als die im Frühjahr auftretenden chasmogamen Blüten, sonst aber waren sie normal.

So finden wir also bei *Viola* in den kleinen chasmogamen Blüten viele Besonderheiten — Rückbildung der Blu-

1) Lindmann. Bot. Centr. blatt XXX. 1887. p. 159.

2) Michale^t. Bull. de la Soc. bot. de France Tom. VII. 1860.

3) Goebel l. c. pag. 695 und 775.

menblätter, Rückbildung der Nectarienanhangsel, das Keimen des Pollens innerhalb der Antheren — welche wir gewohnt sind als Besonderheiten zu betrachten, durch welche sich die kleistogamen Blüten von den chasmogamen unterscheiden und müssen sie als offene kleistogame Blüten d. h. als die ursprünglichen, kleinen, chasmogamen Blüten einer monöcischen Diaphoranth betrachtet werden, bevor diese durch Mutation kleistogam wurde.

Bei *Oxalis acetosella* sind solche kleine chasmogame Blüten schon von Darwin¹⁾ wahrgenommen und später ausführlich von Rössler beschrieben worden.²⁾

Darwin sagt, dass sie bei seinen kultivierten Pflanzen auftraten längere Zeit, nachdem die normalen Blüten ausgeblüht waren und nahezu zu gleicher Zeit mit den kleistogamen; sie hielten die Mitte zwischen chasmogamen und kleistogamen Blüten.

In einer dieser Blüten konnte er wahrnehmen, dass die Pollenschläuche aus den unteren Antheren nach der Narbe gewachsen waren.

Rössler fand die kleinen Oxalisblüten Anfang Mai, als die Blütezeit der chasmogamen Blüten zu Ende ging und noch keine kleistogamen Blüten aufgetreten waren. Sie waren nur 7—9 m.M. gross.

Die violetten Adern und die orangefarbenen Saftmale waren ausgeblasst. Die geschlossenen Antheren, besonders die der epipetalen Staubfäden, hatten Pollenschläuche ausgesandt; ein spinngewebeartiges Gewirre von Pollenschläuchen verband diese Antheren unter einander; auch nach den Petala und nach dem Ovar hin zogen sich die Schläuche.

1) Darwin l. c. pag. 321.

2) Rössler. Beiträge zur Kleistogamie. Flora Bd. 87 1900. pag. 498.

Spärlicher kamen solche aus den episepalen Antheren hervor. Aber auch geöffnete Antheren fanden sich, von denen aus Pollenschläuche gingen.

Aus dem was damit bei dieser Pflanze wahrgenommen ist, kann man also behaupten, dass sie, ausser den gewöhnlichen normalen Blüten, auch kleine offene Blüten hervorbringt, welche beinahe in allem mit den kleistogamen übereinstimmen, und dass diese ebenso wie die bei *Viola* als die kleinen Blüten einer ursprünglichen monöcischen Diaphoranth betrachtet werden können.

Solche chasmogame „Zwischenformen“ sind auch noch von *Campanula colorata* bekannt. ⁹ Eine Beschreibung habe ich davon aber nicht gefunden.

Bei *Ruellia tuberosa* habe ich selbst sehr oft Blütenformen angetroffen, die viel kleiner waren als die normalen Blüten. Ich fand eine offene Blüte von 24 c.M. also nur halb so gross als normal, mit Kelchzipfeln von 15 m.M. und Antheren von 1½ m.M. Länge. Weiter fand ich geschlossene Blüten, eine von 17 m.M., eine andere von 16 m.M. und eine dritte von 23 m.M. Diese Blüten waren alle von normaler Gestalt und gefärbt, aber ich habe nicht ausmachen können, ob sie wirkliche Zwischenformen waren oder solche Blüten, die nicht zur vollständigen Entwicklung gelangt waren. Sie kamen mannigfaltig an dem oben beschriebenen Standort vor, wo unter Tausenden Individuen nur dann und wann einzelne angetroffen wurden, die eine normale Blüte hervorbrachten. Es war damals meine Meinung, dass die Individuen, an welchen sie gefunden wurden, sich so zu sagen, Mühe gaben chasmogame Blüten zu bilden, welches ihnen aber nicht vollständig gelang. Besonders glaubte ich dies, weil ich die geschlossene Blüte von 23 m.M. hatte abfallen sehen, ohne Frucht

anzusetzen. Ich hatte die Absicht dies näher bei einer grossen Kultur dieser Pflanze zu untersuchen, doch habe ich diese Versuche unterbrechen müssen wegen meiner Abreise nach Europa. Aus demselben Grund glaube ich bezweifeln zu müssen, ob die Blütenform von *Impatiens noltangere*, welche Goebel beschrieben (pag. 753) und abgebildet (pag. 680) hat, in der Tat mit der kleinen chasmogamen Blüte von *Viola*, *Oxalis* und *Campanula* auf eine Stufe gestellt werden darf. Die Weise worauf sie an dem Standort bei Ambach auftrat, bei einigen Pflanzen, welche sich, so zu sagen, anstrengten um chasmogame Blüten hervorzubringen (p. 770) und die Tatsache, dass sie unbefruchtet abfiel (p. 753) machte mich glauben, dass sie nicht eine historische Zwischenform sondern vielmehr eine „Hemmungsbildung“ in der gewöhnlichen Bedeutung dieses Wortes sei, ebenso wie meine kleinen *Ruellia* Blüten.

Nach Adeline Francis Schively¹⁾ lassen sich bei *Amphicarpa monoica* in Pennsylvania, an einer und derselben Pflanze zu gleicher Zeit oder nach einander vier Blüten von verschiedener Form und Grösse unterscheiden, welche sie folgendermassen beschreibt:

1°. eine chasmogame, normal gebaute Sommerblüte mit purpurner Krone und von der Form einer gewöhnlichen Papilionaceen-blüte. Sie wächst an blattachselständigen Trauben am oberen Teil der Pflanze von der zweiter Hälfte vom Juli bis September. Sie ist autogam, doch fehlen auch die Anzeichen von Fremdbestäubung nicht. Ihre Fruchtbarkeit ist eine spärliche, doch ist sie keineswegs steril, wie bisweilen in floristischen Werken angegeben wird. An wildwachsenden Stöcken findet man auf 100 Blüten nicht mehr als 24 Früchte. Dagegen war die Fruchtproduktion an Pflanzen, die im Gewächshause kul-

1) A. F. Schively. Contributions to the life-history of *Amphicarpa monoica* l. c.

tiviert wurden weit geringer und nicht mehr als etwa 1½ % der Blüten.

2º. eine viel kleinere und weiss-grünliche kleistogame Blüte, mit kleinem Kelche und stark reduzierten Blumenblättern, welche auch oft fehlen können; die Antheren bleiben geschlossen und zeigen alle möglichen Uebergänge zwischen normalen und ganz leeren Pollensäcken. Die Pollenschläuche wachsen direkt zur Narbe.

Die Blüte ist also vollständig autogam und jede Blüte ohne Ausnahme zeitigt eine Frucht.

Sie haben nicht so eine bestimmte Stelle an der Pflanze wie die sub 1 genannten, vielfach findet man sie nur am unteren Teil der Pflanze in den Blattachseln oder an verlängerten Achselsprossen. Sie treten erst in der letzten Hälfte vom August auf und man findet sie noch in allen Entwickelungsstadien im October.

3º. Eine oberirdische kleistogame Winterblüte. Diese trat nur bei Kultur in dem Gewächshause auf. Miss Schiely glaubt dass sie eine in Folge von Lichtmangel entstehende Übergangsform der chasmogamen Blüten darstellt. Ihre Frucht steht der der chasmogamen Blüte am nächsten.

4º. Eine unterirdische kleistogame Blüte; diese entsteht schon frühzeitig an langen Ausläufern, die in der Regel aus den Achseln der Kotyledonen oder aus den Achseln der ersten Blätter hervor kommen. Die Blüte ist 1 m.M. lang und völlig kronlos. Von den zehn Staubgefassen ist die Mehrzahl nur als Rudiment anwesend. In der Regel enthalten sie nur 4—6 Staubfäden, welche Antheren tragen, von denen giebt es meistens nur 2 welche Pollen enthalten. Man findet diese Blüten während der ganzen Vegetationsperiode vom Juni bis October.

An bewaldeten Standorten findet man in der Regel keine chasmogamen Blüten während die kleistogamen, ober- oder unterirdischen in Fülle vorhanden sind. Umgekehrt findet man an offenen, nicht bewaldeten Stellen und san-

digen Flussbänken zahlreiche chasmogame Blüten und nur wenige kleistogame.

Lassen wir die sub 3 genannte Blüte, die mehr den Eindruck macht eine unvollständig entwickelte chasmogame zu sein, ausser Betracht, so sehen wir dass die sub 2 genannte mit der kleinen Blüte von *Viola* und *Oxalis* übereinstimmt, aber geschlossen bleibt. Fräulein Schiely erwähnt nicht sie jemals offen gesehen zu haben.

Bei *Eranthemum cinnabarinum*, *crenulatum* und *bicolor* findet man nach Scott Blüten von dreierlei Art.

Erstens, eine chasmogame von schöner Farbe und ziemlich ansehnlicher Grösse.

Diese Blüte ist nach Scott vollkommen steril; nicht nur dass sie bei spontaner Selbstbefruchtung niemals Frucht ansetzt, auch bei einer Kreuzung wird keine Frucht gebildet.

Zweitens eine chasmogame Blüte, die weniger als die halbe Grösse der vorigen hat, welche aber fertil ist.

Drittens, eine kleine kleistogame Blüte,

Die grossen, normalen Blüten kommen ausschlieslich vor in der sogenannten kalten Jahreszeit und bei feuchter Luft.

Später im März und April, wenn die Wärme zunimmt, prädominiert immer mehr die Blüte der zweiten Form. In der warmen und trockenen Jahreszeit aber sieht man bei nahe ausschliesslich kleistogame Blüten.

Nur bei *E. bicolor* hat die grosse, normale Blüte noch nicht ganz ihre Fruchtbarkeit verloren, obgleich sie in geringerem Masse Früchte ansetzt als die kleine chasmogame.

Scott teilt weiter mit, dass unter normalen Bedingungen die grossen Blüten sehr selten sind; nur in der Kultur kommen sie zum Vorschein. Diese Notiz stimmt ganz überein mit dem, was darüber schon früher in der näm-

1) Scott. Dimorphism in *Eranthemum*. Journal of Botany 1872. Vol. X. pag. 161.

lichen Zeitschrift von Kurz berichtet war. Kurz hatte auf seinen Reisen im Binnenland diese Pflanzen sehr oft angetroffen, aber beinahe ausnahmslos ohne chasmogame Blüten. Dieses Verhältnis erinnert stark an das Auftreten der chasmogamen Blüte bei *Ruellia tuberosa*, *Impatiens noli tangere* und *fulva*, wie in einem vorigen Abschnitt hervorgehoben ist, und das periodische Auftreten der kleinen Blüte weist darauf hin, dass sie als die kleine Blüte der monöcischen Diaphorant betrachtet werden muss.

Est ist sehr wahrscheinlich, dass solche offene kleistogame Blüten, die man bis jetzt noch nur bei relativ wenigen Pflanzen beobachtet hat, dann und wann auch bei anderen werden wahrgenommen werden, wenn man dazu übergeht sie in Kultur zu nehmen.

Jedenfalls hat das oben Mitgeteilte gelehrt, dass in der Entwicklungsgeschichte dieser Pflanzen eine Periode gewesen sein muss, in welcher sie zweierlei Art Blüten hervorbrachten: grosse und kleine und dass viele Besonderheiten, die wir gewohnt waren den kleistogamen Blüten zuzuschreiben, in diesen kleinen Blüten wiedergefunden werden wie: die Rückbildung der Grösse aller Blütenteile, das Rudimentär-werden aller oder einiger Blumenblätter (*Viola biflora*, *Amphicarpaea*), die Rückbildung der Nectarienanhängsel der Staubgefässe (*Viola odorata*), das Geschlossen-bleiben der Antheren und das Hervorwachsen der Pollenschläuche aus den geschlossenen Antheren (*Viola odorata*, *Oxalis acetosella*, *Amphicarpaea monoica*).

Bei der Frage, auf welche Weise die Kleistogamie bei *Viola*, *Oxalis*, *Campanula*, *Vandellia*, *Amphicarpaea* u. a. entstanden ist, kommen wir also zu dem Schluss, dass bei dieser Kategorie von kleistogamen Pflanzen keine reinen systematischen Arten, sondern diaphoranthe Varietäten und Zwischenrassen kleistogam geworden sind.

V. Die Faktoren, welche auf das Auftreten und
 auf die Fertilität der chasmogamen Blüten
 bei kleistogamen Zwischenrassen Ein-
 fluss ausüben.

Schon mehrmals habe ich hervorgehoben, dass das Auftreten der chasmogamen Blüte in hohem Grade unter dem Einfluss der Lebenslage steht. Die Versuche mit *Impatiens noli tangere* und *Ruellia* zeigten, dass solche Pflanzen, die an ihrem natürlichen Standort in der freien Natur nicht zur Bildung der chasmogamen Blüten gelangen konnten, diese Blüten hervorbrachten so bald sie in bessere äussere Ernährungsbedingungen gebracht wurden. Die oben mitgeteilten Erfahrungen von Kerner von Marilaun mit *Impatiens noli tangere* aus den Tiroler Hochländern und *Viola sepincola* aus dem Tiroler Inntal, bestätigen dies. Auch die Beobachtung von Kurz und Scott dass die *Eranthemum* Arten an ihrem natürlichen Standort nur sehr selten offene Blüten trägt ist damit in Einklang.

Weiter noch erinnere ich daran, dass Goebel nachgewiesen hat, dass *Impatiens noli tangere* im Zustand der Bildung kleistogamer Blüten zurückgehalten werden konnte und dass sie selbst nach dem Auftreten der chasmogamen Blüten, durch ungünstige Ernährungsverhältnisse wieder zur Bildung kleistogamer Blüten veranlasst werden konnte.

Jetzt, da wir wissen, dass es sich hier um Zwischenrasen handelt und die chasmogame Blüte mehr oder weniger semilatent geworden ist, ist das leicht verständlich geworden.

Doch habe ich schon hervorgehoben, dass wenn auch zugegeben werden muss, dass die Beobachtungen im freien Felde und die Ergebnisse der Kulturversuche auf einen grossen Einfluss der äusseren Bedingungen hinweisen, es doch oft nicht möglich ist, alle Erscheinungen, welche dabei

auftreten, auf Ernährungsverhältnisse zurückzuführen, und dass man bei der Betrachtung von allen vorkommenden Fällen auch noch einem anderen Faktor auf das Auftreten chasmogamer Blüten Einfluss einräumen muss.

Ich will jetzt zeigen, wie sehr zunächst das Auftreten der chasmogamen Blüten und zweitens die Fertilität dieser letzteren unter dem Einfluss der kleistogamen Blüten stehen und besonders des Fruchtansatzes derselben.

Es ist mir schon lange bekannt, dass bei *Commelina Bengalensis* ein inniger Zusammenhang zwischen dem chasmogamen Blühen und dem Hervorbringen kleistogamer unterirdischer Früchte besteht.

Findet man in Buitenzorg oder Batavia ein reichlich blühendes Exemplar von *Commelina Bengalensis*, mit einer grossen Anzahl ihrer schönen blauen Blumen, so kann man fast als sicher voraussetzen, dass man beim Ausgraben dieser Pflanze keine reiche Ernte unterirdischer Früchte einsammeln wird, es sei denn dass der Boden ausserordentlich fruchtbar und locker sei.

Umgekehrt blühen Pflanzen, die eine grosse Menge unterirdischer Früchte hervorbringen, nur spärlich mit offenen Blüten. Man weiss, dass die kleistogamen Blüten schon angelegt werden wenn die Pflanzen noch sehr jung sind und lange bevor die Zeit des chasmogamen Blühens eingetreten ist. Sie bringen ihre Früchte mit grosser Schnelligkeit zur Reife und geben Samen, welche viel grösser und schwerer sind als die aus chasmogamen Blüten hervorgekommenen. Hundert Samen aus den normalen Blüten wiegen 381 mgr., während 100 Samen aus den unterirdischen Blüten 749 mgr. wiegen, also fast doppelt so viel.

Sie ziehen also einen grossen Teil der Nährstoffe an sich und dies hat ohne Zweifel einen grossen Einfluss auf die Bildung offener Blüten.

Vergleichen wir diese Beobachtung bei *Commelina* mit dem was Adeline Schively über *Amphicarpa mo-*

noica mitteilt, (oben pag. 92) dann sehen wir, dass an jenem Standort, wo viele offene Blüten wahrgenommen wurden, die Zahl der unterirdischen Früchte gering war, während umgekehrt an dem zweiten Standort, wo keine purpurnen Blüten angetroffen wurden, die Zahl der unterirdischen Früchte ausserordentlich gross war.

Man weiss, dass auch bei dieser Pflanze die kleistogamen Blüten viel früher gebildet werden als die chasmogamen.

Die ersteren werden schon im Juni angelegt und die anderen erst in der zweiten Hälfte des Juli.¹⁾ Sie werden in noch viel grössere Zahl als bei *Commelina* produziert, und die Früchte wachsen auch hier ausserordentlich schnell und geben Samen, welche viele Male so schwer sind als die chasmogamen (pag. 277).

Kann man schon hieraus folgern, dass auch bei dieser Pflanze eine bestimmte Beziehung zwischen der Anzahl offener Blüten und der Anzahl unterirdischer Früchte zu constatieren fällt, so finden wir in den von Adeline Schively mitgeteilten Daten über die Fertilität der chasmogamen Blüten, ein dem entsprechendes Verhältnis.

Die Botaniker, welche von dieser Pflanze eine Beschreibung gegeben haben: Elliot, Darlington, Meehan u. a. geben sehr abweichende Berichte über die Fruchtbarkeit der offenen Blüte.

Elliot und Meehan teilen mit, dass die Blüte abfällt ohne Frucht angesetzt zu haben. Miss Schively bestimmte den Fruchtansatz auf zweierlei Weise, erstens durch das Zählen der Früchte an wildwachsenden Pflanzen und zweitens bei 20 kultivierten. Im ersten Fall fand sie, dass 24 % der Blüten Frucht angesetzt hatten, aber in der Kultur im Gewächshause, erhielt sie von circa 1000 Blüten nicht mehr als 15 Früchte (pag. 345). Ganz gewiss steht

1) Miss A. Schively l. c. pag. 359.

auch hier die geringe Fruchtbarkeit in direkter Beziehung zu der grossen Zahl (320) unterirdischer Früchte, welche von diesen kultivierten Pflanzen gewonnen wurden.

Bei *Commelina* ist die Bildung unterirdischer Früchte in hohem Maße von der physikalischen Beschaffenheit des Bodens abhängig. Ist dieser fest von Structur, so dringen die Ausläufer nicht in den Boden ein und es werden keine Blüten gebildet. Man findet *Commelina* in der Regel auf sehr lockerem Boden, vielfach auf Erdhaufen und dann mit vielen unterirdischen Früchten. Das nämliche ist der Fall bei *Amphicarpa*, wo die aus den Achseln der Kotyledonen oder aus den Achseln der ersten Laubblätter hervorkommenden Ausläufer gar nicht in den Boden eindringen wenn dieser mehr oder weniger fest ist. Sie kriechen dann über den Boden hin und entwickeln ihre Blüten und Früchte unter Steinen oder Blättern oder in Mauerrissen. Finden sie dazu keine Gelegenheit so werden keine Früchte gebildet. Es ist merkwürdig, dass Fräulein Schively nicht an den grossen Einfluss, den dieser unterirdische Fruchtansatz auf die Entwicklung oberirdischer Blüten ausüben muss, gedacht hat. Da wo sie die auffallende Tatsache erwähnt, dass an den Wissahickon viele purpurne Blüten vorkamen und beinahe keine unterirdischen Früchte, fragt sie sich ob denn vielleicht „the number of purple flowers affect the production of underground cleistogamic ones“? ohne dabei zu bedenken, dass gerade das Umgekehrte der Fall sein muss.

Findet *Amphicarpa* einen solchen Standort, dass sie Gelegenheit hat ihre Ausläufer in den Boden eindringen zu lassen, dann fängt sie schon bald mit der Anlage einer grossen Zahl kleistogamer Blüten an und diese ziehen schon Wochen lang einen sehr grossen Teil der Nährstoffe an sich, bevor die Periode des chasmogamen Blühens eingetreten ist.

Man findet hier gerade das nämliche Verhältnis, das

man so oft bei langen Infloreszenzen, die zahlreiche Früchte angesetzt haben, antrifft und wo oft das Ernährungsma-
terial nicht ausreicht, um die jüngsten zuletzt gebildeten Blüten, welche am Ende des Blütenstandes stehen, zur normalen Entwicklung und zum Fruchtansatz zu bringen, weil während der Anlage dieser letzteren Blüten die ältern begannen Samen anzusetzen und die Bildungsstoffe an sich zu ziehen¹⁾.

Hierdurch wird es auch verständlich, warum eine Pflanze als *Viola sepincola* im Waldesschatten in den Tiroler Hoch-
tälern, keine chasmogamen Blüten trägt, während sie solche anderswo mehr oder weniger regelmässig hervorbringt.

Es lässt sich denken dass sie in den Hochtälern schon eine ganze Menge kleistogamer Blüten gebildet haben kann, bevor die Periode der Anlage chasmogamer Blüten eintritt, zumal weil dieses Veilchen nicht nur oberirdische sondern auch unterirdische kleistogame Blüten bildet; aber je grösser der Vorsprung der kleistogamen Blüten ist, je mehr deren schon angelegt sind, bevor die Periode des normalen Blühens eingetreten ist, desto mehr Ernährungsstoffe werden für den Fruchtansatz verwendet und desto geringer wird die Chance, dass die Pflanze es zur Bildung chasmogamer Blüten bringen kann.

So ist auch meiner Ansicht nach das Vorkommen einer reichlichen Menge purpurner Blüten an dem einem Standort, den Ufern des Wissahickons, worüber Fräulein Schively berichtet hat, (siehe das Zitat oben pag. 92) nicht dem Umstande zuzuschreiben, dass an diesem Standort die Pflanzen im Nachmittag ein wenig beschattet wurden (also nicht während des ganzen Tages dem Sonnenschein ausgesetzt waren) sondern der Tatsache, dass sich an diesem Standort nur wenige unterirdische Früchte ange-
setzt hatten.

1) Goebel l. c. pag. 772.

Wie beträchtlich die Bildung unterirdischer Früchte bei dieser Pflanze sein kann, lehrt noch das folgende Zitat.¹⁾

„In a plot of ground where plants were separated as „much as possible, there was a large yield of terrestrial legumes, but comparatively few aerial, none of which resulted from purple flowers. Although the soil was quite rich, it was constantly exposed to sun, and moisture was not abundant. Three very vigorous plants deserve notice, and were so arranged that each could be lifted out with the mass of soil still clinging around the roots. Careful examination revealed the remarkable results of twenty-nine, thirty-five and fifty legumes respectively. These were developed fairly close to the original cotyledonary region. Axillary shoots could not well produce fruit, as the soil was rather clayey on the surface, and no leaves lay upon it.

„As the legumes were being collected from a certain plant, the curious branched appearance of the cotyledonary axillary runners attracted attention. Investigation proved the presence of no less than two hundred and fifty-one hypogean flowers and legumes in varying stages of development.”

Für mich steht es fest, dass die Tatsache, dass keine oberirdischen Früchte gebildet wurden nicht in Zusammenhang gebracht werden muss mit dem constanten Sonnenschein, sondern mit der Ausbildung einer so grossen Menge kleistogamer Früchte. Man bedenke noch dabei, dass die offenen purpurnen Blüten in der letzten Hälfte des Juli bis September angelegt werden während die unterirdischen Blüten schon vom Juni an gebildet werden und weiter, dass bei dieser Pflanze die unterirdischen Früchte viele Male schwerer sind als die normalen Früchte.

Es ist gewiss eine der auffallendsten Erscheinungen bei

1) Miss A. Schively. l. c. pag. 345.

den kleistogamen Pflanzen, dass so oft die chasmogame Blüte steril ist.

Von *Voandzeia subterranea* ist, meines Wissens, nicht bekannt, das jemals eine ihrer vielen oberirdischen Blüten eine Frucht hervorgebracht hat.

Von *Eranthemum cinnabarinum* und *crenulatum* ist, wie wir oben gesehen haben, die grosse chasmogaine Blüte völlig steril.

Oft ist das auch der Fall mit den chasmogamen Blüten von *Oxalis acetosella* und von verschiedenen Veilchenarten. Bei diesen letzteren ist das Verhältnis örtlich oft ganz verschieden.

Niemals noch habe ich eine andere als eine ganz unbefriedigende teleologische Erklärung für diese merkwürdige Tatsache vernommen; doch ist es in der Tat vollkommen unbegreiflich und unannehmbar, dass die chasmogame Blüte bei so vielen Pflanzen völlig steril geworden sein sollte.

Ich glaube diese Erklärung in dem obengenannten Faktor gefunden zu haben.

Oft auch findet man in der Literatur über die Fertilität oder Sterilität normaler Blüten, einander widersprechende Berichte. So bei *Vandellia nummularifolia* über deren normale Blüten Kuhn berichtet, dass sie bei wildwachsenden Pflanzen in Abessinien und Ost-indien immer steril sind, während Darwin dies nicht bestätigen konnte.

Nicht weniger mit einander im Widerspruch sind die Berichte über die Fertilität der kleistogamen Blüten an dem aus der Blattscheide hervorgetretenen Teil der Inflorescenz bei *Leersia oryzoides*. Nach Darwin waren sie bei seinen kultivirten Pflanzen steril, nach Ascherson zum Teil fertil „die Inflorescenz enthält neben den unfruchtbaren auch eine Menge samentragender Aerchen“, nach Leclerc du Sablon völlig fertil.

Aber Schreber¹⁾ hatte schon früher berichtet, dass

1) Mitgeteilt von Duval-Jouve und von Darwin.

wenn die Inflorescenz nur für die Hälfte aus der Scheide heraustritt, nur die Blüten dieses letzteren Teils steril sind, während die eingeschlossenen Blüten Frucht ansetzten.

Diese letztere Mitteilung — so sagt Duval-Jouve — ist von Koeler, Gmelin, Schrader und Gaudin bestätigt worden.

Meiner Ansicht nach muss auch hier an den soeben genannten Faktor gedacht werden.

Und wenn Duval-Jouve berichtet, dass die chasmogame Inflorescenz (die atavistische) steril sei, darf auch hier nicht vergessen werden, dass in allen anderen Blattscheiden der Pflanze kleistogame Inflorescenzen eingeschlossen waren, welche schon während der Entwicklung der chasmogamen Inflorescenz Frucht ansetzten.

Alles zusammenfassend was wir jetzt von den Faktoren wissen, welche auf das Auftreten der chasmogamen Blüten bei kleistogamen Zwischenrassen ihren Einfluss ausüben, sehen wir, dass zunächst das Hervortreten der normalen Blüte in hohem Maße befördert wird durch die Lebenslage im ausgedehntesten Sinne des Wortes d. h. nicht nur durch die Nahrungsverhältnisse, sondern auch durch alles, was der Ernährung der Pflanze zuträglich ist, wie z. B. eine genügende Beleuchtung, eine hinreichende Temperatur u. s. w. dass aber auch und zumal bei denjenigen Pflanzen, welche frühzeitig eine beträchtliche Menge kleistogamer Blüten bilden, das Auftreten der chasmogamen so wie die Fertilität dieser letzteren, durch diese kleistogamen Blüten, welchen die Bildungsstoffe zuströmen beeinflusst werden mit der Folge, dass entweder die chasmogamen Blüten nicht angelegt werden oder wenn sie doch gebildet werden, sie doch nicht ihre Früchte reifen können.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Kleistogame Pflanzen sind Pflanzen deren Blüten alle oder zum Teil den Insekten und dem Wind verschlossen sind, so dass sie nur sich selbst befruchten können.

2. Sie unterscheiden sich von pseudo-kleistogamen Pflanzen dadurch, dass ihre geschlossenen Blüten in den gewöhnlichen Entwicklungsgang der Pflanze gehören und ihre Entstehung von äusseren Bedingungen unabhängig ist. Aus ihren Samen kommen wiederum kleistogame, aus den Samen einer pseudo-kleistogamen chasmogame Nachkommen hervor.

3. Bei vielen dieser Pflanzen sind die geschlossenen Blüten in Grösse und Gestaltung von den chasmogamen nicht verschieden: *Anonaceae*, *Orchideae*, *Myrmecodia tuberosa*, *Juncus bufonius*, *Spergularia salina*, *Illecebrum verticillatum*, *Drosera*, *Hordeum*, *Homalonema* u. a.; bei anderen aber unterscheiden sie sich von ihnen durch geringere Grösse und durch Reduktionserscheinungen: *Viola*, *Oxalis*, *Impatiens*, *Cardamine*, *Amphicarpaea* u. a.

Diese Gestaltungsverschiedenheiten stehen aber mit dem Wesen der Kleistogamie in keinem direkten Zusammenhang.

4. Von vielen kleistogamen Pflanzen sind die chasmogamen Blüten nicht bekannt; diese bringen nur geschlossene Blüten hervor.

Andere können zweierlei Blüten tragen: chasmogame und kleistogame; bei diesen steht das Auftreten der chasmogamen Blüte in hohem Grade unter dem Einfluss der Lebenslage, in dem Sinne, das kleistogam blühende Stöcke unter besseren Ernährungsverhältnissen zum chasmogamen Blühen angeregt werden können. Umgekehrt kann die chasmogame Blüte durch nicht hinreichende Ernährung oder ungünstige Beleuchtungs- oder Temperaturbedingungen unterdrückt werden.

5. Die chasmogame Blüte ist für die kleistogame Pflanze von geringer Bedeutung. Dies geht schon daraus hervor, dass sie bei vielen kleistogamen Pflanzen nicht mehr angelegt wird und sich bei anderen leicht unterdrücken lässt. Bei wiederum anderen setzt sie entweder keine Frucht an oder der Fruchtansatz ist bei ihnen ein sehr unregelmässiger.

Die chasmogamen Blüten befruchten in der Regel sich selbst, vielmals schon in der Knospe; da wo sie durch Insekten gekreuzt werden, bringt solch eine Kreuzung den Nachkommen keinen Vorteil.

6. Kleistogame Pflanzen sind für die Folgen der Selbstbefruchtung nicht empfindlich; Pflanzen welche von Blütenenschluss Nachteil erfahren, können niemals kleistogam geworden sein.

7. Die kleistogamen Pflanzen sind durch Mutation aus den chasmogamen hervorgegangen. Diejenigen, deren kleistogame Blüten nur durch den Blütenenschluss von den chasmogamen abweichen sind aus einer anderen Kategorie von Pflanzen hervorgegangen als diejenigen, deren geschlossene Blüten sich auch noch durch Reduktionserscheinungen von den offenen unterscheiden. Die ersten sind aus reinen systematischen Arten entstanden; die anderen aus Diaphoranthēn (im engeren Sinne).

8. Diaphoranthēn (im engeren Sinne) sind solche Pflanzen, welche entweder auf verschiedenen Stöcken wie *Viola tricolor* und *V. tricolor arvensis* oder auf demselben Stock wie *Salvia pratensis*, zweierlei hermaphroditische Blüten tragen, welche durch Grösse und andere Rückbildungerscheinungen verschieden sind und welche ebenso wie andere Diaphoranthēn: die gyno- und andromonöcischen und diöcischen Pflanzen, die Formen mit gefüllten und die Formen mit ungeschlechtlichen Blüten, durch Mutation aus systematischen Arten hervorgegangen sind.

9. Von vielen Pflanzen: *Anonaceae*, *Orchidaceae*, *Myrme-*

codia tuberosa, *Salvia cleistogama*, *Leersia oryzoides* sind durch die Mutation konstante kleistogame Varietäten hervorgerufen, wo die chasmogame Blüte völlig latent geworden ist, oder nur ausnahmsweise (*Leersia*) hervortritt.

Von anderen: *Juncus bufonius*, *Spergularia salina*, *Drosera rotundifolia*, *Illecebrum verticillatum* sind durch die Mutation kleistogame Zwischenrassen entstanden.

Drittens hat sie die sub 8 genannten diaphoranthenen Varietäten und Zwischenrassen kleistogam gemacht: *Ruellia*, *Impatiens*, *Viola*, *Oxalis*, *Amphicarpa* u. a.

10. Das Auftreten der chasmogamen Blüte bei den Zwischenrassen steht in erster Linie unter dem Einfluss der Lebenslage. Bei einigen Pflanzen aber, zumal bei denjenigen, welche frühzeitig unterirdisch eine beträchtliche Menge kleistogamer Blüten bilden, wird das Hervortreten der chasmogamen Blüte oder deren Fruchtansatz auch noch durch diese kleistogamen Blüten, welchen die Bildungsstoffe zuströmen, beeinflusst.

LEIDEN, April 1905.