

## 4. Die Kreuz- und Selbstbefruchtung der Blüten.

### Kreuzbefruchtung.

Während Goethe in Karlsbad weilte, brachte ein junger Gärtner täglich Bündel blühender Pflanzen den beim Brunnen versammelten Kurgästen. Herren und Frauen interessierten sich lebhaft dafür, die Namen dieser Pflanzen mit Hilfe der Schriften des damals weithin berühmten schwedischen Botanikers Linné zu ermitteln. Man nannte dieses Auffuchen der Namen „Bestimmen“ oder „Determinieren“ der Pflanzen, und das wurde auch von Dilettanten als eine Art Rätselspiel und als ein anmutiger, anregender Zeitvertreib mit großem Eifer betrieben. Im Kreise der Fachmänner fand Linné eine Anerkennung, wie sie selten einem Mitlebenden gezollt zu werden pflegt. Seine Methode hatte sich im Fluge die ganze gebildete Welt erobert, und sein „System“ war zur Alleinherrschaft gelangt. Allerdings erhoben sich auch, und zwar vorzüglich aus dem Kreise der Dilettanten, vereinzelte Stimmen gegen die neue Lehre. Goethe erzählt, daß mehrere der Karlsbader Gäste die Beschäftigung mit der Pflanzenwelt nach der Anleitung des schwedischen Botanikers als geistlose Spielerei bezeichneten, welche weder dem Verstande noch der Einbildungskraft genügen und niemand auf die Dauer befriedigen könne. Offenbar hatte auch Goethe die Schwäche der Linnéschen Methode erkannt. Das Zählen und die Beschäftigung mit Zahlen war ohnedies keine Sache nicht, auch nicht das auf unscheinbare Merkmale begründete Auseinanderhalten der Formen; ihn fesselte weit weniger das, was die Pflanzen unterschied, als vielmehr das, was sie gemeinsam hatten, und was die gesamte Pflanzenwelt zu einer vielgliederigen Einheit verband, und es ist begreiflich, daß er sich für die Linnésche Botanik niemals recht erwärmen konnte.

Aber so künstlich und dogmatisch das Linnésche System sein mochte, so hatte es doch auf eine wichtige Eigenschaft der Blüten aufmerksam gemacht, nämlich daß die Verteilung der Geschlechter nicht in allen Blüten dieselbe ist. Die meisten Blüten enthalten männliche und weibliche Geschlechtsorgane, sie sind Zwitterblüten. In seiner 21. und 22. Klasse dagegen hatte Linné eine Menge Pflanzen vereinigen können, welche Blüten mit nur einer Art von Geschlechtsorganen besäßen, entweder nur Staubfäden oder nur Fruchtknoten. Je nachdem diese eingeschlechtigen Blüten auf derselben Pflanze auftreten, wie bei den Eichen und den meisten Koniferen, oder auf verschiedene Pflanzen verteilt sind, wie bei Weiden und Pappeln, unterschied Linné einhäufige und zweihäufige Pflanzen (Monoecia und Dioecia).

Die eingeschlechtigen Pflanzen können schon der Anlage nach eingeschlechtig sein, oder es erst durch mangelhafte Ausbildung des einen Geschlechts werden. Im letzteren Falle sind die Organe des anderen Geschlechts nur unvollkommen ausgebildet und nicht funktionsfähig (abotiert). Solche Blüten sehen dann aus wie Zwitterblüten, sind es aber nicht, weshalb man sie Scheinzwitter genannt hat. Merkwürdigerweise gibt es auch Pflanzen, welche alle diese drei Blütenformen nebeneinander erzeugen, z. B. die Ahorne und Eichen. Linné nannte sie polygam und vereinigte sie in der 23. Klasse seines Systems.

Diese eben aufgezählten Blütenformen sind aber durch zahlreiche Übergänge verbunden. In den Zwitterblüten des Knäuels (*Scleranthus*) sieht man nicht selten von den vier Pollenblättern zwei oder drei fehlgeschlagen; die Pollenblätter stehen zwar an der ihnen zukommenden Stelle, aber die Antheren sind geschrumpft und entbehren des geschlechtsreifen Pollens; nur eines oder zwei der Pollenblätter sind gut ausgebildet. Von den acht Pollenblättern der

beliebten Zierpflanze *Clarkea pulchella* bilden gewöhnlich nur die vier zwischen den Kronenblättern stehenden einen befruchtungsfähigen Pollen aus, während die anderen vier verkümmerte Antheren besitzen. Bisweilen sind aber 5, 6, 7, ja selbst sämtliche Antheren fehlgeschlagen. Das unter dem Namen Hühnerdarm bekannte Unkraut *Stellaria media* zeigt in zwei fünfgliederigen Wirteln zehn Pollenblätter; aber nur selten tragen diese sämtlich Antheren mit befruchtungsfähigem Pollen, gewöhnlich sind die fünf des inneren und gar nicht selten auch ein paar des äußeren Wirtels verschrumpft und ohne Pollen. Die Blütenköpfechen der Becherblume (*Poterium polygamum*) enthalten neben reinen Fruchtblüten und reinen Pollenblüten auch echte Zwitterblüten. In den reinen Pollenblüten sind meistens 16 Pollenblätter ausgebildet; die Zwitterblüten enthalten 8, 7, 6 und allmählich abnehmend mitunter auch nur ein Pollenblatt. Die anderen Pollenblätter sind hier nicht verkümmert, sondern sind gar nicht angelegt und fehlen vollständig; tatsächlich ist von ihnen nicht die geringste Spur zu finden. Man kann solche Blüten ohne weiteres als Übergänge von echten Zwitterblüten zu eingeschlechtigen Blüten ansehen; denn man denke sich das Ausbleiben der Pollenblätter noch weitergehend, als soeben geschildert wurde, und nehme an, es wäre auch das letzte Pollenblatt nicht angelegt worden, so würde sich die fragliche Blüte nicht mehr als Zwitterblüte, sondern als reine Fruchtblüte darstellen.

Ungemein mannigfaltig sind auch sonstige Abstufungen in der Geschlechtlichkeit der Blüte. Die Kragdistel (*Cirsium*), die Manna-Esche (*Fraxinus Ornus*), der Spargel (*Asparagus officinalis*), die Dattelpflaume (*Diospyros Lotus*), die Weinrebe (*Vitis vinifera*), mehrere Stabiosen, Steinbreche, Baldriane usw. entfalten teilweise Blüten, welche man im ersten Augenblicke für echte Zwitterblüten zu halten versucht ist. Nicht nur, daß in ihnen deutliche, wohl ausgebildete Fruchtanlagen vorhanden sind, auch Pollenblätter sind zu sehen, in deren Antheren mehr oder weniger Pollenzellen zur Entwicklung gelangt sind; aber Versuche, welche mit solchem Pollen angestellt wurden, haben ergeben, daß er, auf die Narben gebracht, keine Pollenschläuche entwickelt, und solche Blüten sind also trotz alledem nicht echte Zwitter, sondern nur Scheinzwitter. Dasselbe gilt von einem Teile der Blüten in den Rispen der Rosskastanien (*Aesculus, Pavia*) und einiger Arten des Ampfers (*Rumex alpinus, obtusifolius* usw.) sowie von den Blüten im Mittelfelde der Köpfechen des Huflattichs, der Ringelblume und der Pestwurz (*Tussilago, Calendula, Petasites*), welche auch das Ansehen echter Zwitterblüten haben, aus deren Fruchtanlagen aber niemals Früchte mit keimfähigem Samen werden, weil die Narben nicht danach eingerichtet sind, daß der auf sie gebrachte geschlechtsreife Pollen Schläuche treiben könnte. Dagegen gibt es wieder viele Pflanzen, in deren Blüten bald die Fruchtanlage, bald wieder die Pollenblätter so sehr verkümmert sind, daß man sie erst bei sorgfältigster Untersuchung zu entdecken vermag. Die Taglilientelke (*Lychnis diurna*) zeigt auf einigen ihrer Stöcke Blüten mit wohl ausgebildeten Fruchtanlagen und belegungsfähigen Narben, aber die Pollenblätter derselben sind verschwindend klein, bilden dreieckige Gewebekörper in der Länge von kaum 1 mm und tragen an Stelle der Anthere ein kleines, glänzendes Knötchen ohne Pollen. Auf den anderen Stöcken entfaltet dieselbe Lichtnelke Blüten mit zehn Pollenblättern, deren lange, bandförmige Träger von großen Antheren mit geschlechtsreifen Pollen abgeschlossen sind; aber an Stelle der Fruchtanlage sieht man ein winziges Knötchen mit zwei Spitzen, durch welche die Narben angedeutet sind. Ähnlich verhält es sich auch mit den Blüten einiger Baldriane (*Valeriana dioica, simplicifolia* usw.). In den Trauben des Bergahorns (*Acer Pseudoplatanus*) kann man alle erdenklichen Abstufungen von Scheinzwitterigen

Pollenblüten mit verhältnismäßig großen Fruchtanlagen zu solchen, in denen die Anlagen der Früchte verkümmert sind oder ganz fehlen, beobachten.

Wie bereits erwähnt, begnügten sich die Botaniker ehemals damit, die Pflanzen mit Rücksicht auf die Verteilung der Geschlechter in solche mit zwittrigen, einhäufigen, zweihäufigen und polygamen Blüten zu unterscheiden; diese Unterscheidung entspricht aber dem jetzigen Standpunkt unserer Kenntnisse nicht mehr. Es soll nun im nachfolgenden der Versuch gemacht werden, eine annähernde Übersicht über die hier in Frage kommenden äußerst verwickelten Verhältnisse zu geben und dabei, soweit wie möglich, die alte Einteilung zu berücksichtigen.

Als erste Gruppe mag diejenige vorangestellt werden, deren Arten an allen Stöcken ausschließlich echte Zwitterblüten entwickeln. Ist diese Gruppe auch nicht so umfangreich, wie zur Zeit Linnés angenommen wurde, so ist sie doch gewiß die ansehnlichste und umfaßt jedenfalls mehr als ein Drittel aller Phanerogamen. Als Beispiele können der Flieder, Hartriegel, Gelbsterne, Seidelbast, die Wasserviole, die Linde und das Windröschen gelten. Hieran schließt sich eine zweite Gruppe von Arten, deren Stöcke neben echten Zwitterblüten auch scheinzwittrige Fruchtblüten tragen, wie beispielsweise *Oxyria digyna* und *Geranium lucidum*. Die dritte Gruppe umfaßt jene Pflanzenarten, deren Stöcke neben echten Zwitterblüten auch scheinzwittrige Pollenblüten entwickeln. Während die zweite Gruppe nur spärlich vertreten ist, zählen in die dritte Hunderte von Arten aus den verschiedensten Familien. Besonders hervorzuheben sind der Lederblumenstrauch (*Ptelea trifoliata*), der Wiesenknöterich (*Polygonum bistorta*), die Koffkastanien (*Aesculus pavia*), einige Aralien (z. B. *Aralia nudicaulis*), mehrere Arten des Labkrautes und des Waldmeisters (z. B. *Galium cruciata*, *Asperula taurina*) und besonders viele Doldenpflanzen. Bei den letzteren ist die Anordnung und Verteilung der zweierlei Blüten für jede Gattung genau geregelt und hängt mit den Vorgängen bei der Übertragung des Pollens und mit der Kreuzung und der schließlichen Selbstbestäubung auf das innigste zusammen. Bei *Anthriscus* enthalten die Döldchen der mittelständigen Dolbe vorwiegend echte Zwitterblüten, welche von einigen wenigen scheinzwittrigen Pollenblüten eingesaft werden; die Döldchen der seitenständigen Dolbe dagegen sind nur aus scheinzwittrigen Pollenblüten zusammengesetzt. Bei *Caucalis* sind die mittelständigen Döldchen ausschließlich aus scheinzwittrigen Pollenblüten aufgebaut, während die anderen Döldchen aus zwei echten Zwitterblüten und 4—7 scheinzwittrigen Pollenblüten gebildet werden. Bei *Astrantia* enthalten die großen mittelständigen Döldchen zwölf von einigen wenigen scheinzwittrigen Pollenblüten umgebene echte Zwitterblüten, die seitenständigen kleineren Döldchen dagegen nur scheinzwittrige Pollenblüten. *Athamanta cretensis*, *Chaerophyllum aromaticum* und *Meum Mutellina* zeigen in sämtlichen Döldchen eine mittelständige echte Zwitterblüte, diese wird von scheinzwittrigen Pollenblüten und diese werden wieder von echten Zwitterblüten eingesaft. *Chaerophyllum Cicutaria* und *Laserpitium latifolium* enthalten in sämtlichen Döldchen kurzgestielte scheinzwittrige Pollenblüten, welche von langgestielten echten Zwitterblüten eingesaft sind. *Turgenia latifolia* zeigt in sämtlichen Döldchen 6—9 scheinzwittrige nichtstrahlende Blüten in der Mitte und 5—8 echte Zwitterblüten, die zugleich strahlend sind, am Umfang, und bei *Sanicula europaea* sind in jedem Döldchen drei mittelständige echte Zwitterblüten von 8—10 scheinzwittrigen Pollenblüten umgeben. In der vierten Gruppe beherbergt jeder Stock neben echten Zwitterblüten auch reine Fruchtblüten. Hierher gehört eine große Menge von Korbblütlern, als deren Vorbild die Asters angesehen werden können (*Aster*,

Bellidiastrum, Stenactis, Solidago, Bupthalmum, Inula, Arnica, Doronicum usw.). Die röhrenförmigen Blüten des Mittelfeldes sind in jedem Köpfechen echte Zwitter, die zungenförmigen Blüten des Umkreises dagegen reine Fruchtblüten. Dieselbe Verteilung der Geschlechter findet man auch bei jenen Korbblütlern, für welche als Vorbilder die Gattungen Homogyne und Helichrysum gelten können, deren randständige Blüten nicht zungenförmig, sondern fädlich sind. Außer bei den genannten Korbblütlern wird diese Anordnung nur selten beobachtet. Die fünfte Gruppe begreift jene Arten, welche an sämtlichen Stöcken neben echten Zwitterblüten auch reine Pollenblüten ausbilden. Beispiele sind der Germer (Veratrum), die Kaiserkrone (Fritillaria imperialis), die Schlangenzunge (Calla palustris) und zahlreiche Gräser aus den Gattungen Andropogon, Arrhenatherum, Hierochloa, Holcus und Pollinia. Einer sechsten Gruppe werden jene Arten zugezählt, welche an sämtlichen Stöcken neben scheinzwittrigen Pollenblüten reine Fruchtblüten tragen, aber der echten Zwitterblüten entbehren. In diese Gruppe gehören die Ringelblume (Calendula), der Hufslattich (Tussilago) und die Falschblume (Micropus). Im Mittelfelde des Köpfechens stehen bei diesen Korbblütlern röhrenförmige scheinzwittrige Pollenblüten, im Umkreise zungenförmige oder fädliche reine Fruchtblüten. Auch das Edelweiß (Gnaphalium Leontopodium) sowie die Pestwurz (Petasites) reihen sich in diese Gruppe. Die Verteilung in den einzelnen Köpfechen ist aber bei diesen beiden zuletztgenannten Pflanzen eigentümlicher Art und von jener der anderen oben erwähnten Korbblütler abweichend. Von dem Edelweiß findet man nämlich dreierlei Formen. Bei der einen enthält das mittlere Köpfechen des ganzen Blütenstandes nur scheinzwittrige Pollenblüten, während die um dasselbe herumstehenden Köpfechen aus reinen Fruchtblüten zusammengesetzt sind, bei der zweiten Form ist das mittelständige Köpfechen gleichfalls ganz und gar aus scheinzwittrigen Pollenblüten gebildet, aber in den Köpfechen des Umkreises sind die scheinzwittrigen Pollenblüten von reinen Fruchtblüten umgeben, und bei der dritten Form enthalten sämtliche Köpfechen scheinzwittrige Pollenblüten, welche von reinen Fruchtblüten eingefaßt sind. Bei der Pestwurz zeigen alle Köpfechen im Mittelfelde scheinzwittrige Pollenblüten und am Umfange reine Fruchtblüten, aber merkwürdigerweise wechselt die Zahl dieser Blüten nach den Stöcken. Es gibt Stöcke, die sehr viele scheinzwittrige Pollenblüten und nur sehr wenige reine Pollenblüten in ihren Köpfechen haben und umgekehrt. Diese zweierlei Stöcke weichen in ihrem äußeren Ansehen sehr auffallend ab, und man könnte darum die Pestwurz bei flüchtiger Betrachtung auch für zweihäufig halten. Die siebente Gruppe begreift alle die Arten, welche an sämtlichen Stöcken neben reinen Pollenblüten reine Fruchtblüten entwickeln, und die man früher insbesondere einhäufig nannte. Beispiele für diese umfangreiche Gruppe sind: Eiche (Quercus; s. Abbildung, S. 307), Hasel (Corylus; s. Abbildung, S. 371), Erle (Alnus; s. Abbildung, S. 361), Walnuß (Juglans; s. Abbildung, S. 274), Kiefer (Pinus; s. Abbildung, S. 368), mehrere Urtigineen (z. B. Urtica urens), zahlreiche Aroideen (Arum, Ariopsis, Arisema, Richardia usw.), viele Palmen, eine Menge Sumpf- und Wasserpflanzen (Myriophyllum, Sagittaria, Sparganium, Typha, Zannichellia), einige Gräser (Heteropogon, Zea Mays) und besonders viele wolfsmilchartige und Kürbisartige Gewächse. Die Arten der achten Gruppe zeigen an jedem Stöcke nebeneinander dreierlei Blüten, echte Zwitterblüten, scheinzwittrige Fruchtblüten und scheinzwittrige Pollenblüten. Hierher gehören verschiedene Ahorne (z. B. Acer Pseudoplatanus und platanoides), Sumache (z. B. Rhus Cotinus und Toxicodendron), Lorbeer (z. B. Laurus nobilis und Sassafras), mehrere Ampfer

(z. B. *Rumex alpinus* und *obtusifolius*), ferner das Glaskraut (*Parietaria*) und auch einige Steinbreche (z. B. *Saxifraga controversa* und *tridaactylites*). Als Vorbild für die neunte Gruppe, zu welcher alle Arten gehören, die an ein und demselben Stocke nebeneinander echte Zwitterblüten, reine Fruchtblüten und reine Pollenblüten tragen, mag unsere heimische Esche (*Fraxinus excelsior*; s. Abbildung, S. 364) angesehen werden.

Es folgen nun jene Gruppen, an deren Arten zwei- oder dreierlei Blüten auf zwei oder mehrere Stöcke verteilt sind. Die Arten der zehnten Gruppe tragen auf dem einen Stocke echte Zwitterblüten, auf dem anderen scheinzwittrige Fruchtblüten. In diese Gruppe gehören zahlreiche Baldriane (z. B. *Valeriana montana*, *saliunca*, *supina*), einige Dipsazeen (z. B. *Scabiosa lucida*, *Knautia arvensis*), mehrere Steinbreche (z. B. *Saxifraga aquatica*), die gepflanzte Weinrebe (*Vitis vinifera*), viele Nelfengewächse (z. B. *Dianthus glacialis* und *prolifer*, *Lychnis viscaria*, *Silene noctiflora*) und insbesondere sehr zahlreiche Lippenblütler (z. B. *Calaminta*, *Glechoma*, *Marrubium*, *Mentha*, *Origanum*, *Prunella*, *Thymus*). In die elfte

Gruppe werden jene Arten zusammengefaßt, welche auf dem einen Stocke echte Zwitterblüten, auf dem anderen scheinzwittrige Pollenblüten entwickeln, wie das bei zahlreichen Ranunculazeen (z. B. *Anemone baldensis*, *Pulsatilla alpina*, *vernalis*, *Ranunculus alpestris*, *glacialis*), an mehreren Dryadazeen (z. B. *Dryas octopetala*, *Geum montanum* und *reptans*), desgleichen bei mehreren Rebenarten (z. B. *Vitis silvestris*, *macrocirrha*) der Fall ist. Die zwölfte Gruppe begreift die Arten, welche an dem einen Stocke scheinzwittrige Fruchtblüten, an dem anderen scheinzwittrige Pollenblüten entwickeln. Das wurde beobachtet bei den



Vorbild einer einhäufigen Pflanze: 1) Stieleiche (*Quercus pedunculata*), am oberen Teil des Zweiges Fruchtblüten, am unteren Teil Pollenblüten, 2) eine einzelne Fruchtblüte derselben Pflanze, 3) drei Pollenblüten derselben Pflanze. Fig. 1 in natürl. Größe, Fig. 2 und 3 vierfach vergrößert. (Zu S. 306.)

Arten des Kreuzdorns aus der Rote Carvispina (*Rhamnus cathartica*, *saxatilis*, *tinctoria*), bei verschiedenen netzenartigen Gewächsen (z. B. *Lychnis diurna* und *vespertina*), bei dem Spargel (*Asparagus officinalis*), der Rosenwurz (*Rhodiola rosea*), der Alpenjohannisbeere (*Ribes alpinum*) und der Kraßdistel (*Cirsium*). Auch das Katzenpfötchen (*Gnaphalium dioicum*) und die ihm verwandten Arten der Gattung Ruhrkraut (*Gnaphalium alpinum*, *carpaticum*) gehören hierher. Der dreizehnten Gruppe gehören die zahlreichen Arten an, welche auf dem



Vorbild einer zweihäufigen Pflanze: Bruchweide (*Salix fragilis*), 1) Zweig mit Fruchtblüten, 2) Zweig mit Pollenblüten. Natürl. Größe.

einen Stocke reine Fruchtblüten, auf dem anderen reine Pollenblüten tragen, und welche von Linné zweihäufig genannt wurden. Beispiele sind: das Meerträubel (*Ephedra*), die Zykadeen, der Wacholder, die Eibe und der Ginkgo (*Juniperus*, *Taxus*, *Ginkgo*), zahlreiche Seggen (z. B. *Carex Davalliana*, *dioica*), die Vallisnerie (*Vallisneria*; s. Abbildung, S. 118), der Hanf und der Hopfen (*Cannabis*, *Humulus*), der Papiermaulbeerbaum (*Broussonetia papyrifera*; s. Abbildung, S. 363), das Bingelkraut (*Mercurialis*), einige Ampfer (*Rumex Acetosa*, *Acetosella*), der Sanddorn (*Hippophaë*), die Pappeln (*Populus*) und die Weiden (*Salix*), von welchen oben eine Abbildung eingeschaltet ist. Die vierzehnte Gruppe begreift alle jene Arten, welche auf einem Stocke echte Zwitterblüten, auf

einem zweiten Stöcke scheinzwittrige Fruchtblüten und auf einem dritten Stöcke scheinzwittrige Pollenblüten tragen. Die nelkenartigen Gewächse liefern für diese Gruppe viele Beispiele; namentlich wären hervorzuheben: *Saponaria ocymoides*, *Silene acaulis*, *nutans*, *Otites*, *Saxifraga*. Seltener findet sich diese Verteilung bei *Gentiana*seem, wie z. B. bei *Gentiana ciliata*. An diese Gruppe schließt sich noch eine fünfzehnte an, in welche jene Arten zu stellen sind, deren dreierlei verschiedene Blütenformen auf verschiedenen Stöcken in vierfacher Weise gruppiert sind, so daß man viererlei Formen unterscheiden kann. Als Vorbild für dieselben möge die Bocksbart-Spierstaude (*Spiraea Aruncus*) vorgeführt sein. Diese Pflanze entwickelt echte Zwitterblüten, scheinzwittrige Fruchtblüten und Pollenblüten, in deren Mitte noch ein kleiner, spitzer Gewebekörper als letzter Rest einer verkümmerten Fruchtanlage zu sehen ist, und welche daher noch als scheinzwittrige Pollenblüten angesehen werden können. Diese dreierlei Blüten sind nun in folgender Weise verteilt. Einige Stöcke tragen nur scheinzwittrige Fruchtblüten, andere nur scheinzwittrige Pollenblüten, wieder andere neben echten Zwitterblüten auch scheinzwittrige Pollenblüten, und dann gibt es auch noch Stöcke, deren sämtliche Blüten echte Zwitterblüten sind.

Dieser Überblick ist noch beizufügen, daß einige Arten, wenn auch nur selten, Abweichungen von ihrer gewöhnlichen Verteilung der Geschlechter zeigen. So z. B. findet man von der zweihäufigen Nesseln (*Urtica dioica*) mitunter Stöcke, welche reine Fruchtblüten und reine Pollenblüten nebeneinander tragen. Bei den Weiden wird bisweilen dasselbe beobachtet. Die Wirbelborste (*Clinopodium vulgare*) hat der Mehrzahl nach an sämtlichen Stöcken einer Gegend echte Zwitterblüten, aber es gibt auch Stöcke, bei welchen in einigen Blüten die Antheren ganz oder teilweise verschwunden sind. *Vitis cordata*, von welcher im Wiener Botanischen Garten nur Stöcke mit Pollenblüten gezogen werden, entwickelte viele Jahre hindurch tatsächlich nur Pollenblüten, aber in vereinzelt Jahren erschienen an diesen Stöcken neben den Pollenblüten auch noch echte Zwitterblüten. Bei den mit Fruchtblüten besetzten Stöcken des zweihäufigen Bingelkrautes (*Mercurialis annua*) wurden wiederholt einzelne Pollenblüten beobachtet, und bei *Lychnis diurna* und *vespertina* findet man mitunter auch reine Pollenblüten und vereinzelt echte Zwitterblüten. In den Blütenständen des *Ricinus communis* kommen ab und zu zwischen den reinen Fruchtblüten und reinen Pollenblüten einzelne echte Zwitterblüten vor, und an manchen Stöcken der *Saponaria ocymoides* hat man nebeneinander scheinzwittrige Pollenblüten, scheinzwittrige Fruchtblüten und echte Zwitterblüten gesehen.

Daß die Blüte das Organ der Fortpflanzung sei, darüber war man sich zu Linnés Zeiten einig und fand besonders bei den Zwitterblüten die Einrichtungen zu diesem Zweck besonders geeignet. Was könnte zweckmäßiger sein, als daß männliche und weibliche Organe in jeder Blüte dicht nebeneinander stehen. Die Übertragung des Pollens auf die Narbe, jagte man sich, könne gar nicht ausbleiben.

Aber die obige Zusammenstellung zeigt, daß die im Linnéschen Pflanzensystem zum Ausdruck gebrachte Annahme, daß die weitaus größte Zahl der Phanerogamen nur Zwitterblüten tragen, keine Bestätigung erfährt, und damit fällt auch die scheinbare Zweckmäßigkeit der Zwitterblüte.

Da sich herausstellt, daß vielmehr die räumliche Trennung der Geschlechter in der Pflanzenwelt eine sehr weitverbreitete Erscheinung ist, so kann die Befruchtung nicht in der gedachten einfachen Weise vor sich gehen. Es muß notwendig, um eine Befruchtung herbeizuführen, die Übertragung des Pollens einer Blüte auf die Narbe einer anderen stattfinden, ein Vorgang, den man als Kreuzung bezeichnet. Und in der Tat hat die neuere Forschung ergeben,

daß die Kreuzung nicht nur bei den eingeschlechtlichen Blüten, sondern sogar in den meisten Fällen bei den Zwitterblüten nicht bloß stattfindet, sondern notwendig ist. Erst durch diese ganz allgemeine Tatsache wird auch die so überaus merkwürdige Mitwirkung der Insekten als Überträger des Pollens von einer Blüte auf die andere verständlich.

Die Erkenntnis dieses überraschenden Verhältnisses der Blumen und Insekten hat sich erst langsam Bahn gebrochen, obwohl schon 1761—66 der Mitbegründer der Lehre vom Geschlecht der Pflanzen, Jos. Gottlieb Kölreuter, ein Zeitgenosse Linnés, ausgesprochen hat, daß die Bestäubung der Blüten durch Insekten bewirkt und damit von diesen Tieren, wenn auch ohne Absicht, das wichtigste Geschäft für die Pflanzen übernommen würde.

Viel bewunderungswürdiger und umfassender waren aber die Beobachtungen des Rektors an der Großen Schule in Spandau, Christ. Conr. Sprengel, der nach unablässigen, genauen Naturbeobachtungen, wie sie damals sonst niemand betrieb, ungefähr 500 verschiedene Blütenbestäubungen, die er aufs scharfsinnigste erläuterte, in einem mit Abbildungen erschienenen Werke: „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“, 1793 beschrieb. Er entdeckte dabei die Dichogamie der Blüten, die später erläutert werden wird, und sprach es schon klar aus, daß der Insektenbesuch nicht zweckloser Zufall sei, sondern daß anscheinend die Natur es nicht haben wolle, daß irgendeine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werde. Aber was war der Erfolg dieses genialen Beobachters? Als Rektor fand Sprengel keine andere Zeit für seine Exkursionen zum Beobachten, als Sonntags. Darum mußte er einigemal die Predigt versäumen, was den Zorn der geistlichen Oberbehörde erregte. Obwohl eine Revision den ausgezeichneten Zustand der Schule ergab, wurde Sprengel 1794 durch Reskript des geistlichen Departements seines Amtes enthoben und mußte durch Privatunterricht seine Pension von ganzen 150 Talern zu vermehren suchen, so daß er zu weiteren Werken nicht gelangen konnte. In welcher Weise er die ihm angetanen Leiden zu vergelten wußte, möge man daraus entnehmen, daß er bei seinem Tode dem Waisenhaus in Berlin 5000 Taler vermachte. Aber ein gleicher Vorwurf wie die Staatsregierung trifft die Wissenschaft. Sie dankte ihm, indem sie sein Werk diskreditierte und es endlich vergaß.

Erst 1858 zog ein größeres, wenn auch ebenso stilles Genie, Charles Darwin, Sprengels Arbeit wieder in den Kreis der Beachtung, als er begann, auf seinen Pfaden fortwandelnd, die Blütenbiologie von neuem zu begründen. Durch zahlreiche in größeren Werken niedergelegte Beobachtungen bestätigte Darwin Sprengels grundlegende Beobachtungen, die er durch viele neue bedeutend vermehrte, und die bald andere Forscher, besonders Hermann Müller, antrieben, sich ihm anzuschließen.

Durch alle diese Arbeiten mußte sich immer mehr die Überzeugung Bahn brechen, daß durchgängig eine Kreuzung verschiedener Blüten angestrebt, eine Selbstbestäubung durch die verschiedensten Hilfsmittel ausgeschlossen wird und höchstens dann bei manchen Pflanzen eintritt, wenn die Kreuzung durch widrige Bedingungen verhindert wird. Über diese verschiedenen Hilfsmittel, die Kreuzbefruchtung ins Werk zu setzen, geben die folgenden Schilderungen Auskunft.

Eine Kreuzung durch Bestäubung kann in zweierlei Weise zwischen gleichartigen Pflanzen vor sich gehen. Die beiden sich geschlechtlich kreuzenden Blüten können als unmittelbare Nachbarn auf ein und demselben Stock stehen. Man spricht dann von Nachbarbestäubung (Geitonogamie); oder beide Blüten gehören zwar derselben Art an, stammen aber von verschiedenen Stöcken. Dann nennt man die Bestäubung eigentliche Kreuzung (Xenogamie). Zweifellos ist die Nachbarbestäubung die einfachere Kreuzungsmethode. Der Weg, den die

Pollenkörner bis zur Narbe der anderen Blüte zurücklegen müssen, ist bei ihr kurz, oft so kurz, daß sogar Wind und Insektenhilfe entbehrt werden könnten.

Wenn die zu Köpfchen, Knäueln, Dolben, Büscheln, Ähren und Trauben vereinigten Blüten so nahe beisammenstehen, daß die Narben der einen Blüte mit den pollenbedeckten Antheren der anderen Blüte leicht zusammenkommen können, so sind dadurch die Bedingungen einer Kreuzung dieser nachbarlichen Blüten gegeben. Und da diese Art der Kreuzung tatsächlich sehr verbreitet ist und sich bei gewissen Arten mit großer Regelmäßigkeit immer und immer in allen aufeinander folgenden Generationen wiederholt, so ist man wohl berechtigt, die soeben genannten Formen der Blütenstände mit der Geitonogamie in Verbindung zu bringen und anzunehmen, daß die Kreuzung benachbarter Blüten eines Stockes ganz wesentlich durch die Form der Blütenstände sich entwickelt hat.

Wie nicht anders zu erwarten, ist diese Kreuzung bei den Korbblütlern, deren Blüten in Köpfchen so dicht beisammenstehen, daß man den ganzen Blütenstand bei flüchtiger Betrachtung für eine einzelne Blüte halten könnte, in der reichhaltigsten Weise entwickelt, und es dürfte daher das Zweckmäßigste sein, bei der Besprechung der Geitonogamie diese umfangreiche, mehr als 10 000 Arten umfassende Pflanzenfamilie voranzustellen. Es gibt eine ganze Abteilung Korbblütler, deren Köpfchen nur Zungenblüten enthalten. Mit dem Namen Zungenblüten bezeichnen die Botaniker bekanntlich jene Blüten, deren Blumenkrone nur am Grunde röhrig ist, während sich das freie Ende verflacht und ähnlich einer Zunge weit vorstreckt. Bei der Gattung Hasenkohl (*Prenanthes*) wird jedes Köpfchen nur aus fünf solchen Zungenblüten zusammengesetzt. Aus jeder Blüte ragt eine Antherenröhre empor, aus der ein dünner, langer Griffel hervorsteht. Der Griffel ist an der Außenseite mit steifen, aufwärts gerichteten Börstchen, den sogenannten Fegehaaren, besetzt, und wenn er sich nach dem Öffnen der Blüte in die Länge streckt, so wird der schon frühzeitig in das Innere der Antherenröhre entleerte Pollen mittels der Fegehaare herausgebürstet. Man sieht dann über die entleerte Antherenröhre einen langen Griffel vorragen, der von dem auflagernden Pollen ganz gelb gefärbt ist. Die beiden Äste des Griffels, welche das Narbengewebe tragen, schließen anfänglich zusammen, trennen sich aber bald, und das Narbengewebe der inneren Seite der Griffeläste wird dadurch entblößt. Kommen jetzt Insekten angeflogen, welche von anderen Stöcken Pollen mitbringen, so kann das Narbengewebe mit diesem Pollen belegt werden. Der an den Fegehaaren an der Außenseite der Griffeläste haftende Pollen kommt dagegen in diesem Stadium noch immer nicht auf die Narben. Sobald aber die zungenförmigen Blumenkronen zu welken und zu schrumpfen beginnen, spreizen die beiden Griffeläste weit auseinander, drehen und krümmen sich wie kleine Schlangen nach der Seite und abwärts, nähern sich auch anderen Griffeln, und da ist es unvermeidlich, daß die Griffeläste der einen Blüte mit dem noch immer auf den Fegehaaren lagernden Pollen der anderen in Berührung kommen und belegt werden.

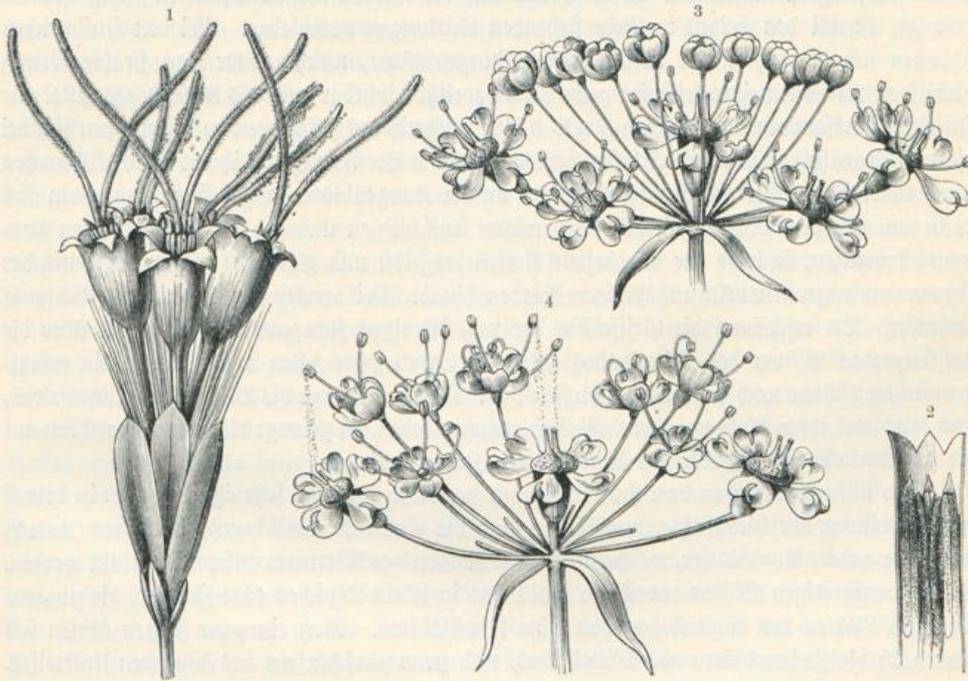
Genau derselbe Vorgang vollzieht sich an den Blüten des Lattichs (*Lactuca*), der Milchdistel (*Mulgedium*) und des Knorpelsalates (*Chondrilla*), nur sind hier die Köpfchen etwas reichblütiger und in 2—3 Schraubenumgängen geordnet. Auch krümmen sich die Griffeläste nicht schlangenförmig, sondern werden nur spreizend und rollen sich etwas zurück, was aber vollständig genügt, um sie mit jenen der benachbarten Blüten in Berührung zu bringen und sich kreuzen zu lassen. Bemerkenswert ist auch noch, daß bei dem Hasenkohl die zungenförmigen Blumenkronen am Schluß der Blütezeit sich nach außen rollen, während jene des Lattichs und der anderen aufgezählten Korbblütler zusammenschließen und eine Umhüllung

der sich kreuzenden Griffeläste bilden. Der Bocksbart (*Tragopogon*), das Habichtskraut (*Hieracium*), der Pippau (*Crepis*), die Schwarzwurzel (*Scorzonera*), der Löwenzahn (*Leontodon*), das Pfaffenröhrlein (*Taraxacum*) und noch zahlreiche andere Korbblütler, für welche die genannten als Vorbild dienen können, enthalten in einem Köpfschen bis zu 100 in mehreren Schraubenumgängen geordnete Zungenblüten (s. Abbildung, S. 290, Fig. 5). Die Zungen der Blumenkronen gehen am Morgen auseinander, am Abend zusammen, und ähnlich wie die Zungen sieht man auch die Antherenröhren und Griffel morgens etwas gegen den Umfang des Köpfschens geneigt, abends wieder aufgerichtet und einander genähert. Diese Annäherung wird schließlich zu einer unmittelbaren Berührung, und da die Entwicklung der Blüten vom Umfange gegen die Mitte des Köpfschens so voranschreitet, daß die Narben der äußeren Blüten schon belegungsfähig sind, wenn aus den inneren Blüten eben erst der Pollen aus der Antherenröhre vorgeschoben wurde, so kommt es bei dieser Berührung unausweichlich zur Kreuzung der benachbarten Blüten. Hiermit steht auch im Zusammenhange, daß die zungenförmigen Blumenkronen eines Köpfschens von ungleicher Länge sind. Würden sie gleichlang sein, so wäre die erwähnte Berührung und Kreuzung unmöglich; es würden zwischen die Griffel der äußeren und inneren Blüten die zungenförmigen Blumenkronen als hemmende Scheidewände eingeschoben sein. Das ist nun dadurch vermieden, daß die inneren Zungen um so viel kürzer sind, als notwendig ist, daß die Griffel sich aneinanderlegen können. Bei vielen hierhergehörigen Pflanzen, so z. B. bei dem Bocksbarte (*Tragopogon*), wird die Geitonogamie auch noch dadurch gefördert, daß in jedem Köpfschen die Blüten des äußeren Umganges genau zwischen zwei Blüten des nächstinneren Umganges zu stehen kommen. Bei dem Zusammenschließen des Köpfschens legt sich infolgedessen von den beiden das Narbengewebe tragenden, spreizenden und bogenförmigen Griffelästen der eine links und der andere rechts an die pollensbedeckten Griffel der vor ihnen stehenden Blüten.

Unter den Korbblütlern mit ausschließlich röhrenförmigen Blüten finden sich verhältnismäßig nur wenige Arten, bei welchen die in einem Köpfschen vereinigten Blüten miteinander eine Kreuzung eingehen. Die auffallendsten hierher zu zählenden Arten sind jene der Gattung Wasserdoß (z. B. *Eupatorium aromaticum* und *cannabinum*; s. Abbildung, S. 313, Fig. 1 und 2). Die Köpfschen derselben sind sehr armbütig; jene des *Eupatorium cannabinum* enthalten fünf Blüten, welche sich nacheinander im Laufe von 5—8 Tagen öffnen. In jedem Köpfschen stehen demzufolge stets ältere und jüngere Blüten dicht nebeneinander. Die Griffel sind abweichend von jenen der anderen Korbblütler gestaltet; sie sind bis zur Hälfte in zwei lange sädliche Äste gespalten, und diese Äste tragen nur an der Basis das belegungsfähige Narbengewebe; der andere Teil bis zum freien Ende ist dicht mit kurzen Börstchen, den schon wiederholt erwähnten Fegehaaren, besetzt. Solange die Griffeläste in der Antherenröhre stecken (s. Abbildung, S. 313, Fig. 2), erscheinen sie parallel und schließen fest zusammen; auch nachdem sie sich verlängert und weit über die Antherenröhre vorgeschoben haben, sieht man sie noch eine Zeitlang zusammengelegt. Da bei dem Vorschieben die Fegehaare den Pollen aus der Antherenröhre ausgebürstet haben, sind sie an der äußeren Seite dicht mit Pollen bedeckt. Das dauert aber nur kurze Zeit; alsbald trennen sich die Griffeläste und spreizen unter einem Winkel von 40—50 Grad auseinander. Hierbei ist es unvermeidlich, daß die Griffeläste wie Schwertklingen sich kreuzen, daß der Pollen von den Fegehaaren abgelöst wird, abfällt und auf das belegungsfähige Narbengewebe gelangt. Auch das kommt vor, daß die aneinanderliegenden und mit Pollen bedeckten Griffeläste, wenn sie über die

Antherenröhre vorgeschoben werden, den Griffelast einer älteren Nachbarblüte, der wie ein Schlagbaum sich quer in den Weg stellt, anstreifen und bei dieser Gelegenheit ihren Pollen an das Narbengewebe dieses quergestellten Griffelastes abgeben.

Bei dem Alpenlattich (*Homogyne*) sind die auf dem ebenen Boden des Köpfchens beisammenstehenden Röhrenblüten von ungleicher Länge. Die randständigen Blüten sind etwas kürzer als die mittelständigen, so daß die Griffeläste der ersteren tiefer zu stehen kommen als die der letzteren. Das genügt aber noch nicht, um den Pollen, welcher sich von den höher



Geitonogamie mit haftendem Pollen: 1) Kreuzung der Griffeläste benachbarter Blüten in dem Köpfchen von *Eupatorium canubinum*, 2) Längsschnitt durch den oberen Teil einer Blüte von *Eupatorium*; die beiden Griffeläste sind parallel und stecken noch in der Antherenröhre, welche wiederum von dem Saume der Blumentrone umgeben ist; 3) Köpfchen von *Chaerophyllum aromaticum*; die echten Zwitterblüten noch geschlossen, die scheinzwittrigen Pollenblüten noch geschlossen; 4) dasselbe Köpfchen; von den echten Zwitterblüten sind die Pollenblätter abgefallen, die scheinzwittrigen Pollenblüten haben sich geöffnet, aus den schrumpfenden Antheren der letzteren fällt Pollen auf die Narben der ersteren. Sämtliche Figuren etwas vergrößert. (Zu S. 312—317.)

gestellten Griffelästen ablöst und abfällt, auf das Narbengewebe der tiefer stehenden Griffeläste zu bringen; denn diese letzteren sind etwas weiter am Umfange des Köpfchens aufgepflanzt, und es ist daher notwendig, daß sich die pollentragenden Griffel gegen den Umfang des Köpfchens neigen, wenn der von ihnen getragene Pollen an die richtige Stelle kommen soll. Das geschieht auch in der Tat. Die anfänglich geraden und aufrechten Griffel krümmen sich um einen Winkel von 70—90 Grad auswärts, und zwar bevor noch die beiden von ihnen getragenen Griffeläste spreizend werden und den aus der Antherenröhre vorgeschobenen Pollen abwerfen. Auf diese Weise gelangt der später abfallende Pollen unvermeidlich auf die tiefer stehenden Narben der älteren Blüten. Bisweilen kommt es auch vor, daß die noch mit Pollen bedeckten spreizenden Griffeläste jüngerer Blüten mit dem Narbengewebe an den Griffelästen älterer Blüten in unmittelbare Berührung kommen, und daß auch auf diese Weise eine Geitonogamie stattfindet.

Die Blütenköpfschen des Huflattichs (*Tussilago*) sowie jene der Ringelblume (*Calendula*) sind aus zweierlei Blüten zusammengesetzt. Das Mittelfeld trägt röhrenförmige scheinzwittrige Pollenblüten, und am Umfange des Köpfschens stehen zungenförmige reine Fruchtblüten. Die zuletztgenannten blühen früher auf als die Blüten des Mittelfeldes und können daher anfänglich nur mit dem Pollen aus anderen in der Entwicklung mehr vorgeschrittenen Köpfschen belegt werden. Als bald wird aber auch der Pollen aus den von den Zungenblüten eingefassten Blüten des Mittelfeldes vorgehoben und erscheint als ein kleines Klümpchen der Antherenröhre aufgelagert. Wie nun dieser Pollen auf die Narben der benachbarten Zungenblüten gelangt, ist bei den beiden in Rede stehenden Gattungen verschieden. Bei den Huflattichen schließen sich die zahlreichen randständigen Zungenblüten, welche unter Tag strahlenförmig abstanden und durch ihre lebhaft gelbe Farbe weithin sichtbar und als Anlockungsmittel für Insekten wirksam waren, zwischen 5 und 6 Uhr nachmittags zusammen und krümmen sich bei dieser Gelegenheit so über die Scheibenblüten, daß eine Berührung mit ihrem Pollenklümpchen unvermeidlich ist. Der Pollen wird hierbei an die Zungenblüten angeheftet, und wenn sich dann am nächsten Morgen die Köpfschen wieder aufschließen und sich die Zungenblüten auswärts krümmen, so wird der angeheftete Pollen losgelöst und gleitet zu den an der Basis der Zungen aufragenden belegungsfähigen Narben hinab. Bei der Ringelblume ist der Vorgang einfacher. Da erscheinen die Griffeläste der randständigen Zungenblüten einwärts über die angrenzenden Blüten des Mittelfeldes gekrümmt, und zwar schon dann, wenn die zuletztgenannten Blüten noch sämtlich geschlossen sind. Öffnen sich nun die Blüten des Mittelfeldes, und wird aus ihren Antherenröhren Pollen emporgehoben, so gelangt dieser unvermeidlich auf die darüberstehenden Narben der benachbarten Zungenblüten.

Im äußeren Ansehen dem Huflattich und den Ringelblumen sehr ähnlich, aber in betreff der Verteilung der Geschlechter verschieden sind die Goldbrute (*Solidago*), die Aster (*Aster*) und viele andere Korbblütler, welche unter dem Namen der Asterineen zusammengefaßt werden. Die röhrenförmigen Blüten des Mittelfeldes sind in jedem Köpfschen echte Zwitter, die zungenförmigen Blüten des Randes dagegen reine Fruchtblüten. Nach ein paar Tagen öffnen sich aber auch die Zwitterblüten des Mittelfeldes, und zwar zunächst jene des äußersten Umkreises. Der Pollen wird aus denselben emporgehoben, und während das geschieht, neigen sich die betreffenden Blüten etwas auswärts, so daß der in Form kleiner Klümpchen auf der Antherenröhre lagernde Pollen entweder unmittelbar mit den belegungsfähigen Narben der randständigen Blüten in Berührung kommt, oder auf kurzem Wege zu denselben hinabfällt.

Bei sehr vielen Korbblütlern (z. B. *Doronicum glaciale* und *scorpioides*, *Senecio cordatus* und *Doronicum*, *Telekia* und *Buphthalmum*, *Anthemis* und *Matricaria*) ist der Boden, auf welchem die Blüten des Köpfschens beisammenstehen, anfänglich flach oder nur wenig gewölbt, erhebt sich aber im Verlaufe des Blühens so bedeutend, daß er die Form einer Halbkugel oder selbst eines Kegels annimmt. In den Köpfschen von *Doronicum* beträgt diese Erhöhung z. B. 1 cm, und verhältnismäßig noch ausgiebiger ist sie bei den Arten der Gattung *Anthemis* und *Matricaria*. Die nächste Folge dieser Umwandlung des Blütenbodens ist natürlich auch eine Änderung in der Richtung der auf dem Blütenboden stehenden Röhrenblüten. Es kommt vor, daß Blüten, welche auf dem Blütenboden des sich öffnenden Köpfschens senkrecht stehen, späterhin eine nahezu wagerechte Stellung einnehmen. Das Merkwürdigste dabei ist aber, daß diese Veränderungen gleichen Schritt halten mit der fortschreitenden Entwicklung der Blüten. Bekanntlich öffnen sich in den köpfschenförmigen Blütenständen die randständigen Blüten

zuerst und jene der Mitte zuletzt (vgl. S. 187). Die Blüten jedes äußeren Umkreises sind daher immer schon weiter vorgeschritten als jene des nächstfolgenden inneren Umkreises, und wenn an den äußeren das belegungsfähige Narbengewebe bereits aufgeschlossen ist, wird an den inneren erst der Pollen aus der Antherenröhre vorgeschoben und von den sich trennenden Griffelästen abgestoßen. Dabei ist nun die wunderbare Einrichtung getroffen, daß infolge der früher erwähnten Veränderungen des Blütenbodens, auf welchem die Blüten beisammenstehen, die belegungsfähigen Narben der äußeren Blüten genau in die Falllinie des Pollens der inneren Blüten kommen. Bisweilen bedarf es übrigens gar nicht des Pollenfalles; denn die Blüten stehen so dicht neben- und übereinander, daß die spreizenden Narben der älteren mit dem Pollen der jüngeren Blüten pünktlich in Berührung kommen.

Ähnlich wie bei den Korbblütlern sind auch bei den Doldenpflanzen viele kleine Blüten so dicht zusammengedrängt, daß eine Berührung und Verbindung der Narben und des Pollens benachbarter Blüten leicht erfolgen kann. Tatsächlich zeigen die Doldenpflanzen eine Mannigfaltigkeit der zur Geitonogamie führenden Einrichtungen, die kaum geringer ist als jene, welche die Korbblütler aufweisen. Zunächst treffen wir eine Gruppe, für welche die Gattungen *Mannstreu* (*Eryngium*) und *Hacquetia* (*Hacquetia*) als Vorbilder gelten können. Die Arten dieser Gruppe zeigen köpfchenförmig zusammengestellte Blüten, welche von großen Hüllblättern umgeben sind. Sämtliche Blüten sind zwittrig und protrogyn<sup>1</sup>. Noch sind die Pollenblätter hakenförmig einwärts gekrümmt, die Antheren geschlossen und die Blumenblätter zusammengelegt, und doch ragen bereits die von klebrigen, glänzenden Narben abgeschlossenen langen Griffel weit aus der Knospe hervor. Zu dieser Zeit können die Narben nur mit dem Pollen anderer Stöcke belegt werden. Später strecken sich die Träger der Antheren in die Länge und werden gerade, die Antheren springen auf, und aus den gebildeten Rissen kommt Pollen zum Vorschein. Dieser gelangt mit den noch immer belegungsfähigen Narben der älteren Blüten entweder sofort oder doch alsbald in Berührung; denn die langen Griffel haben sich inzwischen noch mehr als im Beginn des Blühens nach der Seite geneigt, und ihre Narben sind dadurch in das Bereich der Nachbarblüten gelangt, wo es unausweichlich ist, daß sie entweder an die pollenedeckten Antheren streifen oder mit dem aus den schrumpfenden Antheren abfallenden krümeligen Pollen belegt werden.

Einigermaßen abweichend von dieser Gruppe der Doldenpflanzen verhalten sich die Gattungen *Sanikel* (*Sanicula*), *Sternbolde* (*Astrantia*) und *Laserkraut* (*Laserpitium*). Die Abweichungen werden insbesondere dadurch bedingt, daß bei den Arten dieser drei Gattungen neben den zwittrigen Blüten auch Pollenblüten vorkommen. Bei dem *Sanikel* besteht jedes Döldchen aus drei mittelständigen echten Zwitterblüten und 8—10 kranzförmig um die ersteren gruppierten Pollenblüten. Die Zwitterblüten sind protrogyn, kommen zuerst zur Entwicklung, und es können daher im Beginn des Blühens die Narben nur mit Pollen von anderen Stöcken belegt werden. Später strecken sich die Pollenblätter der Zwitterblüten gerade und ragen so wie die Griffel weit aus den Blüten heraus. Da aber die Griffel senkrecht in die Höhe stehen und die Antherenträger eine schräge Richtung einhalten, so kommen Antheren und Narben derselben Blüte doch nicht zusammen. Dagegen erfolgt bald darauf eine Kreuzung der Zwitterblüten mit den benachbarten Pollenblüten, und zwar in folgender Weise. Die Pollenblätter der Zwitterblüten welken und fallen ab, die Griffel spreizen nun weit

<sup>1</sup> Protrogynisch nennt man Blüten, deren Staubgefäße sich zuerst, protrogyn solche, deren Narben sich zuerst entwickeln.

auseinander und krümmen sich in sanftem Bogen nach außen, wodurch die noch immer belegungsfähigen Narben in das Bereich der im Kreise herumstehenden Pollenblätter kommen, die sich inzwischen geöffnet haben und deren Antheren reichlichen Pollen ausbieten. Eine Belegung der Narben ist nun unvermeidlich, sei es durch gegenseitige Berührung der Narben und Antheren oder durch Abfallen des Pollens aus den schrumpfenden Antheren. Die Anordnung der Blüten bei der Sternadolbe (*Astrantia*) stimmt mit jener bei dem Sanikel darin überein, daß jedes Döldchen neben Zwitterblüten auch Pollenblüten enthält, daß zuerst die Zwitterblüten zur Entwicklung kommen, daß diese proterogyn sind, und daß daher die klebrigen Narben der allerersten in einer bestimmten Gegend aufgehenden Blüten nur mit Pollen anderer Arten belegt werden können. Später spreizen die Griffel der Zwitterblüten auseinander, und die Narben holen sich gewissermaßen den Pollen aus den Antheren der benachbarten Pollenblüten, welche inzwischen aufgesprungen sind. Das Lakerkraut (*Laserpitium*) zeigt zwar im allgemeinen dieselbe räumliche Verteilung der Blüten wie der Sanikel und die Sternadolbe, unterscheidet sich aber dadurch, daß die Zwitterblüten in der weitschweifigen großen Dolde nicht proterogyn, sondern proterandrisch sind. Die Geitonogamie erfolgt nichtsdestoweniger auf dieselbe Weise wie bei der Sternadolbe, nämlich dadurch, daß die Narben an der Spitze der spreizenden Griffel sich den Pollen aus den Antheren der benachbarten Pollenblüten holen. Da die proterandrischen Zwitterblüten früher zur Entwicklung kommen als die Pollenblüten, so trifft die Belegungsfähigkeit der Narben in den ersteren mit der Entbindung des Pollens aus den Antheren der letzteren genau zusammen.

Einen auffallenden Gegensatz zu den bisher besprochenen Doldenpflanzen, bei welchen sich zum Zweck der Geitonogamie die Narben der einen Blüte durch Verlängern, Krümmen und Hinübergreifen des Griffels in das Gebiet der Nachbarblüten den Pollen sozusagen selbst holen, bilden diejenigen, deren Griffel und Narben ihre ursprüngliche Lage beibehalten, wo dagegen die Pollenblätter sich strecken und verlängern und eine solche Lage annehmen, daß der von ihren Antheren entbundene Pollen auf die Narben nachbarlicher Blüten gelangt. Eine Gruppe hierhergehöriger Arten, für welche die auf den europäischen Hochgebirgen weitverbreitete Dickrippe (*Pachypleurum*) als Beispiel gewählt sein mag, entwickelt am Ende des Stengels eine einzige flache Dolde, deren Blüten durchgehends Zwitterblüten sind. Diese Zwitterblüten sind proterogyn; ihre klebrigen Narben vermögen bereits zu einer Zeit Pollen aufzunehmen, wenn die Antheren der zuständigen Pollenblätter noch geschlossen sind. In dieser ersten Periode des Blühens kann also nur eine Kreuzung mit den Blüten anderer Stöcke stattfinden. Später strecken sich die Pollenblätter gerade, stehen fast sternförmig nach allen Seiten ab, und die von langen Fäden getragenen Antheren kommen so in das Bereich der Nachbarblüten. Da die Narben noch immer belegungsfähig sind, so ist es unvermeidlich, daß ein Teil des aus den aufspringenden Antheren hervorquellenden Pollens einer jeden Blüte auf die Narben der Nachbarblüten zu liegen kommt. Wenig abweichend ist der Vorgang, welcher sich in den Dolden des Roskümmeles (*Siler*) vollzieht, obgleich die Blüten dieser Pflanze nicht proterogyn wie jene der Dickrippe, sondern ausgesprochen proterandrisch sind. Die zu einer Dolde vereinigten Blüten des Roskümmeles entwickeln sich nicht wie jene der Dickrippe zu gleicher Zeit, sondern die Entwicklung schreitet vom Umfang der Dolde nur sehr allmählich gegen die Mitte vor, und in Folge dieses Entwicklungsganges springen die Antheren der inmitten einer Dolde stehenden Blüten erst dann auf, wenn die am Umfang stehenden Blüten bereits ihren Pollen verloren haben und die Narben daselbst belegungsfähig

geworden sind. Da die fadenförmigen Antherenträger so lang sind, daß sie bis zur Mitte der randständigen Nachbarblüten reichen, so wird dort auch ein Teil des krümeligen, aus den schrumpfenden Antheren ausfallenden Pollens auf die inzwischen belegungsfähig gewordenen Narben abgesetzt, und es erfolgt auf diese Weise sehr regelmäßig Geitonogamie.

Die Dickrippe und der Kofkümmel sowie alle jene Doldenpflanzen, für welche die beiden genannten Gattungen als Vorbilder gewählt wurden, beherbergen in ihren Dolden nur Zwitterblüten und unterscheiden sich dadurch von den Arten der Gattungen Augenwurz (*Athamanta*), Bärwurz (*Meum*) und Kälberkropf (*Chaerophyllum*; s. Abbildung, S. 313, Fig. 3 u. 4), in deren Dolden Zwitterblüten und Pollenblüten gemengt sind. Erst dann, wenn aus den Zwitterblüten die Pollenblätter sich abgelöst haben und abgefallen sind, und nachdem die Narben ein paar Tage hindurch im belegungsfähigen Zustand auf den Pollen aus anderen Stöcken gewartet haben, öffnen sich in den Pollenblüten die inzwischen über die Blumenblätter weit vorgeschobenen Antheren und lassen den Pollen auf die Narben der Zwitterblüten herabfallen. Der Erfolg dieses Vorganges ist um so sicherer, als die Zahl der Pollenblüten immer erheblich größer ist als jene der Zwitterblüten. Die Dolde von *Chaerophyllum aromaticum*, welche auf S. 313 abgebildet wurde, umfaßt z. B. neben einer mittelständigen und 3—5 randständigen Zwitterblüten 20 Pollenblüten, und es kommen daher auf 8—12 Narben ungefähr 100 Antheren. Überdies nehmen bei diesen Doldenpflanzen die Zwitterblüten zur Zeit des Aufblühens der Pollenblüten eine solche Lage ein, daß die Belegung ihrer Narben mit dem ausfallenden Pollen geradezu unvermeidlich ist.

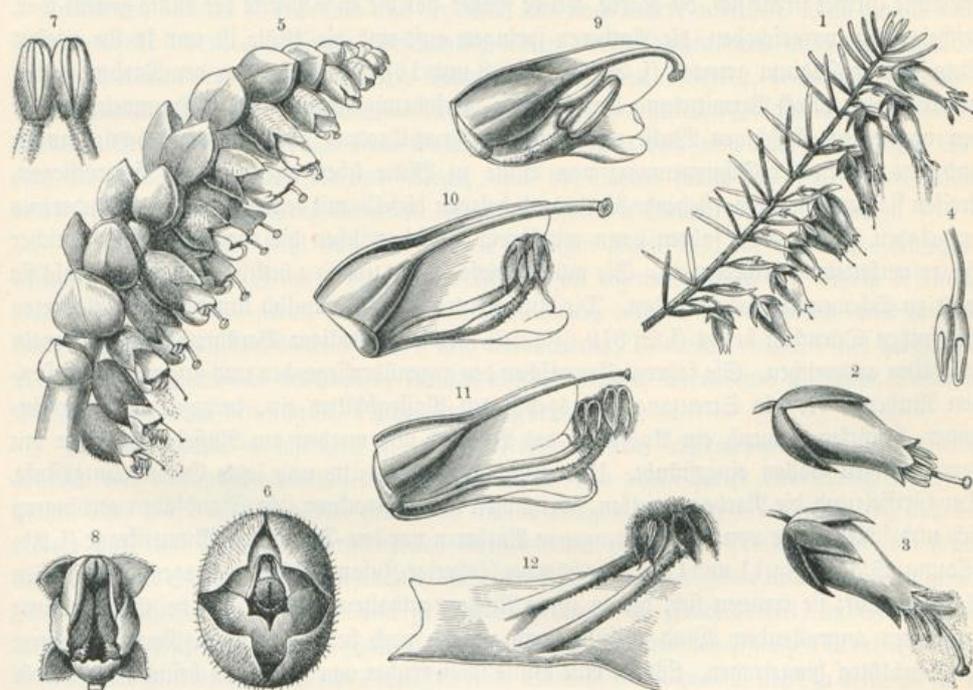
Einen der merkwürdigsten Fälle der Geitonogamie beobachtet man bei jenen Doldenpflanzen, für welche die Gattungen Kerbel (*Anthriscus*), Fenchel (*Foeniculum*), Koriander (*Coriandrum*), Merf (*Sium*) und Birkwurz (*Ferulago*) als Vorbilder dienen können. Alle Arten dieser Gattungen zeigen zweierlei Blütenstände. Die zuerst aufblühenden Dolden enthalten vorherrschend echte Zwitterblüten, aber nur vereinzelte Pollenblüten; die später aufblühenden umfassen dagegen ausschließlich Pollenblüten. Die Zwitterblüten, welche zuerst an die Reihe kommen, sind vollkommen protogandrisch; die von sehr kurzen Fäden getragenen Antheren werden eine nach der anderen in die Mitte der Blüte gestellt, springen dort auf und bieten ihren Pollen aus; tags darauf fällt das betreffende Pollenblatt ab. Nachdem alle fünf Pollenblätter abgefallen sind, sieht man die Narben belegungsfähig werden. Sie verharren in diesem Zustand ein paar Tage und sind während dieser Zeit auf Kreuzung mit dem Pollen anderer Stöcke angewiesen. Nun kommen auch die Dolden, welche ausschließlich Pollenblüten tragen, zur Geltung. Die Seitenstengel, welche von diesen Dolden abgeschlossen werden, sind mittlerweile in die Höhe gewachsen und haben dabei eine solche Richtung eingehalten, daß ihre Dolden über die belegungsfähigen Narben der Zwitterblüten zu stehen kommen und gewissermaßen obere Stockwerke in dem Bauwerke des ganzen Blütenstandes bilden. Wenn nun die Antheren der im oberen Stockwerke stehenden Pollenblätter sich öffnen, und wenn daraufhin die Wände dieser Antheren schrumpfen, so wird der Pollen abgestoßen und fällt, dem Gesetze der Schwere folgend, in winzigen krümeligen Klümpchen senkrecht herab. Die Narben der tiefer stehenden älteren Blüten kommen auf diese Weise in einen förmlichen Pollenregen, und man überzeugt sich leicht, daß die Mehrzahl dieser Narben auch wirklich mit dem herabfallenden Pollen belegt wird.

Die bisher geschilderten Fälle der Geitonogamie bei den Korbblütlern und Doldenpflanzen können als Vorbilder für zahlreiche Pflanzen anderer Familien angesehen werden.

Zumal bei den Sternkräutern, Kaprifoliaceen, Kornazeen, Skrofulariaceen, Polygonaceen und Aroideen, deren Blüten in Köpfchen, Knäueln, Büscheln, Ähren und Trauben dicht gedrängt beisammenstehen, wiederholen sich die besprochenen Vorgänge mitunter bis auf die kleinste Kleinigkeit. So z. B. verlängern, spreizen und krümmen sich die beiden Griffel in den proterandrischen gebüschelten Blüten der Waldmeisterart *Asperula taurina* ganz ähnlich wie jene des Lasterkrautes; sie gelangen infolge dieser Lageänderung auch in das Bereich jüngerer Nachbarblüten, in welchen noch Pollen ausgetrieben wird, und ihre Narben kommen dort auch richtig mit Pollen in Berührung. Dieser Vorgang wird bei der genannten Waldmeisterart noch wesentlich dadurch unterstützt, daß die zuletzt zur Entfaltung kommenden Blüten Pollenblüten sind. Bei dem roten Holunder (*Sambucus racemosa*), bei den verschiedenen Arten der Gattung Hartriegel (*Cornus florida*, *mas. sanguinea*), bei jenen Weinreben (*Vitis*), welche echte Zwitterblüten tragen, bei der strauchblütigen Lysimachie (*Lysimachia thyrsoiflora*) sowie bei mehreren Spierstaudeen (*Spiraea*) erinnert der Vorgang der Geitonogamie an jenen, welcher sich bei dem Roskümmelein (*Siler trilobum*) abspielt, indem die Richtung des Griffels und die Lage der Narbe unverändert bleiben, aber die fadenförmigen Träger der Antheren sich strecken und krümmen und den Pollen auf die Narben der Nachbarblüten ablagern. An den verschiedenen Arten des Schneeballes (*Viburnum Lantana*, *Opulus*) ist zudem noch die Einrichtung getroffen, daß der von den übergreifenden Antheren der Nachbarblüten sich ablösende Pollen in den Grund der beckenförmigen Blumenkrone fällt, wo sich eine große polsterförmige Narbe befindet.

Alle diese Pflanzen haben krümeligen Pollen, der bei ruhendem Winde lotrecht auf die Narben benachbarter Blüten herabfallen kann, bei dessen Übertragung Luftströmungen keine große Rolle spielen. An sie reiht sich eine Gruppe von Pflanzen mit zwitterigen Blüten, bei welchen die Geitonogamie vorwiegend durch Luftströmungen vermittelt wird. Es wird dieser Gewächse später gedacht werden, wo ausführlich auf die Einteilung in tierblütige und windblütige Pflanzen eingegangen werden wird. Die hierhergehörigen Arten sind jedoch beides, anfänglich sind sie tierblütig, später windblütig. Der in den Alpenländern von den Talsohlen bis hinauf zu den höchsten Kuppen der Kalkberge verbreitete Frühlingsheiderich (*Erica carnea*), welcher als Vorbild für ein paar hundert Ericaceen dienen kann, wird viel und gern von Bienen besucht, und wie die Erfahrung lehrt, werden gelegentlich dieser Besuche vielfache Kreuzungen der Blüten teils desselben, teils verschiedener Stöcke veranlaßt. Aber noch viel häufiger findet bei dieser Pflanze Kreuzung benachbarter Blüten mittelst Luftströmungen statt. Wie das kommt, soll mit Zuhilfenahme der Abbildung, S. 319, Fig. 1—4, erläutert werden. Die reihenförmig gruppierten Blüten sind mit ihrer Mündung sämtlich nach einer Seite und zugleich schräg abwärts gewendet (s. Abbildung, S. 319, Fig. 1). Ihre Entwicklung beginnt zu oberst an den Zweigen und schreitet von da allgemach nach unten fort. Gleichzeitig mit dem Öffnen der Blumenkrone kommt die Narbe in Sicht. Dieselbe wird von dem sich verlängernden Griffel über den Saum der Blumenkrone weit vorgeschoben. Die um den Griffel herumstehenden Antheren sind noch geschlossen und stecken ganz oder halb verborgen in der Blumenkrone (Fig. 2). Wenn jetzt Bienen angeflogen kommen, um im Blüten Grunde Honig zu saugen, so ist es bei der eigentümlichen Stellung des Griffels unvermeidlich, daß die Narbe gestreift wird. Für den Fall, daß die Bienen von anderen Ericen Pollen mitgebracht haben sollten, erfolgt sofort eine Kreuzung verschiedener Stöcke. Mittlerweile haben sich auch an den Antheren große Löcher ausgebildet (s. Abbildung, S. 319, Fig. 3). Da

aber die Öffnungen der benachbarten Antheren genau aufeinander passen und in dieser Lage durch die an der Mündung etwas verengerte Blumenkrone wie von einem Ringe zusammengehalten werden, so bleibt der Pollen in den Antherenfächern aufgespeichert, und erst dann, wenn eine Erschütterung der Antheren stattfindet, fallen die Pollentetraden als Staub heraus. Die Erschütterung der Antheren findet aber jedesmal statt, wenn Bienen ihren Rüssel zu dem Honig des Blütengrundes einführen, und es werden daher dieselben Bienen, welche bei dem Anflug zuerst an die vorstehende Narbe anstreifen, im nächsten Augenblick an Rüssel, Kopf und



Geitonogamie mit stäubendem Pollen: 1) *Erica carnea*, Zweig mit einseitig gestellten Blüten, 2) Blüte dieser Pflanze im ersten Entwicklungsstadium, 3) dieselbe Blüte im letzten Entwicklungsstadium, 4) ein einzelnes Pollenblatt der *Erica carnea*; 5) *Lathraea squamaria*, oberer Teil des Blütenstandes, 6) vordere Ansicht der soeben geöffneten Blüte, 7) zwei Antheren aus dieser Blüte, deren Fächer noch geschlossen sind, 8) vordere Ansicht einer Blüte in späterem Entwicklungsstadium, 9–11) Längsschnitte durch drei Blüten, welche sich im ersten, zweiten und dritten Entwicklungsstadium befinden, 12) zwei Antheren, aus deren Fächern der stäubende Pollen ausgefallen ist. Fig. 1 und 5 in natürl. Größe, die anderen Figuren etwas vergrößert. (Zu S. 318–321.)

Brust mit Pollen bestreut. Besucht die bestäubte Biene kurz danach die Blüten anderer Stöcke, so muß Kreuzung erfolgen. Die bestäubten Narben welken stets nach ein paar Tagen ab und sind dann nicht mehr fähig, Pollen aufzunehmen. Dagegen verlängern sich in derselben Blüte die Staubfäden und schieben die von ihnen getragenen Antheren vor die Mündung der Blumenkrone. Dadurch verlieren diese Antheren ihren Zusammenhalt, trennen sich, und der Pollen fällt aus ihren Fächern bei der leisesten Erschütterung heraus (s. obenstehende Abbildung, Fig. 4). Es genügt ein unbedeutendes Schwanken des blüentragenden Zweiges, um jetzt das Ausfallen des stäubenden Pollens zu veranlassen. Die noch immer belegungsfähigen klebrigen Narben der jüngeren Blüten, und zwar sowohl jene in der unmittelbaren Nachbarschaft an denselben Zweigen als auch die entfernter stehenden an anderen Zweigen des gleichen Stockes, werden unvermeidlich mit dem stäubenden Pollen belegt.

An dem Blütenstand der Schuppenwurz (*Lathraea Squamaria*) spielt sich die Kreuzung im großen und ganzen in derselben Weise ab. Die Blüten sind ähnlich jenen des Frühlingsheiderichs einseitig nach jener Gegend gewendet, von welcher ein Anflug von Insekten zu erwarten steht (s. Abbildung, S. 319, Fig. 5). Sie sind proterogyn, die Narben entwickeln sich also zuerst (s. S. 319, Fig. 6, 7 und 9). In dieser Zeit kann die Narbe nur mit Pollen anderer schon weiter entwickelter Stöcke derselben Art bestäubt werden. Blumenkrone, Griffel und Antherenträger wachsen noch fortwährend in die Länge; der bisher hakenförmig gekrümmte Griffel streckt sich, die Narbe, welche früher vor die enge Pforte der Blüte gestellt war, erscheint nun vorgeschoben, die Antheren springen auf, und die Blüte ist nun in ihr zweites Entwicklungsstadium getreten (s. S. 319, Fig. 8 und 10). Die Belegung der Narben erfolgt zu dieser Zeit durch Vermittelung der Insekten. Erfahrungsgemäß sind es Hummeln, welche den von einem fleischigen Wulst unterhalb des Fruchtknotens abgetriebenen Honig saugen und den Pollen der Schuppenwurz von Blüte zu Blüte übertragen. Wenn sie anfliegen, streifen sie zunächst die vorstehende Narbe und belegen dieselbe mit dem Pollen, den sie anderswo aufgeladen haben, und fahren dann mit ihrem Rüssel zwischen die oberwärts mittels weicher Haare verketteten Antheren ein. Sie müssen diesen Weg um so pünktlicher einhalten, als sie sonst zu Schaden kommen würden. Die Antherenträger sind nämlich unterhalb der Antheren mit spigen Dörnchen besetzt (s. S. 319, Fig. 10), deren nachteiliger Berührung die Hummeln sorgfältig ausweichen. Sie fahren also zwischen den gegenüberliegenden und zusammenschließenden Antheren der als Streuzangen ausgebildeten Pollenblätter ein, drängen diese auseinander, bewirken dadurch ein Ausfallen des Pollens und werden am Rüssel und Kopfe mit dem mehligem Pollen eingestäubt. Und nun kommt die dritte und letzte Entwicklungsstufe. Der Griffel und die Narbe verwelken, schrumpfen und vertrocknen, die Staubfäden verlängern sich und schieben die von ihnen getragenen Antheren vor den Saum der Blumenkrone (s. Abbildung, S. 319, Fig. 11 und 12). Hier hört der bisherige Zusammenhalt der gegenüberstehenden Antheren auf; sie trennen sich, der in ihren Nischen enthaltene Pollen wird bei Erschütterung durch den anprallenden Wind entführt und zu den noch belegunsfähigen Narben jüngerer Nachbarblüten hingetragen. Wurde eine Blüte schon früher von Hummeln besucht, so ist wohl nur noch wenig Blütenstaub in den Nischen der Antheren vorhanden; fand jedoch kein Insektenbesuch statt, so sind die aus der Blüte herausgeschobenen Antheren noch reichlich mit Pollen erfüllt, und dieser wirbelt dann auch in Form kleiner Wölkchen zu den Narben der jungen Blüten im oberen Teile der Achse empor. Die Geitonogamie kommt demnach hier wie in so vielen anderen Fällen erst gegen Ende des Blühens zustande. Bei *Clandestina rediflora*, *Bartschia alpina* und einigen anderen Rhinanthazeen sind die Vorgänge ganz ähnlich.

Was mag nun allen diesen wunderbaren Einrichtungen, welche die Kreuzbefruchtung erzwingen, für eine gemeinsame Bedeutung zugrunde liegen?

Sowohl Sprengel als Darwin gewannen eine bestimmte Meinung darüber, die sie auch beide in ähnliche Worte faßten: die Natur wolle es anscheinend nicht haben, daß Blumen sich selbst befruchten, oder die Natur schrecke vor beständiger Selbstbefruchtung zurück. Solche psychologischen Auffassungen der Natur genügen aber der Forschung nicht, und Darwin war viel zu sehr Naturforscher, um nicht selbst nach einer Antwort auf die Frage zu suchen, warum in der Natur so verfahren werde?

Darwin und seine Mitarbeiter stellten zu dem Ende umfassende Versuche darüber an, wie eigener und fremder Pollen auf die Blüte einwirke, und förderten eine Menge interessanter

Tatsachen ans Licht. Schon Koelreuter und Gärtner hatten festgestellt, daß manche Pflanzen sich bei Bestäubung mit ihrem eigenen Pollen als völlig unfruchtbar erwiesen, also keine Samen erzeugen. So *Verbascum phoeniceum*, *Lobelia fulgens* und gewisse *Passifloren*. Diesen konnte man *Tabernaemontana echinata*, *Corydalis cava*, *Hypecoum grandiflorum*, *Papaver alpinum*, *Reseda odorata* und *lutea*, *Senecio cruentus*, *Thunbergia alata*, *Wistaria sinensis*, *Lysimachia nummularia*, *Diclytra spectabilis*, *Hoya carnosa*, *Tecoma grandiflorum*, *Dentaria bulbifera*, *Secale cereale* (Roggen), *Papaver Rhoeas* und *somniferum*, *Lilium bulbiferum* und *croceum* und noch andere anreihen. Man nannte solche Pflanzen selbststerile Pflanzen. Erstaunlich waren die Beobachtungen, welche ergaben, daß bei verschiedenen tropischen Orchideen, Arten wie *Oncidium*, *Notylia*, *Gomesa*, *Sigmatostalix*, *Burlingtonia*, die Pollenmassen sogar auf Narben des gleichen Stockes wie tödliche Gifte wirken. Bei *Notylia* tritt gar keine Pollenschlauchbildung ein, und nach zwei Tagen schon sind die Pollenmassen und Narben schwarz, und die Blüten fallen ab. In solchen Fällen muß demnach eine Kreuzung eintreten, wenn die Pflanzen Samen bilden sollen.

Diesen Beispielen steht nun eine Anzahl Pflanzen gegenüber, bei denen eine Kreuzung offenbar nicht unbedingt nötig ist, da ihre Blüten mit eigenem Pollen mit Erfolg befruchtet werden können. Man nennt sie selbstfertile Pflanzen, und zu ihnen gehören unter anderen *Salvia Horminum*, *Hordeum vulgare* und *trifurcatum*, *Triticum vulgare* und *turgidum*, *Avena sativa*, *Adonis aestivalis*, *Linum usitatissimum*, *Hieracium alpinum*, *Papaver dubium*, *Fumaria officinalis*, *Phaseolus vulgaris*.

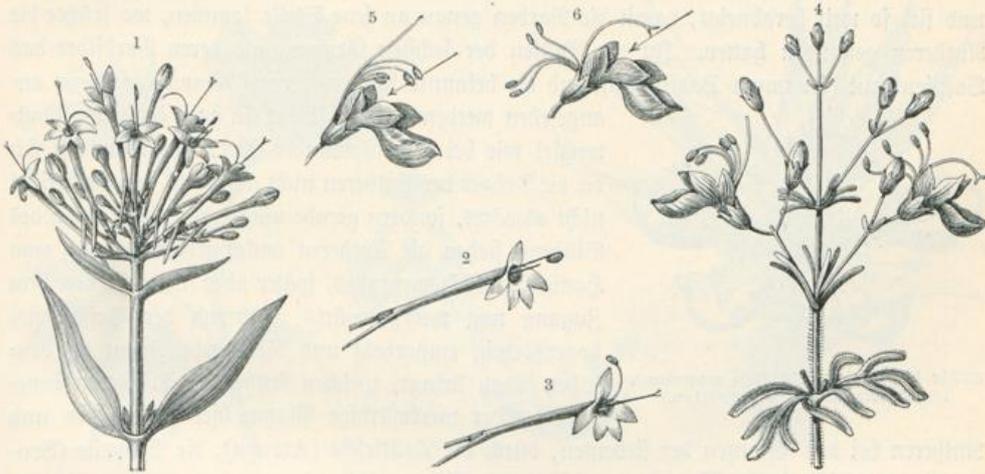
Danach könnte es scheinen, als ob die Kreuzung kein allgemeines biologisches Gesetz, sondern nur eine ungleichmäßig verbreitete Tatsache von zweifelhafter Bedeutung sei. Zehn Jahre lang hat Darwin daran gewendet, um in mühsamen Versuchen festzustellen, daß das letztere nicht der Fall sei. Vergleichende Versuche mit zahlreichen Pflanzenarten, bei denen diese teils mit eigenen Pollen befruchtet, teils gekreuzt wurden, ergaben das übereinstimmende Resultat, daß die Nachkommen von gekreuzten Pflanzen an Fruchtbarkeit, an Gewicht und Kraft der Entwicklung den aus selbstbefruchteten Blüten entstandenen Pflanzen in verschiedenem Grade, aber durchweg auffallend überlegen sind. Obwohl es mechanisch nicht zu erklären ist, ist nicht zu verkennen, daß durch die ganze organische Welt eine Entwicklungsrichtung zum Vollkommeneren erkennbar ist, und wenn man bildlich von Zielen der Natur reden will, so ist auch die Kreuzung ein solches Ziel nach besser organisierten Nachkommen. Mit unserer Auffassung steht es nicht im Widerspruch, daß Pflanzen nebenher auch durch Selbstbestäubung sich befruchten können, eine Fähigkeit, die ihre großen Vorteile in den Fällen hat, wo Kreuzung durch äußere Verhältnisse, durch Mangel an Insekten oder Fehlen von solchen, gehemmt ist. Zuerst wird die Kreuzung angestrebt; kann sie nicht eintreten, so begnügen sich viele Pflanzen mit Selbstbestäubung.

Dem entsprechen nun alle die zahlreichen Blüteneinrichtungen, welche entweder dahin zielen, eine Kreuzung herbeizuführen oder die Selbstbestäubung zu verhindern, was zum gleichen Erfolge führt. In der Nachbarbestäubung haben wir die einfachste Methode kennen gelernt, Kreuzung herbeizuführen. Wir wollen nun auch die noch merkwürdigeren Einrichtungen betrachten, welche dazu dienen, die Selbstbestäubung nach Möglichkeit oder ganz zu verhindern. Am vollkommensten ist das letzte geschehen durch Entstehung eingeschlechtiger, monözischer oder diözischer Blüten, wo sich die Sache von selbst versteht. Hier kann ohne Kreuzung überhaupt keine Befruchtung eintreten. Bei Zwitterblüten gibt es sehr verschiedene Methoden, um die Selbstbestäubung zu verhindern.

In einigen Fällen erscheint die Kreuzung durch die gegenseitige Stellung und Lage der in einer echten Zwitterblüte vereinigten zweierlei Geschlechtsorgane angestrebt. Wenn in einer Blüte vom Beginn bis zum Schlusse des Blühens die Narbe eine solche Lage einnimmt, daß sie zwar von den einkehrenden Insekten gestreift, aber mit dem Pollen der zunächststehenden Antheren von selbst nicht belegt werden kann, so darf von der betreffenden Blüte wohl angenommen werden, daß sie auf Kreuzung, nicht auf Selbstbestäubung berechnet sei. So verhält es sich z. B. bei der weißen Lilie (*Lilium candidum*), der Taglilie (*Hemerocallis flava* und *fulva*), der Berglilie (*Anthericum*) und zahlreichen Zwiebelpflanzen des Kaplandes (*Amaryllis*, *Albuca* usw.). Die Blüten dieser Pflanzen sind nach der Seite gerichtet, und der Griffel ragt so weit über die mit Pollen beladenen Antheren hinaus, daß seine Narbe von diesem Pollen zu keiner Zeit etwas erhält. Wenn dagegen von anderen Blüten kommende Tiere den weit vorragenden Griffel als Anflugstange benutzen, so ist eine Belegung der Narbe mit fremdem Pollen, also eine Kreuzung unvermeidlich. Dasselbe gilt von verschiedenen Asperifoliaceen (z. B. *Echium*), Skrofulariaceen (z. B. *Paederota Ageria*), Winden (z. B. *Convolvulus sepium*), Kaprifoliaceen (z. B. *Linnaea borealis*), Rhodorazeen (z. B. *Rhododendron Chamaecistus*) und Kakteen (z. B. *Mamillaria*). Auch mehrere himmelwärts gerichtete Blüten (z. B. *Lilium bulbiferum*, *Glaucium luteum*, *Gentiana verna*) zeigen dasselbe Verhältnis ihrer Antheren und Narben. In den Blüten des Seidelbastes (*Daphne Mezereum*) bildet die Narbe den Abschluß eines im Grunde der Blumenröhre stehenden Fruchtknotens, und die Antheren sind der Blumenröhre oberhalb der Narbe eingefügt. In aufrechten Blüten mag bisweilen etwas Pollen aus diesen Antheren, zumal bei dem Schrumpfen derselben am Ende der Blütezeit, auf die Narbe hinabfallen; aber die Mehrzahl der Seidelbastblüten steht wagerecht von den Zweigen weg, und in diesen ist es kaum möglich, daß der Pollen von selbst auf die Narben kommt, obschon der Abstand der Antheren und Narben nicht mehr als ein paar Millimeter beträgt. Die Blüten des Seidelbastes sind aber so reichlich von Bienen besucht, daß die meisten Narben mit fremdem Pollen belegt werden und insofern vielfache Kreuzungen stattfinden. Bei der Mehrzahl der Orchideen kann der Pollen aus seinem Versteck nur durch Insekten herausgezogen werden und wird von diesen kaum jemals auf die dicht nebenanstehende, sondern regelmäßig auf die Narbe einer anderen Blüte übertragen.

Eine andere, die Selbstbestäubung verhindernde und die Kreuzung erzielende Einrichtung ist der Platzwechsel der Antheren und Narben in Zwitterblüten. Er stellt eine der wichtigsten zur Kreuzung der Zwitterblüten führenden Einrichtungen dar und kann eigentlich nur im Hinblick auf dieses Ziel verstanden werden. Im wesentlichen vollzieht sich dieser Platzwechsel in folgender Weise. Jene Stelle, welche eine Zeitlang von der belegungsfähigen Narbe eingenommen wurde, erscheint späterhin von den pollenbeladenen Antheren besetzt und umgekehrt. Da diese Stelle dicht an dem Wege liegt, der den honigsaugenden Insekten zur Einfahrt dient, so streifen die Insekten in der einen Blüte nur die Narben, in der anderen nur die Antheren, was dann unvermeidlich zur Kreuzung führt. Entweder wird dieser Platzwechsel durch Neigen, Krümmen und Verschieben der Antherenträger oder durch ähnliche Richtungsänderungen der Griffel veranlaßt. Auch kommt es vor, daß sowohl die Antherenträger als die Griffel in derselben Blüte ihre Lage ändern und ihre Stelle förmlich vertauschen. Es lassen sich nicht weniger als zehn verschiedene Fälle des Platzwechsels unterscheiden. Bei einer Gruppe von Pflanzen, für welche der Zwerglauch (*Allium Chamaemoly*) als Beispiel genannt sein mag, sieht man inmitten der eben geöffneten Blüte die belegungsfähige Narbe, während die Antheren

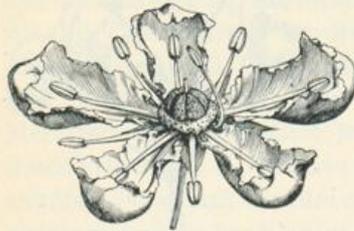
seitlich an die Perigonblätter angedrückt sind. Später, wenn die Antheren sich geöffnet haben und Pollen ausbieten, rücken sie infolge eigentümlicher Bewegung ihrer fadenförmigen Träger gegen die Mitte vor, stellen sich dicht vor die Narbe und bilden einen gelben Knäuel, welcher von den in die Blüte fliegenden Insekten notwendig gestreift werden muß, während früher ebendort nur die Narbe gestreift werden konnte. Bei einer zweiten Gruppe, in welche mehrere Gentianen (*Gentiana asclepiadea*, *ciliata*, *Pneumonanthe*), die meisten Malvazeen (*Abutilon*, *Malva*), die zahlreichen Arten des Eisenhutes (*Aconitum*), die Funkie (*Funkia*) und die Spornblume (*Centranthus*) gehören, sieht man in den jungen Blüten dicht an dem zum Honig führenden Wege den Pollen ausgeboten; bald nur von einer einzigen Anthere (s. untenstehende Abbildung, Fig. 1—3), bald von fünf oder sechs, mitunter auch von sehr vielen, die



Pflanzwechsel der Antheren und Narben: 1) Blütenstand der Spornblume (*Centranthus ruber*), 2) einzelne Blüte der Spornblume kurze Zeit nach der Entknospung, 3) dieselbe Blüte in einem späteren Blütenstadium; 4) Blütenstand des *Teucrium orientale*, 5) einzelne Blüte derselben Pflanze, kurze Zeit nach der Entknospung, 6) dieselbe Blüte in einem späteren Stadium. Fig. 1 und 4 in natürl. Größe, Fig. 2, 3, 5 und 6 etwas vergrößert. (Zu S. 323 und 324.)

zusammengenommen ein ganzes Bündel darstellen. Die Narben stehen anfänglich versteckt hinter oder unter den Antheren. Später krümmen sich die Träger der Antheren im Halbbogen zurück, und die Narben werden entblößt. Ist nur eine einzige Narbe vorhanden, welche bisher hinter der Anthere versteckt war, wie bei der Spornblume, so wird natürlich nur diese einzige Narbe entblößt (s. die Abbildung, Fig. 2 und 3). Wenn nun Insekten zum Honig gelangen wollen, so streifen sie an die entblößten Narben gerade so, wie sie früher an die Antheren streifen mußten. Die dritte Gruppe umfaßt die Arten der Gattungen Schwertel (*Gladiolus*), Acanthus (*Acanthus*), Pentstemon (*Pentstemon*) und Salbei (*Salvia*; s. Abbildung, S. 457). In den seitlich gestellten Blüten dieser Pflanzen liegen Griffel und Narben dem dachförmigen Teile der Blumen oberhalb der Antheren angeschmiegt, später aber neigt und krümmt sich der Griffel herab, und es kommen dadurch die Narben an die Zufahrtslinie zum Honig zu stehen, so zwar, daß die Insekten in den jungen Blüten Pollen aufladen, in den alten Blüten Pollen abladen und Kreuzungen veranlassen. Bei der vierten Gruppe, in welche die Gattungen *Allionia* und *Phalangium* gehören, steht im Beginn des Blühens die Narbe am Ende des weit vorgestreckten Griffels vor den Antheren, und wenn jetzt Insekten die

Blüten anfliegen, so ist es unvermeidlich, daß sie zunächst diese Narbe berühren. Später biegt sich der Griffel unter einem Winkel von 80—90 Grad nach der Seite, wodurch die Narbe aus dem zum Honig führenden Wege geschafft wird. Wenn jetzt Insekten anfliegen, so kommen sie nur mit den pollensbedeckten Antheren in Berührung. In den Blüten der fünften Gruppe, für welche die Gattung Gamander (*Teucrium*; s. Abbildung, S. 323, Fig. 4—6) als Beispiel gelten kann, zeigt der Platzwechsel eine gewisse Ähnlichkeit mit jenem der Spornblume, insofern nämlich, als auch hier die fadenförmigen Antherenträger in der ersten Zeit des Blühens so gestellt sind, daß sich ihre Antheren den zum Blütengrund einfahrenden Insekten in den Weg legen, späterhin aber zurückkrümmen, den Insekten aus dem Wege gehen und zugleich die Narben entblößen; aber es besteht doch anderseits ein bemerkenswerter Unterschied, indem bei dem Gamander auch der Griffel seine Richtung und Lage ändert, sich bogenförmig krümmt und sich so weit herabneigt, damit die Narben genau an jene Stelle kommen, wo früher die Antheren gestanden hatten. In den Blüten der sechsten Gruppe, als deren Vorbilder das Basilienkraut (*Ocimum Basilicum*) und die bekannte Kletterpflanze *Cobaea scandens* an-

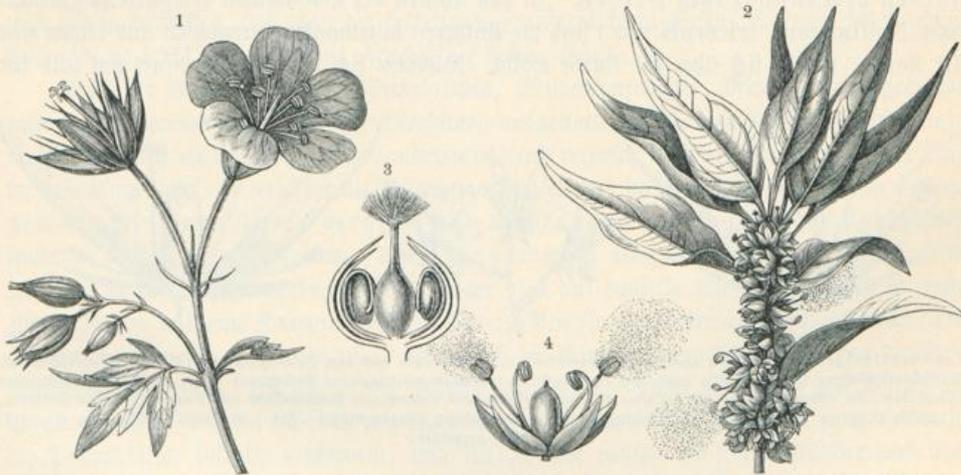


Blüte der Weinraute (*Rosa graveolens*), dreifach vergrößert. (Nach Bailton.)

angesehen werden mögen, findet ein ganz ähnlicher Platzwechsel wie bei dem Gamander statt, nur krümmen sich da die Träger der Antheren nicht aufwärts und die Griffel nicht abwärts, sondern gerade umgekehrt; im Anfang des Blühens stehen die Antheren entlang dem Zugang zum Honig des Blütengrundes, später aber sinken sie von dem Zugang weg nach abwärts, während der Griffel sich bogenförmig emporhebt und die Narbe genau an denselben Platz bringt, welchen früher die Antheren innehatten. Der merkwürdige Platzwechsel der Narben und

Antheren bei den Pflanzen der siebenten, durch die Tollkirsche (*Atropa*), die Skopolie (*Scopolia*), das Bilsenkraut (*Hyoscyamus*) und den Mraun (*Mandragora*) vertretenen Gruppe ist durch die Abbildung auf S. 473, Fig. 8 und 9, erläutert. In den jungen Blüten steht die Narbe in der Mitte der Blüten, und es sind die Antheren an die Wand der Blumenkrone gelehnt, in den alt gewordenen Blüten stehen die Antheren in der Blütenmitte, und es hat sich der Griffel an die Wand gedrückt. Für die achte Gruppe gelten als Beispiele die strauchförmigen Geißblattarten *Lonicera alpigena*, *nigra* und *Xylosteum* sowie die Gattung *Scrophularia*. Ihre Blüten sind seitwärts gerichtet; anfänglich ragt der gerade Griffel aus der Mitte der Blüte hervor, und die Narbe erscheint unmittelbar neben die zum Honig führende Zufahrtslinie gestellt, die Antheren stehen bei *Lonicera* noch oberhalb dieser Linie und befinden sich bei *Scrophularia* am Ende halbkreisförmig zurückgekrümmter Träger in der Höhlung der krugförmigen Blumenkrone geborgen. Später wird die Narbe von der erwähnten Zufahrtslinie weggerückt, und zwar dadurch, daß sich der Griffel bogenförmig oder knieförmig abwärts krümmt; dagegen erscheinen jetzt die Antheren an der bisher von der Narbe eingenommenen Stelle, was durch eine entsprechende Streckung und Richtungsänderung der Antherenträger geschieht. Die Nieswurz (*Helleborus*), welche als Vorbild für die neunte Gruppe dienen kann, hat verhältnismäßig große, honigreiche Blüten. Der Honig befindet sich nicht wie bei den anderen im vorhergehenden besprochenen Pflanzen in der Blütenmitte, sondern wird in tütenförmigen Behältern ausgeschieden, welche im Umkreise der Pollenblätter stehen. Dementsprechend steuern die honigaugenden Insekten auch nicht der Mitte, sondern dem Umkreise der Blüten zu, und

hieraus erklärt sich weiterhin, daß die Narben und Antheren, welche von den Insekten gestreift werden sollen, in einen entsprechenden Umfang gestellt sind. Nach dem Öffnen der Blume erscheinen die Griffel zunächst spreizend und so gekrümmt, daß die Narben über den Honigbehältern stehen. Die Antheren sind in der Blütenmitte zusammengedrängt und werden von den anfliegenden Insekten nicht berührt. Später strecken sich die Griffel gerade und bewegen sich gegen die Mitte der Blüte, dagegen haben sich die Träger der Antheren verlängert und dabei eine solche Richtung eingehalten, daß die Antheren über die Honigbehälter zu stehen kommen und dort von den honigsaugenden Insekten gestreift werden müssen. Für die zehnte Gruppe soll die Weinraute (*Ruta*; s. Abbildung, S. 324) als Beispiel gewählt sein. Die Blüte enthält zehn Antheren, welche von steifen, sternförmig gruppierten Fäden getragen werden.



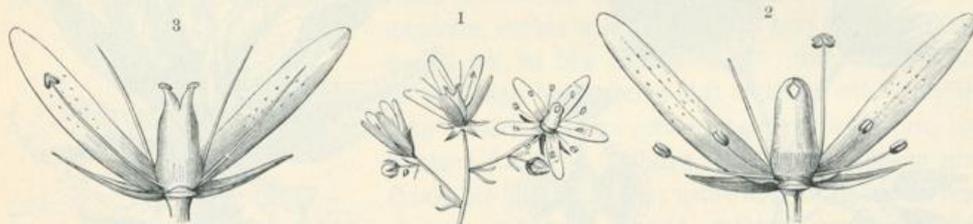
Vollkommen dichogame Blüten: 1) *Geranium silvaticum* mit vollkommen proterandrischen Blüten; 2) *Parietaria officinalis* mit vollkommen proterogynen Blüten, 3) einzelne Blüte der *Parietaria* mit belegungsfähiger pinselförmiger Narbe und eingeschlagenen geschlossenen Antheren, 4) dieselbe Blüte in einem späteren Entwicklungsstadium, die Narbe ist abgefallen, die Antherenträger haben sich gestreckt, und die Antheren schleudern den stäubenden Pollen aus. Fig. 1 und 2 in natürl. Größe, Fig. 3 und 4 etwas vergrößert. (Zu S. 325 und 326.)

Von diesen Fäden biegt sich zunächst einer in die Höhe, stellt die von ihm getragene Anthere in die Mitte der Blüte an die Zufahrtslinie, welche zu dem von einem fleischigen Ring an der Basis des Stempels abgesonderten Nektar führt, erhält sich so nahezu einen Tag, biegt sich aber dann wieder zurück und nimmt die frühere Lage ein. Während sich das erste Pollenblatt zurückbiegt, erhebt sich ein zweites und macht wieder denselben Weg hin und zurück. Und so geht das fort, bis nach und nach alle zehn Antheren in der Mitte der Blüte gestanden haben. Wenn endlich auch das zehnte Pollenblatt sich wieder zurückgebogen hat, so ist in der Blütenmitte die inzwischen belegungsfähig gewordene Narbe an demselben Platz zu sehen, wo früher der Reihe nach die Antheren ihren Pollen ausgeboten haben.

Ein an den Platzwechsel der Narben und Antheren sich anschließender, die Kreuzung von Zwitterblüten fördernder Vorgang ist das Ablösen und Abfallen der Narben zur Zeit des Öffnens der um die Narbe herumstehenden Antheren. Als Vorbild für diesen Fall kann das zu den Nesseln gehörige Glaskraut (*Parietaria*; s. obenstehende Abbildung, Fig. 2—4) dienen. In den Zwitterblüten dieser Pflanze entwickelt sich die Narbe immer schon vor dem Öffnen der Blume, und man sieht darum zu Beginn des Blühens die sprengwedelförmige Narbe

aus der grünlichen Blütenknospe herausragen (s. Abbildung, S. 326, Fig. 3). Die gekrümmten Träger der Antheren sind zu dieser Zeit wie Uhrfedern gespannt und von den zusammenschließenden kleinen grünlichen Blumenblättern verdeckt. Ehe noch diese Antherenträger aufschwellen und ihren Pollen als Staub in die Lüfte streuen, welkt die Narbe und schrumpft zusammen, der Griffel löst sich von dem Fruchtknoten mitsamt der verdorrten Narbe ab, und der Fruchtknoten endigt dann zur Zeit der Entbindung des Pollens aus den Antheren mit einem Spitzchen, welches nichts anderes als der verdorrte Rest des abgefallenen Griffels ist (Fig. 4).

Bei weitem häufiger als das Ablösen und Abfallen der Narbe bei beginnendem Ausstäuben des Pollens aus den geöffneten Antheren ist umgekehrt das Abfallen der Antheren und Pollenblätter zur selben Zeit, in welcher die danebenstehenden Narben belegungsfähig werden. In den Blüten der Balsaminen (*Impatiens glandulosa*, *Nolitangere*, *tricornis* usw.) sind die Antheren miteinander verwachsen und bilden eine Art Kappe, welche sich über die Narbe wölbt. Nachdem sich die Blüte geöffnet hat und für



Rundblättriger Steinbrech (*Saxifraga rotundifolia*): 1) ein Astchen aus dem Blütenstande mit Blüten auf verschiedenen Entwicklungsstufen; 2) Längsschnitt durch eine einzelne Blüte mit aneinanderliegenden Narben und einem den Pollen ausbietenden Pollenblatte; ein anderes Pollenblatt hat seine Anthere verloren, und weitere vier Pollenblätter haben noch geschlossene Antheren; 3) dieselbe Blüte in einem späteren Entwicklungsstadium, die Narben belegungsfähig. Fig. 1 in natürl. Größe, Fig. 2 und 3: 4—5fach vergrößert.

die anfliegenden Insekten zugänglich geworden ist, springen sofort die Antheren auf, und man sieht am Eingang der Blüte nur die aus den aufgesprungenen Antheren gebildete Kappe. Späterhin lösen sich die Träger der Antheren ab, und die Antherenkappe fällt aus der Blüte heraus. Nun erst sieht man in der Mitte der Blüte die Narbe, welche inzwischen empfängnisfähig wurde. Die großblütigen Arten der Gattung Storchschnabel (z. B. *Geranium argenteum*, *pratense*, *silvaticum*; s. Abbildung, S. 325, Fig. 1) zeigen ein ähnliches Verhalten. Fast gleichzeitig mit dem Öffnen der Blüte springen ein paar der bisher von den Kronenblättern verdeckten Antheren auf. In einer bestimmten Reihenfolge öffnen sich dann auch die übrigen und bieten nun sämtlich Pollen aus. Die Narben in der Mitte der Blüte schließen noch zusammen. Sobald sie sich zu trennen beginnen, fallen die Antheren von ihren Trägern ab, und man sieht nun die fünf belegungsfähigen spreizenden Narben nur noch von den der Antheren beraubten pfriemenförmigen Trägern umgeben. Dasselbe gilt von jenen Steinbrechen, für welche die obenstehend in Fig. 1 abgebildete *Saxifraga rotundifolia* als Vorbild dienen kann. Nach dem Auseinandergehen der Blumenblätter sieht man mehrere Tage hindurch ein seltsames Spiel der Pollenblätter. Sobald sich eine Anthere öffnet, richtet sich ihr Träger straff in die Höhe (s. die Abbildung, Fig. 2), bleibt jedoch nur kurze Zeit in dieser Lage, neigt sich vielmehr schon am nächsten oder zweitnächsten Tage seitwärts und hält wieder jene Richtung ein, welche er früher eingenommen hatte. Die von ihm getragene Anthere fällt ab, oder, wenn sie als verchrumpftes Gehäuse an der Spitze des Fadens zurückbleibt,

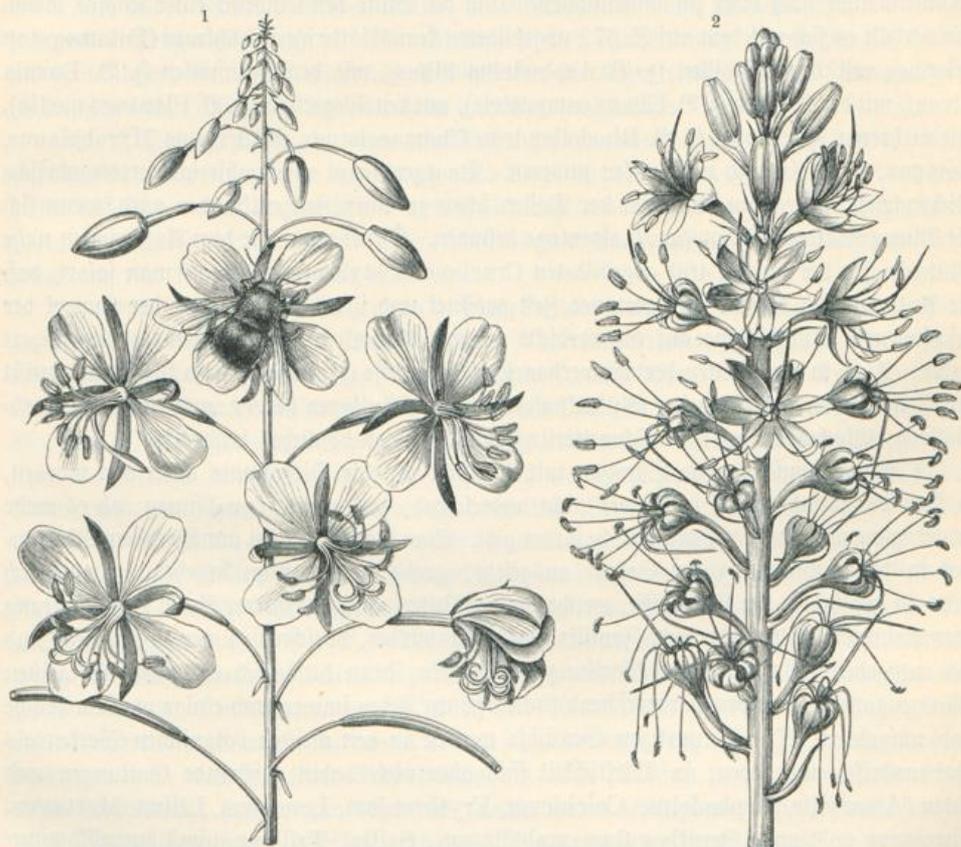
so hat sie doch ihren Pollen bereits verloren. Dieses Aufstellen und Niederfinfen der Antherenträger trifft in einer bestimmten Reihenfolge alle Pollenblätter der Blüte. Erst wenn sie samt und sonders die Antheren oder doch den Pollen verloren haben, spreizen die beiden kurzen Griffel, welche bisher wie die beiden Pranken einer Zange gekrümmt und mit ihren Narben aneinandergelegt waren, auseinander, und die Narben werden nun belegungsfähig (s. Abbildung, S. 326, Fig. 3). Auch das Studentenröschen (*Parnassia palustris*; s. Abbildung, S. 447, Fig. 4) sowie viele Mieren und Nesselgewächse (z. B. *Alsine verna*, *Silene Saxifraga*), desgleichen mehrere Baldriane (z. B. *Valeriana officinalis*) und Tulpen (z. B. *Tulipa Didieri*) zeigen dieselbe Entwicklungsfolge und insbesondere dasselbe Abfallen der Antheren. Bei den Mieren und Nellen kommt es auch sehr häufig vor, daß sich die ihrer Antheren beraubten Fäden unter die Blumenblätter in einem halbkreisförmigen Bogen hinabkrümmen und sich so verstecken, daß man die betreffende Zwitterblüte in diesem Stadium bei flüchtiger Betrachtung leicht für eine reine Fruchtblüte halten könnte.

Was bei den Balsaminen, Steinbrechen, Studentenröschen, Mieren, Nesselgewächsen und noch zahlreichen anderen mit Zwitterblüten ausgestatteten Pflanzen durch das Abfallen der Antheren erzielt wird, ist wieder bei anderen dadurch erreicht, daß die Antheren einer Blüte in dem Augenblick, in welchem die Belegungsfähigkeit der danebenstehenden Narben beginnt, von den Blumenblättern verhüllt und verdeckt werden, so zwar, daß sie nicht mehr imstande sind, Pollen abzugeben. Die Folge hiervon ist aber, daß die Narben nur noch mit fremdem Pollen belegt werden können, oder, was auf dasselbe hinausläuft, daß in diesen Zwitterblüten nur eine Kreuzung möglich ist. In den Zwitterblüten der Tradescantien (*Tradescantia crassula*, *virginica* usw.) öffnen sich die Antheren geraume Zeit, bevor die Narbe belegungsfähig wird. In der ersten Periode des Blühens kann daher aus den Blüten nur Pollen abgeholt werden. Sobald die Narben aber belegungsfähig geworden sind, rollen sich die Pollenblätter spiralförmig zusammen, und kurz darauf welken die Blumenblätter und überdecken als ein weiches, feuchtes Gewebe die von den eingerollten Fäden getragenen Antheren. Der Griffel ragt aus diesen Blüten noch immer straff hervor, und die Narben erhalten sich den ganzen folgenden Tag empfängnisfähig. Zu diesen Blüten kommen nun kleine Fliegen und andere kurzrüßelige Insekten angefliegen, um dort den Saft der weichen Blumenblätter zu saugen, und bei dieser Gelegenheit wird die Narbe gestreift und mit Pollen belegt, welchen die Tiere von anderen Blüten mitgebracht haben, während die Belegung mit dem Pollen der danebenstehenden Antheren jetzt unmöglich ist. Ein eigentümlicher Vorgang wird in den Blüten des *Telephium Imperati*, einer zu den Mieren gehörigen, in Südeuropa verbreiteten Pflanze, beobachtet. Im Anfang des Blühens schließen die Narben in der Mitte der Blüte fest zusammen; die um dieselben herumstehenden Antheren sind geöffnet und bieten Pollen aus, welcher von Insekten abgeholt wird. Damit nun später, wenn die Narben empfängnisfähig geworden sind und sich auseinanderlegen, nicht etwa Pollen von den danebenstehenden Antheren auf die Narbe kommt, rücken die ausgehöhlten Blumenblätter, welche bisher sternförmig ausgebreitet waren, zusammen und verhüllen die Antheren vollständig, so daß nur Pollen von anderen, jüngeren Blüten auf die belegungsfähige Narbe gebracht werden kann.

In den beschriebenen Fällen ist die räumliche Trennung der von einer Art ausgebildeten zweierlei Geschlechtsorgane durchgeführt. Das Zustandekommen der Kreuzung kann aber auch durch die zeitliche Trennung der bei der Befruchtung beteiligten beiderlei Geschlechtsorgane oder, besser gesagt, die ungleichzeitige Geschlechtsreife der Pollenzellen,

Narben und Samenanlagen herbeigeführt werden. Schon Sprengel hat die ungleichzeitige Geschlechtsreife und dadurch regulierte Paarungsfähigkeit bei den Pflanzen entdeckt und Dichogamie genannt. Sie kann in zweierlei Form auftreten, als proterogynne (erst-weibliche) und proterandrische (erst-männliche) Dichogamie. Sind nämlich die Narben befähigt, den Pollen schon aufzunehmen und das Treiben der Pollenschläuche zu veranlassen, wenn der Pollen in den Blüten derselben Pflanze noch unreif ist, so nennt man die betreffenden Pflanzenarten proterogyn; wird dagegen der Pollen aus den geöffneten Antheren entlassen, wenn die Narben noch nicht geschlechtsreif sind, so heißt die Pflanzenart proterandrisch. An dem traubenförmigen Blütenstand des schmalblättrigen Weidenröschens (*Epilobium angustifolium*), welcher in der Abbildung, S. 329, Fig. 1, dargestellt ist, sieht man zu oberst die Blüten noch geschlossen, etwas tiefer folgen drei Blüten, welche sich soeben geöffnet haben, und von welchen die mittlere von einer Hummel besucht wird, und noch tiefer abwärts stehen die Blüten, welche schon ein paar Tage hindurch geöffnet sind. In den zuletzt geöffneten Blüten sind die Antheren bereits mit Pollen bedeckt, die den knieförmig herabgebogenen Griffeln aufliegenden Narben schließen zu einer Keule zusammen und sind noch nicht empfängnisfähig, diese Pflanze ist daher proterandrisch. Auf Seite 329, Fig. 2, ist die Blütentraube des zu den lilienartigen Gewächsen gehörigen *Eremurus caucasicus* abgebildet. Auch da sieht man die obersten Blüten noch im Knospenzustande, die unterhalb dieser Knospen folgenden Blüten haben sich soeben geöffnet, und noch tiefer abwärts folgen dann die älteren Blüten. In den eben erst aufgesprungenen Blüten sind die Antheren noch geschlossen und bieten noch keinen Pollen aus, aber die punktförmige Narbe, welche den bogenförmig aufwärts gerichteten Griffel abschließt, ist bereits belegungsfähig, und diese Pflanze ist daher proterogyn. Sowohl die proterogynne als die proterandrische Dichogamie kann vollkommen und unvollkommen sein. Vollkommen ist sie, wenn die Reife der Narben erst beginnt, nachdem der Pollen aus den zuständigen Antheren bereits durch den Wind oder durch blütenbesuchende Tiere entfernt wurde, so daß er in der gleichen Blüte nicht mehr befruchtend wirken kann, oder wenn die Narbe bereits welk, abgedorrt oder gar abgefallen ist, ehe die Antheren der gleichen Blüte sich öffnen, wie das z. B. bei dem Glaskraut (s. Abbildung, S. 325, Fig. 2—4) der Fall ist. Unvollkommen ist die Dichogamie dann, wenn die Paarungsfähigkeit des einen Geschlechtes noch nicht erloschen ist, ehe jene des anderen Geschlechtes in den Blüten der betreffenden Art beginnt. Die unvollkommene Dichogamie kommt weit häufiger vor als die vollkommene, und zweihäufige Pflanzenarten mit vollkommen dichogamen Blüten gibt es überhaupt nicht: wenn eine solche jemals auftreten sollte, sie müßte alsbald wieder vom Schauplatz verschwinden. Gesezt den Fall, es wüchse irgendwo eine Weidenart mit zweihäufigen, vollkommen proterogynnen Blüten, so könnte bei derselben nur eine Bastardierung stattfinden; die hierdurch zustande kommenden jungen Weidenstöcke wären also größtenteils Bastarde, deren Gestalt mit jener der Stammart nicht mehr übereinstimmte. Die Art selbst würde demnach auf dem Wege der Fruchtbildung keine gleichgestaltete Nachkommenschaft hinterlassen, oder, mit anderen Worten, sie würde aussterben und erlöschen. Die unvollkommene Dichogamie läßt natürlich viele Abstufungen zu. Bei langlebigen Blüten kann der Vorsprung, welchen das eine Geschlecht vor dem anderen voraushat, mehrere Tage dauern, bei kurzlebigen Blüten dagegen kaum auf eine Viertelstunde beschränkt sein. Die Schotengewächse haben samt und sonders proterogynne Blüten. Wenn die Blumenblätter sich auseinanderschieben, so wird in der Mitte der Blüte die bereits belegungsfähige Narbe sichtbar, während die um dieselbe herumstehenden Antheren noch

geschlossen sind. Das dauert aber nur kurze Zeit, alsbald springen auch die Antheren auf, und nun sind beide Geschlechter paarungsfähig. Bei *Lepidium Draba*, *Sisymbrium Sophia* und noch zahlreichen anderen beträgt der Zeitunterschied von dem Augenblick, in dem die Narbe zugänglich wird, bis zu dem Augenblick, wo die Antheren den Pollen auszubieten beginnen, nur 2—5 Stunden. Dasselbe gilt von zahlreichen Sonnenröschen, mohnartigen Gewächsen, Kattun, Ranunkulazeen, Dryadazeen, Asperifoliazeen, Gentianazeen, Eriazeen und Valerianazeen



Unvollkommen dichogame Blüten: 1) *Epilobium angustifolium* mit proteranbrüchigen Blüten; 2) *Eremurus caucasicus* mit proterogynen Blüten. (Zu S. 328.)

(3. *B. Helianthemum alpestre*, *Glaucium luteum*, *Opuntia vulgaris*, *Actaea spicata*, *Adonis vernalis*, *Atragene alpina*, *Clematis Vitalba*, *Potentilla caulescens*, *Cynoglossum pictum*, *Lithospermum arvense*, *Menyanthes trifoliata*, *Arctostaphylos Uva ursi*, *Vaccinium Myrtillus*, *Valerianella dentata*). Selbst die ephemeren und epinykten Blüten zeigen der Mehrzahl nach Dichogamie. Die Blüten der Nachtblume (*Mirabilis Jalappa*) öffnen sich zwischen 7 und 8 Uhr abends; wenn sich der Saum der Blume ausbreitet, so ist die einem kleinen Pinsel vergleichbare Narbe bereits befähigt, Pollen aufzunehmen, aber die Antheren der betreffenden Blüte sind noch sämtlich geschlossen. Erst 10—15 Minuten später sieht man die Antheren ausspringen und ihren Pollen ausbieten. Der Zeitunterschied ist hier so gering, daß er von den meisten Beobachtern vernachlässigt wurde, und daraus erklärt

es sich, daß man solche Blüten gar nicht als dichogam gelten lassen wollte. Aber gerade der Umstand, daß selbst bei ephemeren Blüten die Paarungsfähigkeit der zweierlei Geschlechtsorgane nicht zur selben Zeit eintritt, ist für die Frage nach der Bedeutung der Dichogamie von größter Wichtigkeit, und es muß das hier ganz besonders hervorgehoben werden.

Bei den proterogynen Dichogamen ist es keine Seltenheit, daß sich die für die Aufnahme des Pollens geeignete Narbe schon zu einer Zeit aus der Blüte hervordrängt, wenn die Blumenblätter noch dicht zusammenschließen und die Blüte den Eindruck einer Knospe macht. So verhält es sich mit dem auf S. 372 abgebildeten krausblättrigen Laichkraut (*Potamogeton crispus*), mit den Affodillen (z. B. *Asphodelus albus*), mit den Hainsimsen (z. B. *Luzula nivea*), mit den Rüstern (z. B. *Ulmus campestris*), mit den Wegerichen (z. B. *Plantago media*), mit mehreren Alpenrosen (z. B. *Rhododendron Chamaecistus*), mit *Prunus Myrobalanus*, *Cortusa*, *Deutzia* und noch vielen anderen. Dagegen kennt man zahlreiche proterandrische Dichogamen, aus deren Antheren der Pollen schon zu einer Zeit entbunden wird, wenn sich die Blumenblätter noch in der Knospelage befinden. Öffnet man eine dem Aufspringen nahe Blütenknospe der auf S. 460 abgebildeten *Crucianella stylosa*, so erkennt man sofort, daß die Antheren sich bereits seit geraumer Zeit geöffnet und ihren Pollen unter der Kuppel der geschlossenen Blütenknospe auf die verdickte warzige Außenseite des Griffelendes aufgelagert haben. Auch in den Blüten der winperhaarigen Alpenrose (*Rhododendron hirsutum*) quillt der Pollen schon innerhalb der Blütenknospen aus den Antheren hervor, und bei vielen Korbblütlern, Glockenblumen und Schmetterlingsblütlern wird ähnliches beobachtet.

Ob schon Tausende von Pflanzen mit Rücksicht auf die Dichogamie untersucht wurden, so sind die Erfahrungen doch noch nicht ausreichend, um angeben zu können, ob es mehr proterogyn oder mehr proterandrische Arten gibt. Man wäre selbst bei annähernden Schätzungen in dieser Beziehung der Gefahr ausgesetzt, grobe Irrtümer zu begehen. Namentlich wäre es gefährlich, die Ergebnisse, welche bei der Untersuchung mehrerer Arten einer Gattung oder mehrerer Gattungen einer Familie gewonnen wurden, vorschnell zu verallgemeinern und als maßgebend für die ganze Abteilung hinzustellen; denn tatsächlich enthalten die meisten Pflanzengattungen neben vorherrschend proterogynen Arten immer auch einige proterandrische und umgekehrt. Die lilienartigen Gewächse werden in den meisten botanischen Werken als proterandrisch angegeben; in Wirklichkeit sind aber viele dahin gehörende Gattungen und Arten (*Amaryllis*, *Asphodelus*, *Colchicum*, *Erythronium*, *Leucojum*, *Lilium Martagon*, *Narcissus poëticus*, *Ornithogalum umbellatum*, *Scilla*, *Trillium* usw.) unvollkommen proterogyn. Unter den Doldenpflanzen, welche angeblich alle proterandrisch sein sollen, gibt es eine ganz erkleckliche Zahl proterogynen Gattungen und Arten, wie beispielsweise *Aethusa*, *Astrantia*, *Caucalis*, *Eryngium*, *Hacquetia*, *Pachypleurum*, *Sanicula*, *Scandix* und *Turgenia*. Dasselbe gilt von den Steinbrechen. Die Mehrzahl derselben ist allerdings proterandrisch, aber einige unter ihnen, z. B. *Saxifraga androsacea* und *peltata*, sind ausgesprochen proterogyn. Die großblütigen Arten des Storchschnabels (*Geranium argenteum*, *lividum*, *pratense*, *silvaticum*) sind proterandrisch, die kleinblütigen (*Geranium columbinum*, *lucidum*, *pusillum*, *Robertianum*) sind proterogyn. Aus der Familie der Strofulariaceen sind die Gattungen *Digitalis* und *Pentstemon* proterandrisch, die Gattungen *Linaria*, *Paedotrota*, *Phygelius*, *Scrophularia*, *Veronica* proterogyn. Auch zu den Asperifoliaceen gehören teilweise proterandrische (z. B. *Borago*, *Echium*), teilweise proterogynen Arten (z. B. *Cynoglossum*, *Lithospermum*). Von den Ranunculaceen ist die Gattung *Aconitum* proterandrisch,

während die Gattungen *Adonis*, *Anemone*, *Atragene*, *Clematis* und *Paeonia* proterogyn sind. Aus der Familie der Gentianaeeen ist ein Teil, nämlich *Swertia perennis*, *Gentiana aselepiadea*, *ciliata*, *cruciata*, *Froelichii*, *Pannonica*, *Pneumonanthe*, *punctata* und *prostrata*, proterandrisch, andere, wie *Menyanthes trifoliata*, *Gentiana bavarica*, *germanica*, *tenella*, *rhaetica* und *verna*, proterogyn. Ähnlich verhält es sich auch bei den Erikraceen, Valerianaceen, Polemoniaceen und noch vielen anderen. Ausschließlich proterandrisch sind, soweit bekannt, die Korbblütler, die Glockenblumen, die Lippenblütler, die Malvaceen, die Nessengewächse und die Schmetterlingsblütler, ausschließlich proterogyn die Simsen und Hainsimsen, die Aristolochiaceen und Daphneen, die Kaprifoliaceen, Kugelblumen, Nachtschattengewächse, Rosaceen, Berberidaceen und Schotengewächse.

Es ist hier hinzuzufügen, daß sämtliche Pflanzenarten, deren Zwitterblüten infolge der gegenseitigen Stellung und Lage ihrer beiderlei Geschlechtsorgane oder infolge des Platzwechsels der Antheren und Narben ohnehin auf Kreuzung angewiesen sind, überdies noch dichogam sind, wenn auch die Dichogamie mitunter nur eine sehr kurzdauernde ist.

Zu den dichogamen Pflanzen zählen ferner auch diejenigen, welche schein-zwitterige Blüten tragen. Die Baldriane: *Valeriana dioica*, *polygama* und *tripteris* öffnen auf gleichem Standort ihre schein-zwitterigen Fruchtblüten um 3—5 Tage früher als ihre schein-zwitterigen Pollenblüten, und es sind diese Pflanzen daher ausgesprochen proterogyn. Bei dem Alpenampfer (*Rumex alpinus*) sind die Narben der schein-zwitterigen Fruchtblüten schon 2—3 Tage lang belegungsfähig, ehe noch die Antheren der schein-zwitterigen Pollenblüten und der echten Zwitterblüten an demselben Stoc sich geöffnet haben. Die Giche (*Fraxinus excelsior*) zeigt die Narben der Fruchtblüten schon belegungsfähig, wenn in den danebenstehenden Pollenblüten und Zwitterblüten die Antheren noch sämtlich geschlossen sind. Gewöhnlich entbinden diese letzteren ihren Pollen erst vier Tage später. Sehr auffallend ist auch die Dichogamie jener Gräser, welche reine Pollenblüten neben echten Zwitterblüten tragen, wie z. B. *Anthoxanthum odoratum*, *Hierochloa australis*, *Melica altissima* und *Sesleria coerulea*. Die Antheren verstäuben in den Blüten dieser Pflanzen ihren Pollen immer erst dann, wenn nebenan die Narben schon zwei Tage hindurch belegungsfähig waren. Dasselbe beobachtet man auch bei jenen Korbblütlern, in deren Köpfchen neben echten Zwitterblüten reine Fruchtblüten stehen, und bei denen, welche neben schein-zwitterigen Pollenblüten auch reine Fruchtblüten in dem Köpfchen enthalten. Die Narben der Fruchtblüten sind immer schon belegungsfähig, wenn aus den benachbarten echten Zwitterblüten oder schein-zwitterigen Pollenblüten noch kein Pollen zu haben ist, und zwar dauert das durchschnittlich zwei Tage. Als Beispiele hierfür mögen *Aster alpinus*, *Aronicum glaciale*, *Bellidiastrum Michellii*, *Doronicum cordatum*, *Erigeron alpinum*, *Gnaphalium Leontopodium*, *Tussilago Farfara* und *Calendula officinalis* angeführt sein. Auch jene Lippenblütler, welche an dem einen Stoc nur echte Zwitterblüten, an dem anderen nur schein-zwitterige Fruchtblüten tragen, sind proterogyn. Bei dem Dost (*Origanum vulgare*) zeigen die schein-zwitterigen Fruchtblüten vor den echten Zwitterblüten einen Vorsprung von nicht weniger als acht Tagen, ja selbst darüber. Es muß hierzu nochmals ausdrücklich bemerkt werden, daß die erwähnte Verspätung oder Verspätung nicht etwa durch den schattigen oder sonnigen Standort bedingt ist.

Was die einhäufigen Pflanzen anbelangt, so haben sie sich, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, sämtlich als proterogyn herausgestellt. Die Seggen, Rohrkolben

und Igelkolben (*Carex*, *Typha*, *Sparganium*), die Aroideen mit einhäufigen Blüten, der Mais (*Zea Mays*), die einhäufige Brennessel (*Urtica urens*), das Tausendblatt (*Myriophyllum*), die Becherblume (*Poterium*), die Spitzflette (*Xanthium*), die Eselsgurke (*Echallium Elaterium*), die einhäufigen wolfsmilchartigen Gewächse (*Euphorbia*, *Ricinus*) und insbesondere die Erlen und Birken, die Walnuß und die Platanen, die Küstern und Eichen, die Haseln und Buchen, sie alle sind in der auffallendsten Weise proterogyn. Bei den meisten dieser Pflanzen, zumal den zuletztgenannten Bäumen und Sträuchern, wird der stäubende Pollen immer erst aus den Antheren entbunden, nachdem die Narben an demselben Stöcke schon 2—3 Tage hindurch belegungsfähig waren. Bisweilen ist dieser Unterschied in der Geschlechtsreife aber auch noch größer. Bei der Grün- oder Alpenerle (*Alnus viridis*) beträgt er 4—5 Tage und bei dem kleinen Rohrkolben (*Typha minima*) sogar neun Tage. Auch die zweihäufigen Pflanzen sind der Mehrzahl nach proterogyn. In den ausgedehnten Weidenbeständen an den Ufern unserer Flüsse sieht man bisweilen einzelne Arten durch Tausende von Sträuchern vertreten. Ein Teil derselben trägt Pollenblüten, der andere Fruchtblüten. Sie wachsen auf demselben Boden, sind in gleicher Weise der Besonnung ausgesetzt und werden von denselben Luftströmungen bestrichen, und trotz dieser gleichen äußeren Einflüsse eilen die Stöcke mit Fruchtblüten ihren Nachbarn mit Pollenblüten deutlich voraus. Die Narben der Mandelweide (*Salix amygdalina*) sind schon 2—3 Tage hindurch belegungsfähig, und dennoch hat sich weit und breit noch keine einzige Anthere dieser Weidenart geöffnet. Dasselbe gilt von der Purpurweide, der Korbweide, der Bruchweide usw. Auch bei den niedrigen Alpenweiden (*Salix herbacea*, *retusa*, *reticulata*) beobachtet man diese Erscheinung; doch ist dort der Unterschied in der Zeit gewöhnlich nur auf einen Tag beschränkt. Wenn man die zahllosen Stöcke des Hanfes (*Cannabis sativa*), die aus dem auf ebenem Ackerlande gesäten Samen dicht nebeneinander aufwachsen, im Hochsommer betrachtet, so fällt es auf, daß an den meisten Stauden, welche Fruchtblüten tragen, die Narben schon belegungsfähig erscheinen, obschon noch keine einzige Pollenblüte sich geöffnet hat. Erst 4—5 Tage, nachdem die mit Fruchtblüten beladenen Stöcke zu blühen begannen, öffnen sich an den benachbarten Stöcken auch die Pollenblüten, und der Wind schüttelt dann aus den pendelnden Antheren den stäubenden Pollen aus. Bei dem Bingelkraut, zumal den ausdauernden Arten dieser Gattung (*Mercurialis ovata* und *perennis*), welche im Grund unserer Wälder in kleinen Beständen wachsen, und zwar so, daß nahe nebeneinander über demselben Erdreiche Stöcke mit Fruchtblüten und solche mit Pollenblüten abwechseln, werden die Narben wenigstens zwei Tage vor dem Ausstäuben des Pollens belegungsfähig. Dasselbe wurde auch beim Hopfen (*Humulus Lupulus*) und noch vielen anderen zweihäufigen Pflanzen beobachtet.

Alle diese Tatsachen sind für die Frage nach der Bedeutung der Kreuzung von größter Wichtigkeit. Wenn man die ungleichzeitige Geschlechtsreife nur bei den Pflanzenarten beobachten würde, welche echte Zwitterblüten tragen, so könnte die Dichogamie lediglich als eine Bervollständigung der Einrichtungen zur Verhinderung der Selbstbestäubung oder Autogamie angesehen werden. So z. B. macht es die gegenseitige Stellung der Antheren und Narben in der Blüte des Dreizackes (*Triglochin*; s. Abbildung, S. 373) nahezu unmöglich, daß Pollen auf die Narbe derselben Blüte kommt; aber ganz ausgeschlossen wäre diese Möglichkeit denn doch nicht, wenn die Antheren zur selben Zeit ihren Pollen entbinden würden, in der die Narben belegungsfähig sind. Wenn aber in den Blüten des Dreizackes die Narben zur Zeit des Ausstäubens schon ganz vertrocknet sind, so ist die Autogamie gänzlich ausgeschlossen, und insofern würde also die

Dichogamie eine Vervollständigung der erwähnten Einrichtungen sein. Solche Fälle von vollkommener Dichogamie, wie sie bei dem Dreizack, dem Glaskraut, dem Studentenröschen usw. vorkommen, sind aber verhältnismäßig selten, und auf die übergroße Zahl der unvollkommen dichogamen Zwitterblüten würde diese Erklärung nicht zutreffen. Noch weniger würde sie auf die einhäufigen und zweihäufigen Pflanzen passen, bei denen ebenfalls Dichogamie vorkommt. Bei diesen kann ja von einer Autogamie oder Selbstbestäubung überhaupt nicht die Rede sein.

Läßt sich das Bestehen der Dichogamie neben Einrichtungen von gleichem Erfolge nicht bis zur vollen Einsicht begründen, so ist es wohl von Interesse, darauf hinzuweisen, daß der Dichogamie noch ein ganz besonderer Erfolg zukommt. Der Leser sei eingeladen, zunächst eines der Weidengehölze zu betreten, welches im vorhergehenden kurz geschildert wurde. Die Purpurweide (*Salix purpurea*) beginnt gerade zu blühen. Die Fruchtblüten derselben zeigen bereits belegungsfähige Narben, aber die Pollenblüten sind noch in der Entwicklung zurück, und es ist noch keine einzige Anthere derselben geöffnet. Dagegen stehen die Pollenblüten bei der Korbweide (*Salix viminalis*), welche untermischt mit der Purpurweide in demselben Bestande wächst, auf dem Höhepunkte der Entwicklung. Pollen der Korbweide ist in Hülle und Fülle zu haben. Durch den Duft und die Farbe der Blütenkätzchen angelockt, haben sich zahlreiche Bienen eingestellt, schwirren von Strauch zu Strauch, saugen Honig und sammeln Pollen. Sie sind bei dieser Arbeit nicht wählerisch und beschränken sich nicht auf eine einzige Art, sondern fliegen ebensogern zur Purpurweide wie zur Korbweide, und wenn noch andere Weidenarten vorhanden sein sollten, auch noch zu diesen. Wenn jetzt eine Biene zu den Fruchtblüten der Purpurweide kommt, um dort Honig zu saugen, und wenn diese Biene mit Pollen bedeckt ist, den sie von einem kurz vorher besuchten anderen Weidenstrauch abgestreift und aufgeladen hat, so kann dieser Pollen nur von der Korbweide, der Lorbeerweide, der Salweide oder irgendeiner anderen Art herkommen, deren Pollenblüten in der Entwicklung bereits so weit vorgeschritten sind, daß von ihnen Pollen zu haben ist; von der Purpurweide kann dieser Pollen nicht herkommen, weil sich in der ganzen Gegend noch keine einzige Anthere dieser Weidenart geöffnet hat. Indem aber die Narben der Purpurweide mit dem Pollen der Korbweide belegt werden, findet eine Kreuzung zweier Arten oder Bastardierung statt. Erst zwei oder drei Tage später kann auch eine Kreuzung gleicher Arten vollzogen werden; denn nun haben sich auch aus den Pollenblüten der Purpurweide die Antheren vorgeschoben, sich weit geöffnet und bieten den entbundenen Pollen den besuchenden Insekten an. Diese säumen auch nicht, die zugänglich gewordenen Pollenblüten der Purpurweide zu besuchen, streifen dort Pollen ab und übertragen ihn auf die noch immer belegungsfähigen Narben derselben Art. Bei Beginn des Blühens ist also bei der genannten Weide infolge der Dichogamie nur eine Kreuzung verschiedener Arten und erst später eine Kreuzung gleicher Arten möglich. So verhält es sich selbstverständlich bei allen anderen Weiden und überhaupt bei sämtlichen zweihäufigen Gewächsen, deren Blüten unvollkommen protogyn sind. Daß die geschilderten Vorgänge bei den Weiden wirklich eintreten, beweist die große Menge vorhandener Weidenbastarde.

Um zu zeigen, daß sich an den einhäufigen Pflanzen dieselben Vorgänge abspielen, betreten wir den Rand eines Moores, auf welchem zahlreiche einhäufige Niedgräser oder Seggen (*Carex*) den Grund des Pflanzenteppichs bilden. Die verschiedensten Arten stehen daselbst in bunter Abwechslung nebeneinander. Hier am Saume der dunkeln Wassertümpel *Carex acutiformis*, *filiformis*, *riparia*, *vesicaria*, *paniculata*, dort auf der sich anschließenden

sumpfigen Wiesenfläche *Carex flava*, *canescens*, *glauca*, *Hornschuchiana* und noch viele andere. Diese Niedgräser blühen nicht alle zu gleicher Zeit, sondern die einen kommen etwas früher, die anderen etwas später an die Reihe, und dabei trifft es sich, daß die einen gerade dann aufblühen, wenn bei den anderen die Blüten den Höhepunkt der Entwicklung erreicht haben und bei einer dritten Gruppe die Blüten schon zur Reife gehen. Sämtliche einhäufige Niedgräser sind proterogyn. Die Narben sind schon 2—3 Tage belegungsfähig, haben sich sämtlich weit über die Deckschuppen vorgeschoben und erscheinen so gestellt, daß der von Luftströmungen herbeigetragene Pollen an ihnen hängenbleiben muß. Noch immer sind aber die Antheren der Pollenblüten der betreffenden Art nicht geöffnet. Da ist es wohl selbstverständlich, daß die Narben im Verlaufe des ersten und zweiten Tages häufig mit dem Pollen anderer, früher aufgeblühter Arten belegt werden; denn da die Antheren dieser schon früher aufgeblühten Arten bereits geöffnet sind, so wird jeder Windstoß den Pollen aus ihnen ausschütteln, denselben über das Moor hinwegwehen und alles bestäuben, was eben bestäubungsfähig ist. Der Blütenstaub, welcher sich später aus den über und neben den belegungsfähigen Narben stehenden Pollenblüten entbindet, kann, entsprechend seiner späteren Reife, erst in zweiter Linie aufgenommen werden. Demnach ist die unvollkommene Dichogamie auch bei den Pflanzen mit einhäufigen Blüten die Ursache, wenn außer Kreuzung gleicher Arten später Bastardbildung stattfindet.

Bekanntlich blühen selbst unter gleichen äußeren Verhältnissen nicht alle Stöcke einer Art an demselben Tag auf, und dieser Umstand ist hier insofern beachtenswert, als man daran denken könnte, daß die früher aufblühenden Stöcke einer Art den Pollen für die Narben der später aufblühenden Stöcke derselben Art liefern. Das ist auch gewiß sehr oft der Fall, aber ebenso gewiß ist, daß die Narben des allerersten zur Blüte kommenden Stockes einer proterogynen Art zunächst nur mit Pollen anderer noch früher blühender Arten belegt werden können und tatsächlich belegt werden, so daß also an der früher zum Ausdruck gebrachten Schlußfolgerung nichts geändert zu werden braucht.

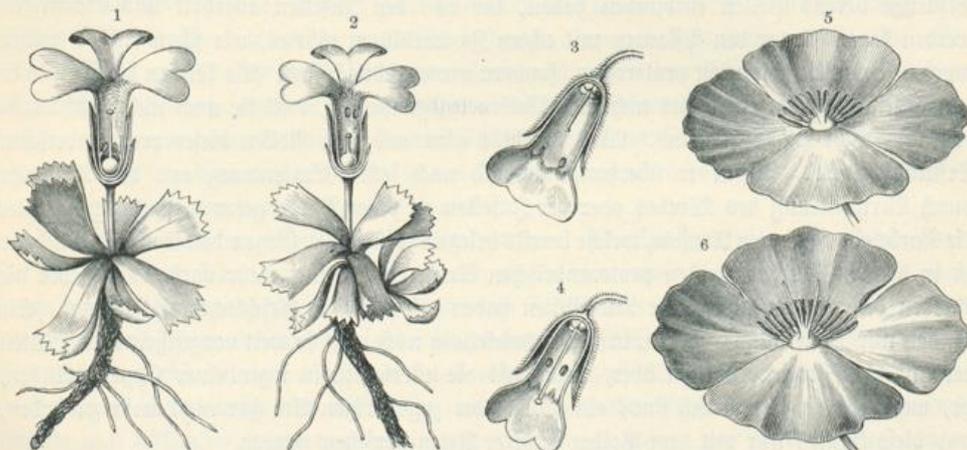
Da sich die Pflanzen mit scheinzwittrigen Blüten in betreff der Übertragung des Pollens ganz so wie zweihäufige und einhäufige verhalten, so läßt sich erwarten, daß bei ihnen der Dichogamie dieselbe Bedeutung zukommt, welche soeben erörtert wurde. Die hohen Ampferstauden aus der Gruppe *Lapathum*, namentlich *Rumex alpinus*, *nemorosus* und *obtusifolius*, tragen in ihren Rippen vorwaltend scheinzwittrige Fruchtblüten, scheinzwittrige Pollenblüten und neben diesen spärliche echte Zwitterblüten. Mag man was immer für einen Stock in Augenschein nehmen, stets findet man an demselben die Narben den Antheren in der Entwicklung bedeutend vorausgeeilt. Die Narben sind schon belegungsfähig, die Antheren noch geschlossen. Unter solchen Verhältnissen können die ersten Blüten eines Stockes, seien sie nun Scheinzwittr oder echte Zwitter, den Pollen nur von anderen Stöcken, welche schon mehrere Tage in Blüte stehen, und aus deren bereits geöffneten pendelnden Antheren der Wind den Pollen herausbläst, erhalten. Und mag auch angenommen werden, daß von den 100 Stöcken des *Rumex obtusifolius*, welche irgendwo einen kleinen Bestand bilden, nicht alle zu gleicher Zeit aufblühen und infolgedessen unzählige Kreuzungen zwischen den Blüten der benachbarten, zu derselben Art gehörigen Individuen stattfinden, die ersten belegungsfähig gewordenen Narben des im stundenweiten Umkreis am frühesten blühenden Stockes von *Rumex obtusifolius* können ein paar Tage hindurch nur Pollen von anderen Ampferarten erhalten, und es kann daher in der allerersten Zeit des Blühens bei *Rumex obtusifolius* eine Bastardierung stattfinden. Diese

Beispiele ließen sich noch vermehren, aus ihnen geht hervor, daß die unvollkommene Dichogamie ganz besonders für die Entstehung von Bastarden von Bedeutung ist.

Was die Pflanzen mit echten Zwitterblüten anbelangt, so wiederholt sich bei ihnen daselbe Spiel. Wenn eine Art protrogyn ist, wie z. B. die offenblumige Küchenwelle *Pulsatilla patens*, so können die Erstlinge ihrer Blüten keinen Pollen aus den zuständigen Antheren erhalten, weil ein solcher in der ganzen von *Pulsatilla patens* bewohnten Gegend noch nicht zu haben ist; wohl aber wäre es möglich, daß sie mit dem Pollen anderer, ebendort wachsender und früher aufgeblühter Arten der Gattung Küchenwelle versehen werden. Das gilt selbstverständlich nur für die Anfangszeit des Blühens und nur für jene Stöcke der betreffenden Art, welche in einer bestimmten Gegend als die ersten ihre Blüte entfalten; denn bei den später aufblühenden kommt es ebensogut auch zu einer normalen Kreuzung, weil dann die Erstlinge bereits Pollen entbunden haben, der von den Insekten abgeholt und übertragen werden kann. Unter den Pflanzen mit echten Zwitterblüten gibt es, wie schon früher erzählt wurde, sehr viele, die nicht protrogyn, sondern protogyn sind. Da können die Narben in den Erstlingsblüten einer Art nicht mit Pollen belegt werden, weil sie noch nicht geschlechtsreif und nicht zugänglich sind. Was geschieht aber mit dem Pollen dieser protogynen Erstlingsblüten? Wenn er überhaupt alsbald nach seiner Entbindung aus den Antheren durch Vermittelung des Windes oder der Insekten zu einer Narbe gelangt, so kann das nur die Narbe einer anderen Art sein, welche bereits belegungsfähig ist. Gegen das Ende des Blühens ist in den Blüten der meisten protogynen Arten kein Pollen mehr vorhanden, aber die Narben dieser Nachzügler unter den Blüten haben erst jetzt ihre Geschlechtsreife erlangt. Sie können nur Pollen aus anderen, in der Entwicklung noch nicht so weit vorgeschrittenen Blüten bekommen. Für jene Blüten aber, welche als die allerletzten in irgendeiner Gegend blühen, ist, wenn sie protogyn sind, ein Pollen der zugehörigen Art gar nicht mehr zu haben, und diese können nur mit dem Pollen anderer Arten versehen werden.

Ein eigentümliches Verhalten zeigen die Pflanzenarten, welche man heterostyl genannt hat. Mehrere *Gentiana*-Arten (z. B. *Mentha trifoliata*, *Gentiana rhaetica* und *germanica*), die verschiedenen Arten des Bergflachs (*Thesium*), zahlreiche *Primula*-Arten (z. B. *Androsace*, *Aretia*, *Gregoria*, *Hottonia*, *Primula*; s. Abbildung, S. 336 und 337, Fig. 1 und 2), desgleichen viele *Asperifolia*-Arten (z. B. *Myosotis*, *Mertensia*, *Pulmonaria*; s. Abbildung, S. 336, Fig. 3 und 4) und verschiedene andere tragen an dem einen Stocke Blüten mit verhältnismäßig kurzem Griffel, und es stehen in diesen Blüten die Antheren oberhalb der Narbe; an einem anderen Stock entwickeln dieselben Pflanzenarten nur Blüten mit verhältnismäßig langem Griffel, und in solchen Blüten stehen die Antheren unterhalb der Narbe. Im Beginn des Blühens können die Narben solcher Blüten weder aus den über, noch aus den unter ihnen stehenden Antheren Pollen von selbst erhalten. Dagegen wird zu dieser Zeit ein Insekt, welches bei dem Einführen seines Rüssels in eine kurzgriffelige Blüte die um den Schlund der Blumenkrone herumstehenden Antheren streift und sich dabei Pollen aufladet, diesen Pollen bei dem darauffolgenden Einfahren in eine langgriffelige Blüte pünktlich auf die Narbe bringen, weil ja diese Narbe genau in derselben Höhe der Blüte steht wie der Antherenkreis in der kurzgriffeligen Blüte. Daß auch umgekehrt der Pollen, welcher in der Mittelhöhe der Kronenröhre einer langgriffeligen Blüte an den Rüssel eines honigsaugenden Insektes angeklebt wurde, bei dem folgenden Besuch einer kurzgriffeligen Blüte an die Narbe des bis zu derselben Höhe emporragenden Griffels abgestreift wird, braucht kaum ausführlicher geschildert

zu werden. Es genügt, hier zu erwähnen, daß es auch Pflanzen gibt, deren Narben und Antheren dreierlei Guppierungen zeigen, daß z. B. bei dem Weiderich (*Lythrum Salicaria*) die Blüten des einen Stockes lange, die des zweiten Stockes mittlere und die des dritten Stockes kurze Griffel haben, und daß die in zwei Kreisen geordneten Antheren bei dieser Pflanze in den langgriffeligen Blüten unterhalb der Narben zu stehen kommen, während in den mittelgriffeligen Blüten die Antheren einen Kreis oberhalb und einen unterhalb der Narben bilden und in den kurzgriffeligen Blüten beide Antherenkreise über die Narben gestellt sind. Ebenso soll hier auch nur in Kürze darauf hingewiesen werden, daß die unten abgebildete *Eschscholtzia* in ihren Blüten ungleichlange Griffel entwickelt, nämlich in einigen durch bedeutenderen Umfang ausgezeichneten Blüten zwei längere und zwei kürzere, von denen die ersteren ihren Pollen von anderen Blüten erhalten und auf Kreuzung berechnet sind, während

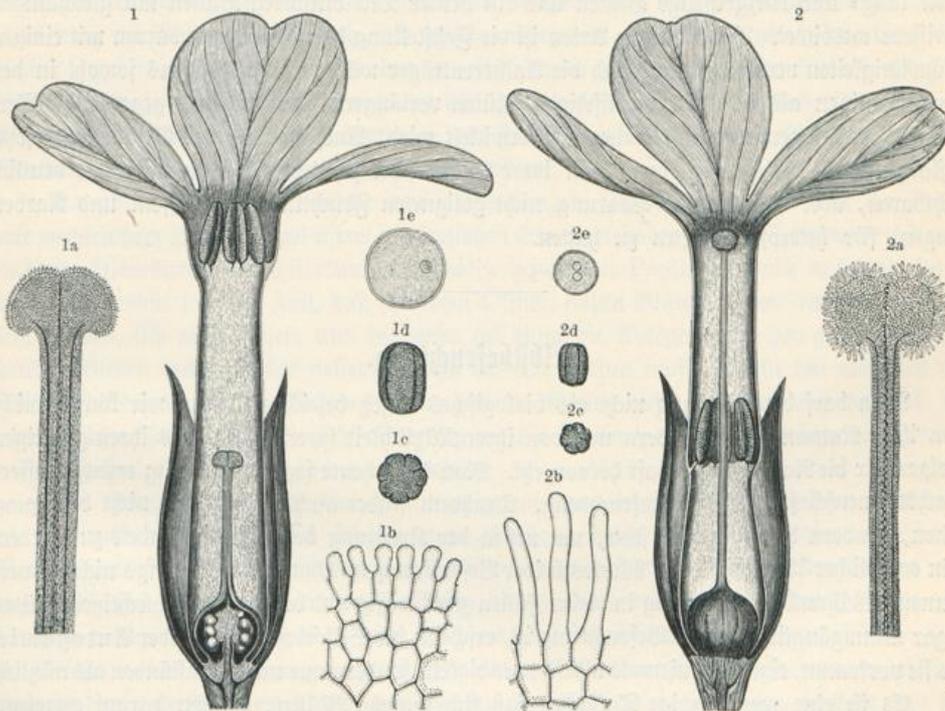


Heterostyle Blüten: 1) Stock von *Primula minima* mit einer langgriffeligen Blüte, 2) Stock derselben Pflanzenart mit einer kurzgriffeligen Blüte; 3) kurzgriffelige, 4) langgriffelige Blüte der *Pulmonaria officinalis*; 5) kurzgriffelige, 6) langgriffelige Blüte der *Eschscholtzia californica*. Sämtliche Figuren in natürl. Größe. (Zu S. 335 und 336.)

die letzteren mit dem Pollen aus den dicht neben ihnen stehenden Antheren belegt werden (s. obenstehende Abbildung, Fig. 6), und dann noch in den anderen, etwas kleineren Blüten vier Griffel, die sämtlich so kurz sind, daß sie über die den Pollen liefernden Antheren nicht hinausragen (s. Fig. 5). Von den merkwürdigen Ranunculazeen und Dryadazeen (*Anemone baldensis*, *Pulsatilla alpina*, *vernalis*, *Ranunculus alpestris*, *glacialis*, *Geum montanum*, *repens* usw.), welche neben den scheinzwittrigen Pollenblüten zweierlei Zwitterblüten entwickeln: solche mit großen Fruchtköpfchen und kurzen wenigen Pollenblättern und solche mit kleinen Fruchtköpfchen und längeren zahlreichen Pollenblättern, soll hier nur so viel erwähnt sein, daß die ersteren auf Kreuzung, die letzteren auf Autogamie berechnet sind.

Bei den heterostylen Blüten scheint die Möglichkeit der Selbstbefruchtung dadurch gegeben, daß in der kurzgriffeligen Blüte der Pollen einfach aus den höherstehenden Antheren auf die Narbe herunterfiel. Aber hier ist in eigentümlicher Weise dafür gesorgt, daß dies keinen Erfolg habe, weil bei vielen heterostylen Blüten die Größe, manchmal auch die Farbe der Pollenkörner verschieden ist und in Übereinstimmung steht mit der Größe der Narbenpapillen von Griffeln gleicher Höhe wie die pollenliefernden Antheren. Es passen also nur Pollenkörner aus tieferstehenden Antheren zu kurzen Griffeln und Pollenkörner aus hochstehenden Antheren zu

langen Griffeln. So sind z. B. beim Weiderich die trockenen Pollenzellen der langen Pollenblätter grünlich, 30—38 Mikromillimeter lang und 20—60 Mikrom. breit, jene der mittleren sind gelblich, 23—26 Mikrom. lang und 13—16 Mikrom. breit, und jene der kurzen sind auch gelblich, aber 20—25 Mikrom. lang und 11—13 Mikrom. breit. Bei der Frühlingsprimel (*Primula officinalis*) zeigen die Pollenzellen aus den Antheren der hoch oben an der Mündung der Kronenröhre eingefügten Pollenblätter, welche für die Narben langer Griffel bestimmt sind, einen Durchmesser von 30, dagegen die Pollenzellen aus den Antheren der tief



Heterostylie bei *Primula elatior* (nach Kun): 1) Längsschnitt durch die kurzgriffelige Blüte, 1a) oberer Teil des Griffels und der Narbe mit kurzen Papillen, 1b) Narbepapillen, vergrößert, 1c) trockenes Pollenkorn, welches größer ist als bei der langgriffeligen Form, 1d) dasselbe von der Seite, 1e) in Wasser liegend; 2) Längsschnitt durch die langgriffelige Blüte, 2a) oberer Teil des Griffels und der Narbe mit langen Papillen, 2b) Narbepapillen, stärker vergrößert, 2c) trockenes Pollenkorn, 2d) dasselbe von der Seite, 2e) in Wasser liegend. (Zu S. 335—337.)

unten in der Kronenröhre eingefügten Pollenblätter, welche für die Narben der kurzen Griffel bestimmt sind, einen Durchmesser von 20 Mikromillimeter. Die Übertragung des Pollens aus den Antheren einer kurzgriffeligen Blüte auf die Narbe einer langgriffeligen Blüte oder jenes aus den Antheren einer langgriffeligen Blüte auf die Narbe einer kurzgriffeligen ist von bestem Erfolge begleitet; die anderen Verbindungen, so insbesondere jene des Pollens aus den Antheren einer langgriffeligen mit den Narben einer anderen langgriffeligen Blüte oder des Pollens aus den Antheren einer kurzgriffeligen mit den Narben einer anderen kurzgriffeligen Blüte, haben nur geringen oder manchmal auch gar keinen Erfolg.

Es erübrigt nur noch zu bemerken, daß die Zahl der Pflanzenarten mit heterostylen Blüten weit größer ist, als in früherer Zeit angenommen wurde. Man kennt gegenwärtig dergleichen Arten aus den Familien der Asperifoliaceen, Kaprifoliaceen, Karyophyllaceen,

Rolchifazeen, Krassulazeen, Crifazeen, Gentianazeen, Globulariazeen, Fridazeen, Linazeen, Lythrazeen, Onagrazeen, Oxalidazeen, Papaverazeen, Plantaginazeen, Plumbaginazeen, Polygonazeen, Primulazeen, Oleazeen, Nubiazeen, Santalazeen, Solanazeen und Valerianazeen, und es ist wahrscheinlich, daß diese Liste bei eingehenderen Untersuchungen zumal tropischer Gewächse noch erheblich erweitert werden wird. In den meisten Fällen bringen die Arten einer Gattung nur zweierlei Blütenformen hervor. Es gibt aber auch Gattungen, wie z. B. *Linum* und *Oxalis*, von welchen ein Teil der Arten lang-, mittel- und kurzgriffelige, ein anderer Teil lang- und kurzgriffelige Blüten und ein dritter Teil durchweg Blüten mit gleichlangen Griffeln ausbildet. Bei manchen Arten ist die Feststellung der Heterostylie darum mit einigen Schwierigkeiten verbunden, weil sich die Antherenträger während des Blühens sowohl in den langgriffeligen als in den kurzgriffeligen Blüten verlängern, wodurch das gegenseitige Verhältnis der Längenmaße außerordentlich verwickelt wird. Auch ist man der Gefahr ausgesetzt, Pflanzenarten, welche auf einem Teil ihrer Stöcke scheinzwittrige Blüten mit zwar deutlich sichtbaren, aber dennoch zur Paarung nicht geeigneten Fruchtknoten, Griffeln und Narben tragen, für heterostyle Arten zu halten.

### Selbstbefruchtung.

Man darf die Kreuzung nicht als biologisches Gesetz bezeichnen, denn wir können nicht von ihrer Notwendigkeit, sondern nur von ihrer Nützlichkeit sprechen, die aus ihren günstigen Folgen für die Nachkommenschaft hervorgeht. Man kann heute sagen, Kreuzung erzeugt bessere Nachkommenschaft als Selbstbefruchtung. Trotzdem findet auch diese letztere nicht bloß ganz selten, sondern häufig genug statt, um neben der Kreuzung besonders behandelt zu werden. Ein erheblicher Unterschied des Wertes beider Befruchtungsmethoden ist allerdings nicht zu verkennen. Während die Kreuzung in vielen Fällen zweckmäßig und bei den eingeschlechtigen Blüten sogar unumgänglich für eine Befruchtung ist, erscheint die Selbstbefruchtung oder Autogamie, wo sie vorkommt, eigentlich niemals als Notwendigkeit, sondern nur unter Umständen als nützlich.

Es ist eine merkwürdige Tatsache, daß sich manche Blüten, obgleich darauf angelegt, durch Vermittelung der Insekten gekreuzt zu werden, gar nicht öffnen, wenn der Besuch der betreffenden Tiere wegen ungünstiger äußerer Bedingungen nicht erwartet werden kann. In den Gebirgsgegenden der gemäßigten Zonen kommt es häufig vor, daß dann, wenn die Blüten nahe daran sind, sich zu öffnen, Regenwetter eintritt, welches wochenlang beharrlich anhält. Die Bienen, Hummeln, Falter und Fliegen haben sich in ihre Baue und Schlupfwinkel zurückgezogen und müssen den Besuch der Blüten längere Zeit unterbrechen. Das Wachstum der Pflanzen ist aber während dieser Zeit nicht gänzlich aufgehalten; auch in den Blüten schreitet bei entsprechender Temperatur die Entwicklung ruhig fort; das Narbengewebe wird belegungsfähig, die Antheren erlangen ihre Reife, springen auf und entlassen ihren Pollen; aber noch immer hat kein Sonnenstrahl das Gewölk durchbrochen; es regnet fort, und die Insekten bleiben in ihren regensicheren Verstecken verborgen. Unter solchen Umständen findet auch eine Öffnung der Blütenpforte nicht statt; es kommt in der geschlossenen bleibenden Blüte zur Autogamie, und die Vorrichtungen, durch welche eine Kreuzung hätte erzielt werden können, kommen nicht zur Wirksamkeit. So verhält es sich z. B. bei *Alsine rubra*, *Anagallis phoenicea*, *Arabis coerulea*, *Azalea procumbens*, *Calandrinia compressa*,

*Centunculus minimus*, *Drosera longifolia*, *Gagea lutea*, *Gentiana glacialis* und *prostrata*, *Hypocotyle pendulum*, *Hypericum humifusum*, *Lepidium sativum*, *Montia fontana*, *Oxalis corniculata* und *stricta*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Portulaca oleracea*, *Sagina saxatilis*, *Silene noctiflora*, *Sisyrinchium anceps*, *Spergula arvensis*, *Stellera Passerina*, *Veronica alpina*, Pflanzen der verschiedensten Standorte, die aber einzeln miteinander gemein haben, nämlich, daß ihre Blüten, auch wenn sie sich öffnen, nur von kurzer Dauer sind. Bei Pflanzen mit langlebigen Blüten ist es nicht selten, daß sich bei andauerndem Regenwetter die Autogamie in der geschlossenen Blüte vollzieht, daß aber nachträglich bei günstiger Witterung die Blumenblätter doch noch auseinandergehen und dadurch wenigstens die Möglichkeit gegeben wird, daß Insekten den zur Autogamie nicht verwendeten Pollen abholen. Als Beispiele, bei welchen diese Einrichtung häufig beobachtet wird, könnten das wimperhaarige Alpenröschen (*Rhododendron hirsutum*), der Fieberklee (*Menyanthes trifoliata*) und der Teufelszwirn (*Cuscuta europaea*) genannt werden.

Es gibt auch Pflanzen, welche in Wasserlachen, in Tümpeln und am Ufer der Teiche mit wechselndem Wasserpiegel ihren gewöhnlichen Standort haben, wie beispielsweise *Alisma natans*, *Illecebrum verticillatum*, *Limosella aquatica*, *Peplis Portula* und *Subularia aquatica*, welche für den Fall, daß ihre dem Öffnen nahen Blütenknospen unter Wasser gesetzt werden, sich nicht öffnen, und bei denen sich dann die Autogamie in den geschlossenen Blüten unter Wasser vollzieht, wozu bemerkt werden muß, daß in den mit Luft erfüllten Innenraum solcher Blüten das umgebende Wasser nicht eindringt und demnach der merkwürdige Fall vorliegt, daß die Übertragung des Pollens auf die zuständige Narbe zwar unter Wasser, aber dennoch in der Luft erfolgt.

Bei einigen Knöterichen (*Polygonum Hydropiper*, *minus* und *mite*) kann man auch die Beobachtung machen, daß sich an jenen Stöcken, welche vereinzelt wachsen, und deren sämtliche mit Blüten besetzte Zweige dem Sonnenlicht ausgesetzt und den Insekten sichtbar und zugänglich sind, alle Blüten öffnen, daß aber dann, wenn von derselben Art Hunderte von Stöcken dichtgedrängt beisammenstehen, nur ein Teil der Blüten die Perigone öffnet. Nur die Blüten an den aufrechten Zweigen solcher Stöcke erschließen sich den besuchenden Insekten, jene an den untersten, dem Boden aufliegenden Zweigen, welche beschattet, versteckt und für die Insekten nicht leicht zu erreichen sind, bleiben geschlossen. Also hier erscheint die Selbstbefruchtung als eine zweckmäßige Einrichtung zur Überwindung gelegentlicher ungünstiger Lebensbedingungen, und daher vollzieht sich auch hier die Autogamie mit sichtlichem Erfolge. Ähnliches wird von der tropischen *Myrmecodia tuberosa* angegeben, in deren kleinen, porzellanweißen, stets vollkommen geschlossen bleibenden Blumen nur Autogamie stattfindet, und welche dennoch reichliche keimfähige Samen erzeugen.

Solche Pflanzen bilden den Übergang von denjenigen, welche sich öffnen und zur Kreuzung bestimmt sind, zu solchen, welche überhaupt ganz geschlossen bleiben, und in welchen Autogamie stattfinden muß. Die letzteren Blüten hat man Kleistogame Blüten (*κλειστος* [kleistos] = verschließbar; *γαμεω* [gamein] = heiraten) genannt und von denselben eine Reihe sehr merkwürdiger Formen unterschieden. Ein gemeinsames Merkmal derselben ist die Verkümmerng oder das gänzliche Fehlschlagen jener Blumenblätter, welche durch ihren Duft, ihre Farbe und ihren Honig die Insekten zum Besuch anlocken könnten. Was von Blumenblättern ausgebildet wird, hat nur die Bedeutung einer Hülle, unter deren Schutz die Samenanlagen und Narben, die Antheren und der Pollen ihre Geschlechtsreise

erlangen und sich miteinander verbinden können. In manchen Fällen ist keine Spur einer Blumenkrone zu sehen, nur grüne Kelchblätter sind entwickelt, welche fest zusammenschließen und die Pollenblätter und Stempel wie ein Hohlkegel umgeben. So findet man z. B. bei der in den Laubwäldern Krains häufigen *Aremonia agrimonioides* kleistogame Blüten im Umfange von 2—3 mm, in welchen vom Rande der frugförmig vertieften Scheibe Pollenblätter und Kelchblätter ausgehen, aber die Kronenblätter vollständig fehlen. In anderen Fällen sind die Kronenblätter zwar vorhanden, bleiben aber klein und von grünlichweißer Farbe. Gerade diejenigen Teile der Krone, welche in offenen Blüten durch ihre Gestalt und ihren Farbenschmelz am meisten auffallen, sind hier verkümmert. So ist in den kleistogamen Blüten mehrerer Veilchen das gespornte Blumenblatt, welches in den offenen Blüten am meisten in die Augen fällt, kaum mehr zu erkennen; die Platte desselben ist im Umriss eiförmig, auch erscheint sie eingerollt und bildet einen über die Antheren und die Narbe gestülpten Hohlkegel. Die Antheren sind in den kleistogamen Blüten gewöhnlich so gestellt, daß der zur Reife gekommene und aus den aufgesprungenen Fächern hervordringende Pollen unmittelbar mit der Narbe in Berührung kommt. Mitunter besteht zwar ein winziger Abstand zwischen dem an den Antherenfächern haftenden Pollen und der zuständigen Narbe, aber dann treiben aus den Pollenzellen Schläuche in der Richtung der Narbe hervor, welche sich an die Papillen der Narbe anlegen und von dort ihren weiteren Weg zu den Samenanlagen nehmen. In den kleistogamen Blüten einer Taubnessel (*Lamium amplexicaule*) hat man auch gesehen, daß sich die Antheren nicht öffnen, daß aber dennoch Pollenschläuche aus den Pollenzellen hervortreten, welche die Antherenwand durchbrechen und zu den Narben hinwachsen. Betrachtet man eine solche kleistogame Blüte, nachdem sich in ihr die Autogamie vollzogen hat, so könnte man beim ersten Anblick glauben, die Antheren seien mit den Narben verwachsen, da die Pollenschläuche eine ziemlich feste Verbindung mit der Narbe herstellen.

Es wurde bereits erwähnt, daß alle Pflanzenarten, welche kleistogame Blüten hervorbringen, neben diesen auch noch andere mit geöffneter Blumen entwickeln. Der Mehrzahl nach sind diese letzteren durch Form, Farbe und Duft sehr auffallend. Sie erscheinen auf den Besuch von Tieren berechnet, welche Kreuzungen vermitteln sollen. Merkwürdigerweise fehlen aber diesen offenen Blüten jene Einrichtungen, welche für den Fall ausbleibenden Insektenbesuches zur Autogamie führen. Auf Grund solcher Erfahrungen ist man wohl berechtigt, anzunehmen, daß hier eine Art Teilung der Arbeit stattgefunden hat, insofern als die Aufgaben, welche bei den meisten Pflanzen nur von einer Form der Zwitterblüten gelöst werden, hier zweierlei Zwitterblüten zugeteilt sind: die Kreuzung den sich öffnenden, die Autogamie den geschlossen bleibenden.

Unter Gräsern, Binjen, Simsen und ähnlichen Pflanzen, deren Zwitterblüten stäubenden Pollen entwickeln, sind nur wenige Arten mit kleistogamen Blüten bekannt. Das am längsten bekannte Beispiel ist wohl *Oryza clandestina*, ein mit der Reisypflanze verwandtes, weitverbreitetes Sumpfgas, welches in seinen Rispen vorwiegend geschlossen bleibende, auf Autogamie angewiesene und nur an den obersten Verzweigungen einige wenige sich öffnende Blüten entwickelt, die durch Vermittelung des Windes gekreuzt werden können. Desto größer ist die Zahl der Arten mit kleistogamen Blüten unter denjenigen Gewächsen, welche durch Vermittelung von Insekten gekreuzt werden können. Zahlreiche Asclepiadazeen, Malpighiaceen, Papilionazeen und Orchideen der tropischen und subtropischen Florengebiete bieten hierfür lehrreiche Beispiele. Ihre offenen, prachtvoll gefärbten und weithin sichtbaren Blumen

locken Tiere heran, und wenn diese wirklich die Blüten besuchen, so ist durch die mannigfaltigsten Schlagwerke, Streuwerke und Schleuderwerke die Kreuzung gesichert; aber wenn trotz aller Anlockungsmittel die erwarteten Tiere ausbleiben, so werden die Narben nicht belegt, und diese offenen großen Blüten verwelken, ohne zur Fruchtbildung gelangt zu sein. Nun erst können bei diesen Pflanzenarten die kleistogamen Blüten an die Reihe kommen, die sich in den Achseln bestimmter Blätter entwickeln als kleine, grünliche, knospenähnliche Gebilde, welche aller Anlockungsmittel für Insekten entbehren, aber um so sicherer reife Früchte und keimfähige Samen hervorbringen. Übrigens fehlt es auch in den Florengebieten gemäßigter Zonen nicht an Pflanzen, bei welchen dieselbe Erscheinung beobachtet wird. Eine Menge Glockenblumen, Sonnenröschen, Balsaminen, Polygalazeen, Orythideen, Labiaten und Skrofulariazeen (z. B. *Campanula*, *Specularia*, *Helianthemum*, *Impatiens*, *Polygala*, *Oxalis*, *Ajuga*, *Salvia*, *Linaria*) und insbesondere die Veilchen aus den Rotten *Nominium* und *Dischidium* zeigen denselben Gegensatz in den Aufgaben ihrer zweierlei Blüten. Das schöne Veilchen unserer Laubwälder, *Viola mirabilis*, entfaltet im Frühling duftende, honigreiche Blüten mit großen violetten Blumenblättern. Wenn dieselben von Bienen oder Hummeln besucht werden, findet in ihnen eine Kreuzung statt; aber viele Blüten bleiben unbesucht und verwelken, ohne daß jene Autogamie zustande gekommen wäre, welche im vorhergehenden (S. 340) von den Veilchenarten der Rote *Melanium* beschrieben worden ist. Nun kommen aber im Sommer an demselben Stock, und zwar an besonderen Verzweigungen desselben, kleine, grüne Blütenknospen zum Vorschein, welche sich nicht öffnen, und aus denen trotzdem bald darauf reife, große Fruchtkapseln mit einer Fülle von Samen hervorgehen. Schon den Botanikern des vorigen Jahrhunderts war diese der gewöhnlichen Vorstellung von dem Erfolge des Blühens scheinbar widersprechende Erscheinung aufgefallen, und sie hatten dieses Veilchen, an welchem sie die offenen, großen Blüten meistens fehlgeschlagen und die geschlossen bleibenden knospenartigen Blüten stets zu Früchten werden sahen, *Viola mirabilis*, das wunderbare Veilchen, genannt.

Bei dem wunderbaren Veilchen und bei allen mit ihm verwandten Arten, welche die beschreibenden Botaniker „stengeltreibend“ genannt haben, gelangen die kleistogamen Blüten an besonderen Sprossen zur Ausbildung, und es erscheinen diese Sprosse entweder als aufrechte oder als lange, zickzackförmig gebogene und auf dem Boden liegende Zweige. Ähnliches beobachtet man auch bei mehreren Arten der Gattung Sauerklee (*Oxalis*) und an der schon früher erwähnten *Aremonia agrimonioides*. Man kennt auch einige Schmetterlingsblütler (z. B. *Vicia amphicarpa*) und Schotengewächse (z. B. *Cardamine chenopodiifolia*), bei denen die kleistogamen Blüten an unterirdischen Ausläufern oder Stielen entstehen, während die offenen Blüten von oberirdischen Trieben getragen werden. Bei mehreren Veilchen, welche die beschreibenden Botaniker „stengellos“ nennen, so namentlich an *Viola collina* und *sepincola*, kommen die kleistogamen Blüten gleichfalls unterirdisch, und zwar an Stielen, welche von kurzen Stocksprossen ausgehen, zur Entwicklung. In allen diesen Fällen ist es ein und derselbe Stock, welcher die zweierlei Blüten getrennt an den verschiedenen Achselgebilden trägt. Es gibt aber auch Pflanzen, wie z. B. das Springkraut (*Impatiens Nolitangere*), welche an dem einen Stöcke sich öffnende und an dem anderen Stöcke geschlossen bleibende Blüten ausbilden. Um der Wahrheit gerecht zu werden, sollte übrigens hier jedesmal das Wort „vorwiegend“ beigelegt werden; denn Übergänge und Zwischenstufen sind nicht selten. So kommen z. B. Stöcke des zuletztgenannten Springkrautes vor, an welchen offene Blüten

mit großen Blumenkronen, halb offene Blüten mit verkümmerten Blumenkronen und kleine, geschlossen bleibende, kleistogame Blüten nebeneinanderstehen, und wiederholt wurden an den zickzackförmigen, liegenden Ausläufern des Sandveilchens (*Viola arenaria*) neben den kleistogamen Blüten auch solche mit großen ausgebreiteten Blumenblättern gesehen. Dasselbe gilt auch in betreff der Zeit, in welcher die kleistogamen Blüten auftreten. In der Mehrzahl der Fälle werden sie erst entwickelt, wenn die offenen Blüten bereits verwelkt und entschwunden sind, aber bei *Cardamine chenopodiifolia* hat man beobachtet, daß die unterirdischen kleistogamen Blüten früher ausgebildet wurden als jene, welche von den oberirdischen Stengeln getragen werden und ihre Blumenblätter ausbreiten.

Chemals wurde auch behauptet, daß es Pflanzen gebe, welche niemals andere als kleistogame Blüten tragen. So wurde von der Krötensimse (*Juncus bufonius*) erzählt, daß sie ausschließlich kleistogame Blüten hervorbringe. Spätere Untersuchungen haben aber ergeben, daß diese Pflanze zweierlei Blüten besitzt, dreimännige endständige, welche kleistogam sind, und sechsmännige seitenständige, welche sich im warmen Sonnenschein des Mittags in derselben Weise öffnen wie jene der anderen Simsen. Auch von einem Salbei (*Salvia cleistogama*) hatte man angegeben, daß er nur kleistogame Blüten entwickle, aber nach wiederholten Aussaaten desselben kamen auch Stöcke mit deutlich aufgeschlossenen Blüten zum Vorschein. Wer das Springkraut *Impatiens Nolitangere* nur auf dem Sande und den Schutthalden an Ufern der Gebirgsbäche in den Tiroler Hochtälern zu sehen Gelegenheit hätte, könnte auch von dieser Pflanze glauben, sie komme nur mit kleistogamen Blüten vor, denn an den bezeichneten Orten ist noch niemals eine offene Blüte derselben gesehen worden. Sät man aber die aus den kleistogamen Blüten hervorgegangenen Samen dieses Springkrautes in gute Walberde an eine halbschattige Stelle des Gartens, so tauchen regelmäßig schon nach der ersten Aussaat einige Stöcke mit großen gelben, aufgeschlossenen Blumen auf. Das deutet darauf hin, daß die Entstehung kleistogamer Blüten, wenn auch nicht allein, von der Ernährung der Pflanzen abhängig ist, was durch Versuche bestätigt worden ist. Auf den Hügeln am Fuße der Solsteinkette im tirolischen Inntale wächst in dichtem Waldesshatten ein Veilchen namens *Viola sepincola*. Dasselbe zeigt dort schon zur Zeit des Abschmelzens des Wintersehnees zahlreiche unter dem abgefallenen Laube und teilweise unter der Erde geborgene kleistogame Blüten. Niemals hat man dort im schattigen Waldgrunde offene Blüten desselben gesehen. Stöcke dieses Veilchens, in den Garten an eine zeitweilig besonnte Stelle gesetzt, entwickelten aber schon im zweitnächsten Jahre neben den kleistogamen auch aufknospende, schön violette und duftende Blüten an aufrechten Stielen.

Dieses Ergebnis wirft auch einiges Licht auf die Anregung zur Bildung der hier in Rede stehenden Blüten. Im tiefen, kühlen Waldesshatten wurde an *Viola sepincola* keine offene oberirdische Blüte angelegt, wohl aber im freien Land an einem zeitweilig besonnten Standorte. Man geht wohl nicht fehl, wenn man auch dem Licht als Anregungsmittel für die Anlage blütentragender Sprosse, und zwar solcher, in deren Blüten auch bunt gefärbte Blumenblätter vorhanden sind, eine hohe Bedeutung zuschreibt, während bei mangelhafter Beleuchtung die Bildung kleistogamer Blüten gefördert wird. Mittelbar aber ergibt sich für die betreffenden Pflanzen der Vorteil, daß sie ihre Bautätigkeit im tiefen, kühlen Schatten, wo sich weder Bienen noch Hummeln einstellen, und wo die offenen Veilchenblüten unbesucht bleiben würden, auf die Anlage und Entwicklung kleistogamer Blüten beschränken und die Ausbildung offener, auf Kreuzung berechneter Blüten gewissermaßen ersparen können. Fallen

die beschattenden Bäume des Waldes, sei es durch Windbruch oder durch die Art des Holzhauers, und wird die Stelle, wo das in Rede stehende Veilchen wächst, der Sonne zugänglich, so stellen sich dort gewiß auch Bienen und Hummeln ein, die nach Honig suchen, von Blüte zu Blüte schwirren und dabei Kreuzungen einleiten. Dann sind die offenen, duftenden, violetten Blüten am Plage, und derselbe Veilchenstoc, der jahrelang im dichten Waldesshatten nur kleistogame Blüten entwickelte, wird durch die Sonnenstrahlen angeregt, Blüten mit ausgebreiteten Blumenblättern anzulegen.

Eine ähnliche Bewandnis hat es auch mit der auf bebautem Land, in Gemüsegärten, Weinbergen und unter der Saat gedeihenden stengelumfassenden Taubnessel (*Lamium amplexicaule*). Diese Pflanze entwickelt zweierlei Blüten, solche mit einer 15 mm langen, purpurnen Blumenkrone, welche die zum Honig führende Pforte weit aufsperrt, und kleistogame Blüten mit verkümmertem Blumenkrone und einem kleinen, geschlossen bleibenden grünen Kelche. Wie bei vielen anderen einjährigen Unkräutern erhalten sich auch bei dieser Taubnessel die in vorgerückter Jahreszeit aufgekeimten Stöcke lebend über den Winter, und man kann sie daher in allen Jahreszeiten an den erwähnten Standorten frisch und grün sehen. Auch Blüten werden von ihr in allen Jahreszeiten angelegt und entwickelt, aber merkwürdigerweise sind nur zur Zeit, wenn blütenbesuchende Insekten um die Wege sind, die schönen, purpurnen Kronen, in deren weit geöffneten Schlund die Honigsauger mit Rüssel und Kopf einfahren können, zu sehen; im kühlen Spätherbste, wenn die blütenbesuchenden Insekten fehlen, kann sich die Taubnessel den Luxus der roten, auf die Insekten als Anlockungsmittel wirkenden Blumenkronen ersparen, und in der Tat kommen dann fast nur kleistogame Blüten zum Vorschein. Das ist nun freilich nicht so aufzufassen, als ob die Pflanze aus eigener kluger Überlegung die Ausbildung der Kronen unterlassen würde, sondern die Beziehung ist als eine mittelbare zu denken, und man darf sich vorstellen, daß unter dem Einfluß der kurzen Tage und der niederen Temperatur im späten Herbst die Anregung zur Anlage der Blütenknospen eine andere ist als unter dem Einflusse der langen, warmen Tage des Sommers.

Demnach ist es unrichtig, zu meinen, kleistogame Blüten würden zum Zwecke des Ersatzes untätiger offener Blüten gebildet, denn bei der Pflanze mit kleistogamen Blüten bilden oft auch die offenen viele Samen. Auch darf man nicht annehmen, daß der Mangel an Insektenbesuch die Entstehung kleistogamer Blüten verurache. Vielmehr hängt die Entstehung solcher Blüten von äußeren Bedingungen, von Ernährung, Beleuchtung, Feuchtigkeit ab, die mit der Befruchtung nicht unmittelbar zusammenhängen. Die kleistogamen Blüten sind oftmals nicht notwendig, aber die Fähigkeit, sie zu bilden, erweist sich unter Umständen als nützlich, besonders wenn die offenen Blüten derselben Pflanze an der Bildung von Samen durch Ungunst der Verhältnisse gehindert werden.

Tritt bei den kleistogamen Blüten Samenbildung ein, so kann diese nur durch Selbstbefruchtung zustande kommen. Bei den offenen Blüten dagegen können sowohl Kreuzung als Autogamie stattfinden. Man muß daher die Frage stellen, ob trotz des Vermögens der Kreuzung nicht auch die Autogamie daneben in ausgedehnterem Maße ausgeübt wird. Man kann weder die Möglichkeit noch die Tatsächlichkeit des häufigen Samenanzages nach Selbstbefruchtung leugnen, und es sind oben schon Pflanzen aufgeführt, die ziemlich häufig sich selbst befruchten. Dennoch wird aus den folgenden Schilderungen immer wieder hervorgehen, daß die Einrichtungen zur Autogamie erst in Wirkung treten, nachdem der Kreuzung der Vortritt gelassen wurde, also wesentlich als ein Ausgleich ungünstiger Verhältnisse.

Die Mittel, Autogamie herbeizuführen, sind ziemlich einfache. Es handelt sich darum, Anthere und Narbe derselben Blüte miteinander in Berührung zu bringen. Das geschieht häufig dadurch, daß beide Organe gegen Ende des Blühens ihre Lage durch Drehungen ändern und so zur Berührung gelangen.

Eine der häufigsten zur Autogamie führenden Einrichtungen ist folgende. Antheren und Narben befinden sich in gleicher Höhe, aber die Antheren stehen infolge der Lage und Richtung ihrer Träger so weit von der Narbe ab, daß eine Übertragung des haftenden Pollens von selbst nicht stattfinden kann. Anfangs kann daher nur eine Pollenübertragung durch Insekten stattfinden. Später werden aber von den fadenförmigen geraden und steifen Antherenträgern eigentümliche Bewegungen ausgeführt, welche den Erfolg haben, Pollen aus den Antheren auf die eigenen Narben zu bringen. Die Antherenträger neigen sich gegen die Mitte der Blüte, die Antheren werden dadurch mit den dort befindlichen Narben in Berührung gebracht und drücken den aus ihren Fächern hervorgequollenen Pollen auf die belegungsfähige Narbe. Als hierhergehörig wären zu nennen *Azalea procumbens* und *Draba aizoides*, zahlreiche Steinbreche aus der Gruppe *Aizoonia* und *Tridactylites*, besonders aber viele Mieren und Nesselgewächse.

Bei den zuletztgenannten Steinbrechen, welche in jeder Blüte zwei Kreise von Pollenblättern enthalten, kann es als Regel gelten, daß der Pollen, welcher in den Antheren der fünf vor den Kelchblättern stehenden Pollenblätter entbunden wird, zur Autogamie, der Pollen, welcher aus den Antheren der fünf vor den Kronenblättern stehenden Pollenblätter hervorgeht, zu Kreuzungen verwendet wird. Das Umgekehrte findet bei den hierhergehörigen Mieren, z. B. *Malachium aquaticum*, *Sagina saxatilis*, *Spergula arvensis* und *Stellaria media*, statt. Bei diesen dient nämlich der Pollen der fünf vor den Kelchblättern stehenden Antheren zu Kreuzungen, jener der fünf vor den Kronenblättern stehenden Pollenblätter zur Autogamie.

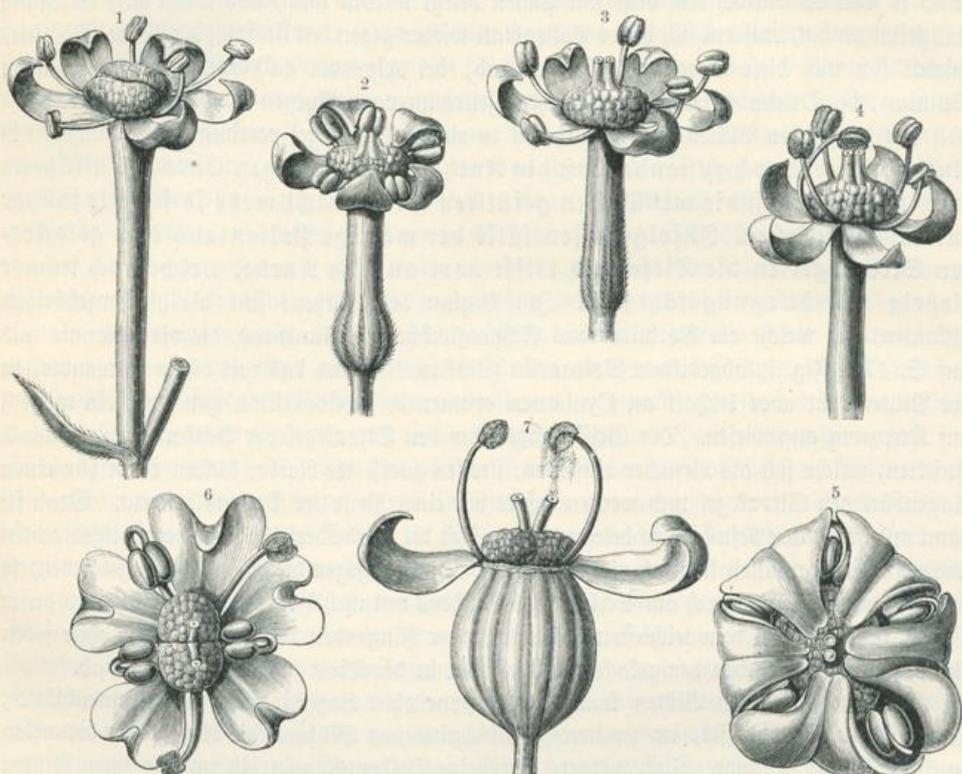
An diese Pflanzen, deren hauptsächlichste Vorbilder die Steinbreche aus der Gruppe *Aizoonia* und *Tridactylites* sowie die erwähnten Mieren bilden, schließt sich eine andere Gruppe, die vorwiegend aus Schotengewächsen besteht. Zum größten Teile sind es einjährige Arten mit kleinen Blüten, die nur spärlich von Insekten besucht werden, und deren Samen der Mehrzahl nach als das Ergebnis der Autogamie angesehen werden müssen. *Cochlearia Groenlandica*, *Draba borealis* und *verna*, *Clypeola Messanensis*, *Lobularia nummularia*, *Hutchinsia alpina*, *Schieverekia podolica*, *Lepidium Draba*, *Alyssum calycinum* sind einige wenige herausgegriffene Beispiele, deren Auswahl, nebenbei bemerkt, auch zeigen soll, daß die hier in Betracht kommenden Schotengewächse vom hohen Norden bis in die Sahara und von den Hochgebirgen bis in die Steppengebiete des Tieflandes verbreitet sind, und daß derselbe Vorgang der Autogamie unter den verschiedensten äußeren Verhältnissen sich wiederholt. Alle diese Schotengewächse sind proterogyn; sie haben zwei kürzere und vier längere steife Pollenblätter. Die Antheren der letzteren sind bei der Eröffnung der Blütenpforte noch geschlossen, stehen aber schon in gleicher Höhe mit der Narbe. Da diese Antheren von der Narbe in wagerechter Richtung etwas absehen, so ist auch dann, wenn die Antherenfächer sich öffnen und Pollen hervorquillt, die Autogamie noch verhindert. Erst gegen das Ende des Blühens bewegen sich die steif aufrechten Antherenträger so weit gegen die Mitte der Blüte, daß der an den Antheren haftende Pollen auf die Narbe kommt. Der Pollen der kürzeren Pollenblätter gelangt dagegen nur bei wenigen Arten auf die zuständige Narbe; er soll von Insekten abgeholt und zu Kreuzungen verwendet werden, während der Pollen der längeren

Pollenblätter vorwiegend der Autogamie dient. Bei *Lepidium Draba* ist die merkwürdige Einrichtung getroffen, daß die vier längeren Pollenblätter in der ersten Zeit des Blühens sich nach außen bewegen und hinter den Blumenblättern zeitweilig verstecken, so daß sie von den besuchenden Insekten nicht berührt und ihres Pollens nicht beraubt werden können. Dadurch ist eben der Vorteil erreicht, daß für alle Fälle Pollen zur schließlichen Autogamie vorhanden ist. Bei *Hutchinsia alpina* nähert sich von den vier längeren Pollenblättern gewöhnlich nur eines so weit der Narbe, daß diese mit Pollen belegt werden kann, und wenn diese Belegung stattgefunden hat, entfernt sich dieses Pollenblatt wieder gegen den Umfang der Blüte. Meistens spielen sich alle diese Vorgänge sehr rasch ab, bei *Alyssum calycinum* binnen wenigen Stunden, bei *Draba verna* in dem kurzen Zeitraum vom Morgen bis zum Abend.

In hängenden Blüten, deren Antheren zu einem Streufegel vereinigt sind, kommt die Autogamie dadurch zustande, daß die Antherenträger gegen Ende des Blühens erschlaffen, so daß die mit Pollen gefüllten Fächer nicht mehr so fest wie früher zusammenschließen. Infolgedessen fällt der mehlig Pollen aus dem gelockerten Streufegel in die Tiefe und trifft dort auf die Narbe, welche noch immer klebrig und belegungsfähig ist. Im Beginn des Blühens sind die hierhergehörigen Pflanzen, für welche als Vorbilder das Schneeglöckchen (*Galanthus*), die oft genannte und auf S. 470, Fig. 1, abgebildete Soldanella (*Soldanella*) und das mit dieser verwandte, in der Blütenform aber lebhaft an *Cyclamen* erinnernde *Dodecathion* genannt sein mögen, auf Kreuzung angewiesen. Der Griffel ragt über den Streufegel der Antheren weit hinaus. Insekten, welche sich als Besucher einstellen, streifen zuerst die Narbe, lockern dann für einen Augenblick den Streufegel und werden sofort mit einer Prise des Pollens bestreut. Wenn sie dann andere Blüten besuchen, so belegen sie zunächst die Narbe derselben mit dem mitgebrachten Pollen und veranlassen dadurch eine Kreuzung. Sind dagegen die Insekten ferngeblieben, so ist der Streufegel auch noch am Schlusse des Blühens mit mehligem Pollen erfüllt, und dieser Pollen fällt jetzt bei dem leichtesten Schwanke der hängenden Blüten, ja selbst ohne jeden Anstoß, aus den Nischen der gelockerten Antheren in die Tiefe zu den Narben hinab.

Auch in aufrechten Blüten kommt, und zwar ohne Lageänderung der Blumenblätter, Pollenblätter und Griffel, im zweiten Zeitabschnitte des Blühens die Autogamie bisweilen durch Pollenfall zustande. Auch mehrere einjährige Doldenpflanzen mit proterogynen Blüten (*Aethusa Cynapium*, *Cacalis daucoides*, *Scandix Pecten Veneris*, *Turgenia latifolia* usw.) neigen ihre Staubgefäße gegen Ende des Blühens gegen die Narben. In den Dolden des Nadelkerbels (*Scandix Pecten Veneris*; s. Abbildung, S. 346) sind zweierlei Blüten vereinigt: scheinzwittrige Pollenblüten (Fig. 1) und echte Zwitterblüten (Fig. 2—4). Die Zwitterblüten öffnen sich früher als die Pollenblüten; die letzteren kommen immer erst dann an die Reihe, wenn die ersteren bereits ihre Pollenblätter und Blumenblätter abgeworfen haben. kaum daß die eingeschlagenen Blumenblätter etwas auseinandergerückt sind, wird in der Mitte der Blüte die feingeförnte honigabsondernde Scheibe, es werden dort die beiden kurzen Griffel sichtbar. Die Narben an den Enden der Griffel sind bereits belegungsfähig, aber die Pollenblätter sind zu dieser Zeit hakenförmig einwärts gekrümmt und ihre Antheren noch geschlossen (s. Abbildung, S. 346, Fig. 2). Auch tags darauf, wenn die Blumenblätter bereits weiter auseinandergeschieden sind und die Träger der Antheren sich gestreckt haben (s. Abbildung, S. 346, Fig. 3), sind die um die belegungsfähige Narbe im Kreise herumstehenden Antheren noch geschlossen, und es kann zu dieser Zeit nur mit fremdem, durch

Insekten herbeigebrachtem Pollen eine Belegung stattfinden. Nun werden aber auch die Antheren und ihre Träger in Tätigkeit gesetzt. In der Reihenfolge 1, 3, 5, 2, 4 beugen sich die gekrümmten Pollenblätter in kurzen Zwischenräumen so gegen die Mitte der Blüte, daß die mittlerweile aufgesprungenen und mit Pollen beladenen Antheren auf die Narben gelegt werden, genau so, wie es Fig. 4 der untenstehenden Abbildung zur Anschauung bringt. In dieser Stellung verharret jedes Pollenblatt nur kurze Zeit; es führt alsbald wieder eine rückläufige

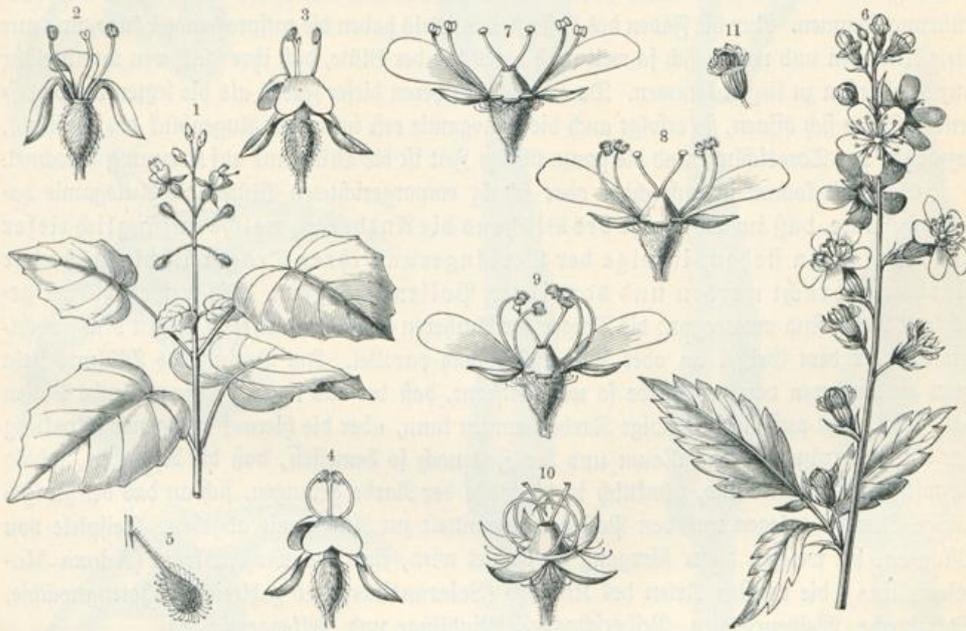


Autogamie durch Reigen der gekrümmten Antherenträger: 1) scheinzwittrige Pollenblüte, 2—4) echte Zwitterblüten des Nadelkerbels (*Scandix Pecten Veneris*), die echten Zwitterblüten in den aufeinanderfolgenden, anfänglich auf Kreuzung berechneten, später aber zur Autogamie führenden Zuständen; 5—7) echte Zwitterblüten der Gartengleife (*Aethusa Cynapium*) in den aufeinanderfolgenden, anfänglich auf Kreuzung berechneten, später aber zur Autogamie führenden Zuständen. Sämtliche Figuren vergrößert.

Bewegung aus und macht dem nächsten, welches an die Reihe kommt, Platz. Haben sämtliche Pollenblätter diese Bewegungen durchgemacht, so lösen sie sich gleichwie die Blumenblätter ab und fallen zu Boden. Die Honigabsonderung auf dem gekörnten Gewebepolster in der Blütenmitte hört auf, die belegten Narben werden braun, und das Blühen ist zu Ende. Erst wenn sämtliche Zwitterblüten abgeblüht sind, kommen die scheinzwittrigen Pollenblüten zur Entwicklung, was wohl nur so gedeutet werden kann, daß sie den Pollen für proterogyne Zwitterblüten anderer Stöcke zu liefern haben, welche noch auf der ersten Stufe des Blühens stehen. Die Gleife oder der Gartenschierling (*Aethusa Cynapium*; s. obenstehende Abbildung, Fig. 5 bis 7) weicht von dem Nadelkerbel und den anderen obengenannten einjährigen Doldenpflanzen dadurch ab, daß sämtliche Blüten der Dolbe Zwitterblüten sind, und daß die in der

Blütenknospe wie eine Uhrfeder eingeschlagenen Antherenträger sich bei dem Aufblühen nicht nur strecken, sondern auch verlängern, so daß die Antheren dann höher stehen als die Narbe. Wie schon früher erwähnt, kommt es bei dem gewöhnlichen Gartenschierling (*Aethusa Cynapium*) auch vor, daß sich die Antheren nicht platt auf die Narben legen, sondern etwas oberhalb der Narbe zurückbleiben und ihren Pollen auf die Narbe herabfallen lassen (s. Abbildung, S. 346, Fig. 7); bei der kleinen *Aethusa segetalis* dagegen beobachtet man weit häufiger ein Auflagern der Antheren auf die Narbe, ähnlich wie beim Nadelkerbel (s. Abbildung, S. 346, Fig. 4).

Nach dem Muster der hier vorgeführten einjährigen Doldenpflanzen vollzieht sich die Autogamie auch bei zahlreichen kleinblütigen Labkräutern (z. B. *Galium infestum*, *Mollugo*,



Autogamie durch Reigen der gekrümmten Antherenträger: 1) *Circaea alpina*, 2) eine Blüte dieser Pflanze, welche sich kürzlich geöffnet hat, das vordere Kronenblatt entfernt, 3) und 4) dieselbe Blüte in späterem Entwicklungsstadium, 5) Frucht der *Circaea alpina*; 6) *Agrimonia Eupatoria*, 7—10) Blüten dieser Pflanze in den aufeinanderfolgenden, anfänglich auf Kreuzung berechneten, später zur Autogamie führenden Zuständen, 11) junge Frucht dieser Pflanze. Fig. 1, 6 und 11 in natürl. Größe, die anderen Figuren vergrößert.

*tricornis*), bei der Kleebeide oder dem Teufelszwirn (*Cuscuta*), bei dem Alpenheyenkraute (*Circaea alpina*) und dem ODERMENNIG (*Agrimonia Eupatoria*). Von dem Heyenkraute (s. obenstehende Abbildung, Fig. 1—5) wäre nur zu erwähnen, daß die Zahl der Pollenblätter auf zwei beschränkt ist, und daß bisweilen zum Zweck der Autogamie lediglich eine Anthere der Narbe angelegt wird (Fig. 3), nicht selten aber auch beide Antheren sich der Narbe anschmiegen (Fig. 4). Wenn das letztere geschieht, so macht es den Eindruck, als wäre die Narbe von den zwei Armen einer Zange erfaßt worden. In den Blüten des ODERMENNIGS (Fig. 6—11) sieht man 12—20 Pollenblätter; die fadenförmigen Träger der Antheren sind in der eben geöffneten proterogynen Blüte so schwach einwärts gebogen, daß jeder Faden ungefähr dem sechsten Teil eines Kreises entspricht (Fig. 7); sobald aber die Antheren aufgesprungen sind, krümmen sich die Fäden einer nach dem anderen gegen die Mitte der Blüte (s. Abbildung,

S. 347, Fig. 8), ihre Krümmung entspricht endlich der eines Halbkreises, und einige der pollenbedeckten Antheren kommen mit den noch immer belegungsfähigen Narben in unmittelbare Berührung (Fig. 9). Nachdem die Narben mit Pollen belegt sind, fallen die Antheren alsbald von den fadenförmigen Trägern ab, und die letzteren rollen sich noch weiter zusammen, wie durch Fig. 10 der Abbildung auf S. 347 dargestellt ist.

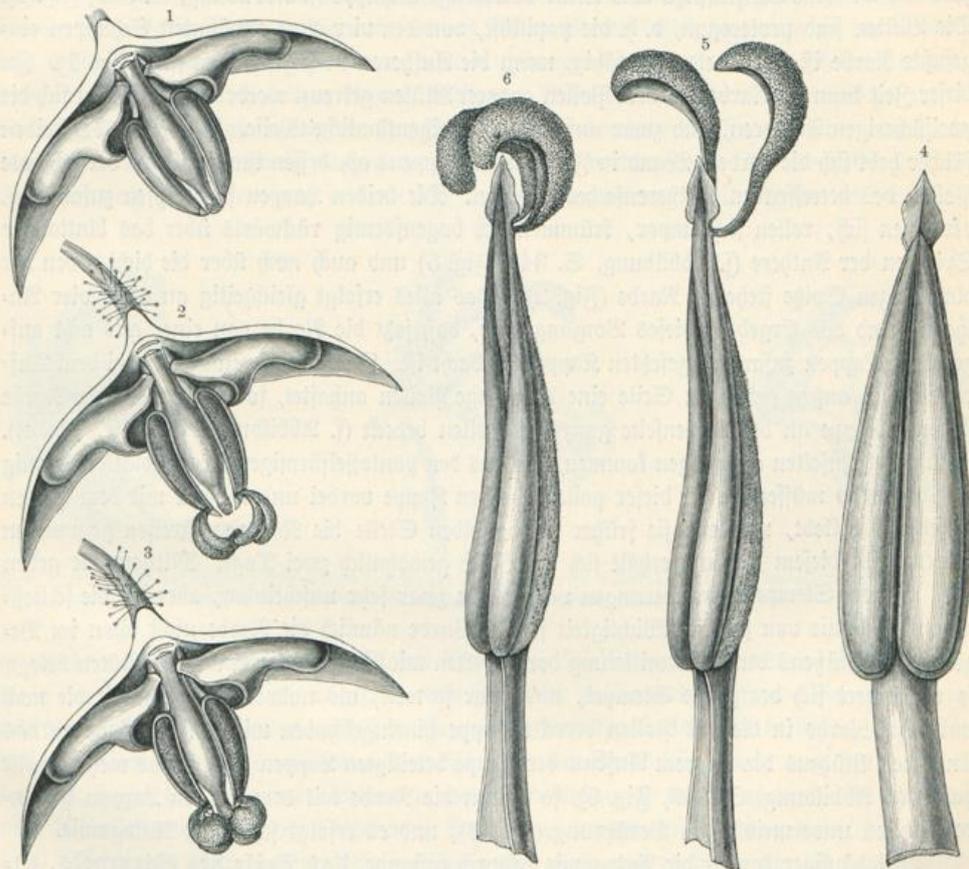
Die Arten der Gattung Feigenkaktus (*Opuntia*) und die zahlreichen Arten der Gattung Rose (*Rosa*) verhalten sich ähnlich. Die bogenförmig gekrümmten fadenförmigen Träger der Antheren sind von ungleicher Länge, die Antheren an den Fäden des innersten Wirtels öffnen sich zuerst, aber ihr Pollen hat trotz der Nähe der zuständigen Narben für die Autogamie keine Bedeutung, weil die Antheren tiefer stehen als die Narben und mit diesen von selbst in keine Berührung kommen. Nur die Fäden des äußersten Wirtels haben die entsprechende Länge, und nur diese krümmen und neigen sich so weit nach der Mitte der Blüte, daß ihre Antheren unmittelbar auf die Narben zu liegen kommen. Da aber die Antheren dieser Fäden als die letzten der betreffenden Blüte sich öffnen, so erfolgt auch die Autogamie erst im letzten Augenblick des Blühens, sozusagen vor Toreßschluß, und die ganze übrige Zeit ist die Blüte nur auf Kreuzung berechnet.

Sehr oft kommt in aufrechten oder schräg emporgerichteten Blüten die Autogamie dadurch zustande, daß im Verlaufe des Blühens die Antheren, welche anfänglich tiefer als die Narben stehen, infolge der Verlängerung ihrer Träger in die Höhe der Narben gebracht werden und dort ihren Pollen ablagern. Die meisten hierher gehörigen Arten sind protogyn; die Träger der Antheren erscheinen aufrecht, liegen dem Fruchtknoten oder dem Griffel an oder sind diesen doch parallel. Im Beginn des Blühens sieht man die Antheren von der Narbe so weit entfernt, daß der aus ihnen hervorquellende Pollen von selbst nicht auf die zuständige Narbe kommen kann, aber die hierauf erfolgende Streckung der Antherenträger ist dem Raum und der Zeit nach so bemessen, daß die Antheren, sobald sie mit Pollen bedeckt sind, pünktlich in die Höhe der Narbe gelangen, sich an das belegungsfähige Gewebe anlegen und den Pollen unvermittelt zur Autogamie abgeben. Beispiele von Pflanzen, bei welchen dieser Vorgang beobachtet wird, sind das Moschuskraut (*Adoxa Moschatellina*), die meisten Arten des Knäuels (*Scleranthus*) und zahlreiche Schotengewächse, Steinbreche, Weidenröschen, Reiherschnabel, Windlinge und Nelfengewächse.

Aus der großen Familie der Schotengewächse sind namentlich die in den Schneebergen der Hochgebirge vorkommenden kleinblütigen Arten *Arabis coerulea*, *Braya alpina*, *Cardamine alpina*, *Rhizobotrya alpina* sowie die einjährigen und zweijährigen Arten *Lepidium campestre*, *sativum*, *Sisymbrium Alliaria*, *Thalianum*, *Thlaspi alliaceum* und *arvense* erwähnenswert. Bei diesen Pflanzen bildet die Narbe ein dem Fruchtknoten aufsitzendes rundliches, kleines Kissen, welches sofort sichtbar wird, sobald sich die in der Knospe wie die Schindeln eines Daches gruppierten Blätter der Krone auseinander schieben. Zu dieser Zeit kann die Narbe nur infolge einer von Insekten eingeleiteten Kreuzung belegt werden, da die sämtlichen Antheren der betreffenden Blüte noch geschlossen sind. Nun wachsen aber die vier langen Pollenblätter entlang der Wand des Fruchtknotens empor, und zwar genau um so viel, wie notwendig ist, damit die von ihnen getragenen Antheren in gleiche Höhe mit der Narbe kommen. Da mittlerweile die Antheren aufgesprungen sind, so gelangt der aus denselben hervordringende Pollen unvermeidlich auf die belegungsfähigen Zellen am Umfange der kissenförmigen Narbe. Wiederholt wurde übrigens beobachtet, daß nur eine der emporgeschobenen vier Antheren ihren Pollen an die zuständige Narbe abgibt, und daß die drei anderen zwar knapp neben die Narbe

hingestellt werden, aber sie doch nicht unmittelbar berühren. Der Pollen dieser drei Antheren ist augenscheinlich dazu da, um von den kleinen, diese Schotengewächse besuchenden Fliegen abgeholt und auf andere, jüngere Blüten zum Zweck der Kreuzung übertragen zu werden.

Die hier in Betracht kommenden Steinbreche (z. B. *Saxifraga androsacea*) haben zwei Narben, und diese sind schmal-lineal oder länglich. Der Pollen wird aus den emporgehobenen



Autogamie durch Verlängerung des Stempels: 1—3 Blüten der Sockenblume (*Epimedium alpinum*) in den aufeinanderfolgenden, anfänglich auf Kreuzung berechneten, später zur Autogamie führenden Zuständen, 4) geschlossene Anthere, von der Breitseite gesehen, 5) dieselbe Anthere geöffnet, von der Schmalseite gesehen, von jedem der beiden Fächer hat sich die vordere Wand als ein Lappen abgehoben und emporgeschlagen, 6) dieselbe Anthere, die abgehobenen Lappen noch mehr zusammengezogen, so daß sie sich wie eine Kappe über die lanzettförmige Spitze wölben. Fig. 1—3: 10fach, Fig. 4—6: 25fach vergrößert.

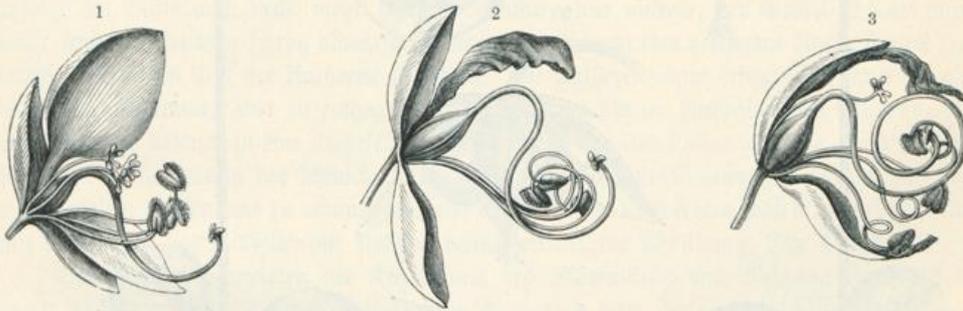
Antheren gewöhnlich an die Seiten der Narbe, und zwar in der Nähe der Basis abgestreift. Aber auch hier ist bemerkenswert, daß meistens nur eine einzige von den fünf emporgehobenen Antheren ihren Pollen zur Autogamie hergibt, und daß die anderen Antheren mit den Narben nicht in Berührung kommen, weil sie unterhalb derselben etwas zurückbleiben.

Auch durch Verlängerung des Fruchtknotens oder Griffels kann eine Vereinigung mit den Antheren stattfinden. Die in den warmen Tälern der südlichen Alpen heimische Sockenblume (*Epimedium alpinum*), von welcher Blüten in niedriger Stellung durch die Fig. 1—3 der obenstehenden Abbildung dargestellt sind, zeigt vier kreuzweise gestellte Kelchblätter und von

diesen überdeckt vier Kronenblätter, welche die Form zierlicher kleiner Pantoffeln oder Socken angenommen haben, und die in der stumpfen sackartigen Aushöhlung reichlichen Honig enthalten. Der Fruchtknoten ist spindelförmig und trägt auf kurzem Griffel eine mit kleinen Papillen besetzte Narbe. Die Pollenblätter, vier an der Zahl, liegen mit ihrer Rückseite dem Fruchtknoten an; die Antheren derselben sind auswärts gewendet, lanzettlich, und über den Antheren erhebt sich wie eine Lanzenspitze eine kleine blattartige Schuppe (s. Abbildung, S. 349, Fig. 4). Die Blüten sind proterogyn, d. h. die papillöse, von den vier eben erwähnten Schuppen eingefasste Narbe ist schon belegungsfähig, wenn die Antheren noch geschlossen sind (Fig. 1). Zu dieser Zeit kann die Narbe mit dem Pollen anderer Blüten gekreuzt werden. Nun öffnen sich die zweifächerigen Antheren, und zwar auf eine ganz eigentümliche Weise. Von jedem der beiden Fächer hebt sich die vordere Wand in Form eines Lappens ab, dessen innerer Seite der gesamte Pollen des betreffenden Antherenfaches anhaftet. Die beiden Lappen schrumpfen zusammen, verkürzen sich, rollen sich empor, krümmen sich bogenförmig rückwärts über das blattartige Spitzchen der Anthere (s. Abbildung, S. 349, Fig. 5) und auch noch über die dicht neben der blattartigen Spitze stehende Narbe (Fig. 2). Das alles erfolgt gleichzeitig an allen vier Antheren, und das Ergebnis dieses Vorganges ist, daß jetzt die Narbe von einer aus acht aufgerollten Lappen zusammengesetzten Kappe überdacht ist. Da den Lappen an der bei dem Aufrollen nach außen gekehrten Seite eine dicke Lage Pollen anhaftet, so ist die über der Narbe stehende Kappe an der Außenseite ganz mit Pollen bedeckt (s. Abbildung, S. 349, Fig. 2). Wenn jetzt Insekten angefliegen kommen, um aus den pantoffelförmigen Kronenblättern Honig zu saugen, so müssen sie an dieser pollenbedeckten Kappe vorbei und werden mit dem Pollen unfehlbar beklebt, während sie früher an derselben Stelle die Narbe zu streifen gezwungen waren. In diesem Zustand erhält sich die Blüte gewöhnlich zwei Tage. Mittlerweile gehen auch an dem Stempel Veränderungen vor, welche zwar sehr unscheinbar, aber für die schließliche Autogamie von größter Wichtigkeit sind. Wurde nämlich die Narbe nicht schon im Beginne des Blühens durch Vermittelung der Insekten mit Pollen anderer älterer Blüten belegt, so verlängert sich der ganze Stempel, und zwar so weit, als notwendig ist, damit die noch unbelegte Narbe in die mit Pollen bedeckte Kappe hineingeschoben wird. Da sich gegen das Ende des Blühens die an dem Aufbau der Kappe beteiligten Lappen noch etwas mehr gerollt haben (s. Abbildung, S. 349, Fig. 6), so kommt die Narbe mit dem an den Lappen haftenden Pollen unvermeidlich in Berührung (Fig. 3), und es erfolgt schließlich Autogamie.

Viel häufiger kommt die Autogamie dadurch zustande, daß Teile des Stempels, zumal die Griffel, sich krümmen, so daß die Narben mit dem Pollen der zuständigen Pollenblätter entweder in unmittelbare Berührung gebracht, oder so unter die Antheren gestellt werden, daß der ausfallende Pollen auf sie treffen muß. Die Krümmung der Griffel richtet sich nach der Form und Einstellung der Blüte und besonders nach der Lage, welche die Antheren einnehmen. Die Blüten der Königskerze (*Verbascum Thapsus*), des Kapjüngchens (*Valerianella Auricula, carinata* usw.) sowie der nicht windenden Arten des Geißblattes (*Lonicera alpigena, nigra, Xylosteum*) sind proterogyn, und der Griffel ist bei der Eröffnung der Blumenpforte so gestellt, daß seine Narbe von den zum Blütengrund einfahrenden Insekten gestreift werden muß. Selbstverständlich ist zu dieser Zeit nur Kreuzung möglich. Wenn sich späterhin die Antheren öffnen und ihren Pollen ausbieten, so wird die Narbe völlig aus dem Wege geschafft; es krümmt sich nämlich der Griffel abwärts oder nach einer Seite, so daß die Narbe weder durch Vermittelung der Insekten

noch von selbst mit Pollen der zuständigen Pollenblätter in Berührung kommen kann. Erst gegen das Ende des Blühens kehrt der Griffel in seine ursprüngliche Lage zurück, krümmt sich wieder empor, und die Narbe wird an die noch immer mit Pollen bedeckten Antheren angedrückt. Die Blüten des Türkenbundes (*Lilium Martagon*) sind nickend und ihre Perigonblätter halbkreisförmig zurückgerollt; jedes dieser zurückgerollten Perigonblätter zeigt eine Rinne, welche in der Mitte durch zwei zusammenschließende Randleisten überdacht und geschlossen ist, so daß der in ihr aufgespeicherte Honig nur an den beiden Enden beziehungsweise an der inneren und äußeren Mündung der Rinne von Insekten gesaugt werden kann. Diese Blüten sind protogyn. Der Griffel ist in der kürzlich geöffneten Blüte gerade und die von ihm getragene Narbe so eingestellt, daß sie von den Insekten, welche an der inneren Mündung der erwähnten honigführenden Rinne Honig saugen wollen, gestreift werden muß. Da zu dieser Zeit die Antheren noch geschlossen sind, so kann nur von anderen, älteren Blüten Pollen an die Narbe



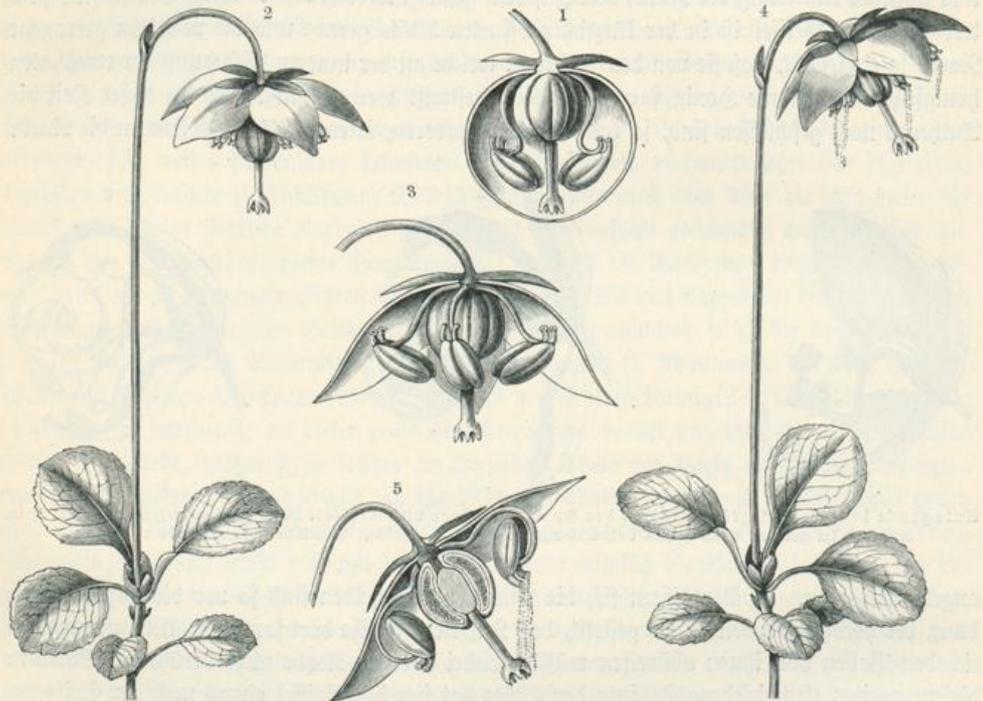
Autogamie durch spirales Einrollen der Antherenträger und Griffel: Blüte der *Commolyna coelestis*: 1) im ersten, 2) im zweiten, 3) im dritten Entwicklungsstadium; Längsschnitte. Sämtliche Figuren etwas vergrößert.

angeklebt werden. Später öffnen sich die Antheren. Dieselben sind so vor die äußere Mündung der honigführenden Rinne gestellt, daß Insekten, welche dort saugen wollen, unvermeidlich den Pollen von ihnen abstreifen müssen, dabei aber die Narbe nicht berühren. Schon in diesem zweiten Entwicklungsstadium der Blüte hat sich der Griffel etwas nach der Seite gekrümmt, gegen das Ende des Blühens wird die Krümmung so stark, daß die Narbe mit einer oder bisweilen auch mit zwei Antheren in Berührung kommt und sich von diesen den Pollen holt. Manchmal allerdings verfehlt die Narbe das Ziel, und es ist darum bei dem Türkenbund die Autogamie nicht so vollkommen sichergestellt wie in den meisten anderen Fällen. Auch darf nicht unerwähnt bleiben, daß die Krümmung nur dann stattfindet, wenn die Narbe nicht schon früher mit fremdem Pollen belegt wurde. Hat schon im Beginn des Blühens eine Kreuzung stattgefunden, so unterbleibt die Krümmung oder ist nur ganz unbedeutend.

Die verschiedensten Formen der Antheren- und Griffelkrümmungen ließen sich noch beschreiben, doch würde dies hier zu weit führen, weshalb auf die obige Abbildung hingewiesen wird.

Die Autogamie kommt vielfach bei Eintagsblüten vor, also bei solchen, welche oft nur wenige Stunden hindurch offenbleiben, und hier kann man solche Bewegungen sozusagen mit den Augen verfolgen. Bei den wenigen hierhergehörigen Arten, deren Blüten zwei, drei und noch mehrere Tage offen sind, vollziehen sich natürlich auch diese Krümmungen und Drehungen viel langsamer. Bei den Grasnellen (*Armeria alpina*, *vulgaris* usw.) sieht man in der Mitte der beckenförmigen Blüte fünf Narben, welche schlanke Zylinder darstellen, die infolge des

Besatzes aus kurzen, dicht gedrängten Papillen ein samtartiges Ansehen besitzen. Die der kurzen Kronenröhre angewachsenen Pollenblätter erheben sich vor den Lappen des Kronensaumes, und die Antheren kommen zwischen die Strahlen der Narbe zu stehen. Trotz des geringen Abstandes von Antheren und Narben gelangt doch weder in der ersten noch in der zweiten Periode des Blühens der Pollen von selbst auf das belegungsfähige Narbengewebe. Im Anfang des Blühens sind die Pollenblätter so gestellt, daß die Insekten, welche zum Honig des Blütengrundes einfahren, die pollensbedeckten Antheren streifen müssen, während zu dieser Zeit die fünf



Autogamie, veranlaßt durch Zusammenwirken der Krümmung des Blütenstieles und der Antherenträger: *Pirola uniflora*; 1) Längsschnitt durch eine dem Aufspringen nahe Blütenknospe, 2) die ganze Pflanze, ihre Blüte im ersten Entwicklungsstadium, 3) Blüte im ersten Entwicklungsstadium, etwas vergrößert, die vorderen Blumenblätter weggeschnitten, 4) die ganze Pflanze, ihre Blüte im letzten Entwicklungsstadium, 5) Blüte im letzten Entwicklungsstadium, etwas vergrößert, Längsschnitt. (Zu S. 353.)

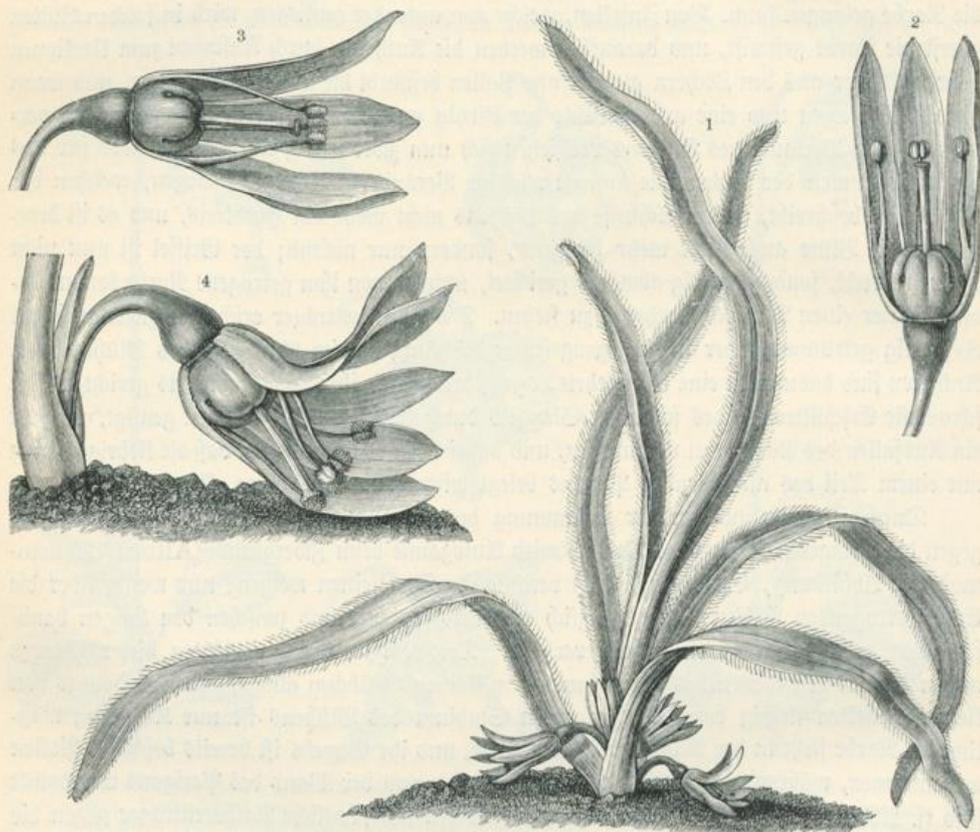
Narben noch aufgerichtet sind. Etwas später vollzieht sich zwischen den Antheren und Narben, wie in so vielen anderen Fällen, ein Platzwechsel; die Pollenblätter richten sich auf, und die Antheren rücken gegen die Mitte der Blüte zusammen, die Narben dagegen spreizen auseinander und kommen neben die Zufahrt zum Honig zu liegen. Daß ein solcher Platzwechsel mit der Kreuzung zusammenhängt, ist so oft gesagt worden, daß es überflüssig erscheint, es nochmals zu wiederholen. Wenn es aber infolge ausbleibenden Insektenbesuches nicht zur Kreuzung kommt, so drehen sich die Griffel wie eine Schraube, bewegen sich zugleich gegen die Mitte der Blüte und verschlingen sich mit den dort stehenden Antherenträgern, welche gleichfalls eine schraubige Drehung ausgeführt haben. Bei dieser Gelegenheit kann es nicht fehlen, daß die samtigen Narben den noch an den Antheren haftenden Pollen aufnehmen.

Durch ein merkwürdiges Zusammenwirken der Antherenträger und Blütenstiele kommt

auch bei der in unseren Fichtenwäldern heimischen *Pirola uniflora* am Ende des Blühens Autogamie zustande. Die Knospen (s. Abbildung, S. 352, Fig. 1) sowie die jungen Blüten, deren Blumenblätter sich eben ausgebreitet haben (s. Abbildung, S. 352, Fig. 2 und 3) hängen an dem Blütenstiel herab. Der Griffel und seine Narbe sind daher ebenfalls abwärts gerichtet. Die Antherenträger sind S-förmig gekrümmt, und zwar so, daß die beiden Löcher der streubüchsenförmigen Antheren nach oben sehen und der Pollen von selbst nicht ausfallen und auf die Narbe gelangen kann. Von Insekten, welche von untenher anfliegen, wird in solchen Blüten zuerst die Narbe gestreift, und daraufhin werden die Antheren durch Anstoßen zum Umkippen gebracht. Der aus den Löchern ausfallende Pollen bestäubt die anstoßenden Tiere, und wenn diese weiterfliegen und eine andere Blüte der *Pirola uniflora* aufsuchen, wird Kreuzung verursacht. Im Verlaufe des Blühens vollziehen sich nun zwei wenig auffallende, aber für das Zustandekommen der Autogamie äußerst wichtige Veränderungen. Der Bogen, welchen der Blütenstiel beschreibt, ist am Schlusse des Blühens nicht mehr ein Halbkreis, und es ist demzufolge die Blüte auch nicht mehr hängend, sondern nur nickend; der Griffel ist nun nicht mehr senkrecht, sondern schräg abwärts gerichtet, und die von ihm getragene Narbe kommt dadurch unter einen Teil der Antheren zu stehen. Die Antherenträger erscheinen zwar auch jetzt S-förmig gekrümmt, aber in entgegengesetzter Richtung als im Anbeginn des Blühens; die Antheren sind dadurch in eine umgekehrte Lage gebracht und ihre Löcher abwärts gerichtet. Die schwächste Erschütterung des schlanken Stengels durch leichte Luftströmungen genügt, um jetzt ein Ausfallen des Pollens zu veranlassen, und dabei kann es nicht fehlen, daß die klebrige Narbe mit einem Teil des ausfallenden Pollens belegt wird (s. die Abbildung, Fig. 4 und 5).

Durch Zusammenwirken der Krümmung des Blütenstieles und Neigung des Griffels gegen die Ablagerungsstätte des Pollens wird Autogamie beim Zwerglauch (*Allium Chamaemoly*; s. Abbildung, S. 354, Fig. 1) veranlaßt. Die kleinen weißen, nur wenig über die Erde vorragenden Blüten sind anfänglich aufwärts gerichtet und zwischen den langen bandförmigen grünen Laubblättern halb versteckt. Trotzdem werden die Blüten dieser Pflanze wegen des an den Seiten des Fruchtknotens in kleinen Grübchen ausgeschiedenen Honigs von kleinen Insekten fleißig besucht. Im ersten Stadium des Blühens ist nur Kreuzung möglich; die Narbe steht in der Mitte der Blütenpforte, und ihr Gewebe ist bereits befähigt, Pollen aufzunehmen, während die Antheren noch geschlossen und der Wand des Perigons angedrückt sind (s. Abbildung, S. 354, Fig. 2). Später neigen sich sämtliche Antherenträger gegen die Mitte der Blüte, die Antheren springen auf, bedecken sich ringsum mit Pollen und bilden zusammen einen gelben Knopf, welcher in der Mitte des Blüteneinganges steht, so daß einfliegende Insekten den Pollen abzustreifen und aufzuladen gezwungen sind. Die Narbe ist jetzt hinter den Antheren versteckt (s. Abbildung, S. 354, Fig. 3) und wird von den Insekten nicht berührt. Wenn keine Insekten zu den Blüten kamen, so erfolgt im dritten Stadium des Blühens Autogamie. Der Blütenstiel krümmt sich im Halbbogen abwärts und drückt die Blüte auf die Erde. Infolge dieses Druckes werden die zarten weißen Blumenblätter und die fadenförmigen Pollenblätter verschoben. Ein Teil des Pollens fällt dabei aus den Antheren auf die unteren, der Erde aufliegenden Blumenblätter; der Griffel neigt sich unbedeutend abwärts, und der Erfolg dieser Lageänderungen besteht jedesmal darin, daß die Narbe entweder mit dem abgefallenen, auf dem unteren Blumenblatte liegenden Pollen oder mit dem noch an den Antheren haftenden Pollen des einen oder anderen Pollenblattes in Berührung kommt und belegt wird (s. Abbildung, S. 354, Fig. 4).

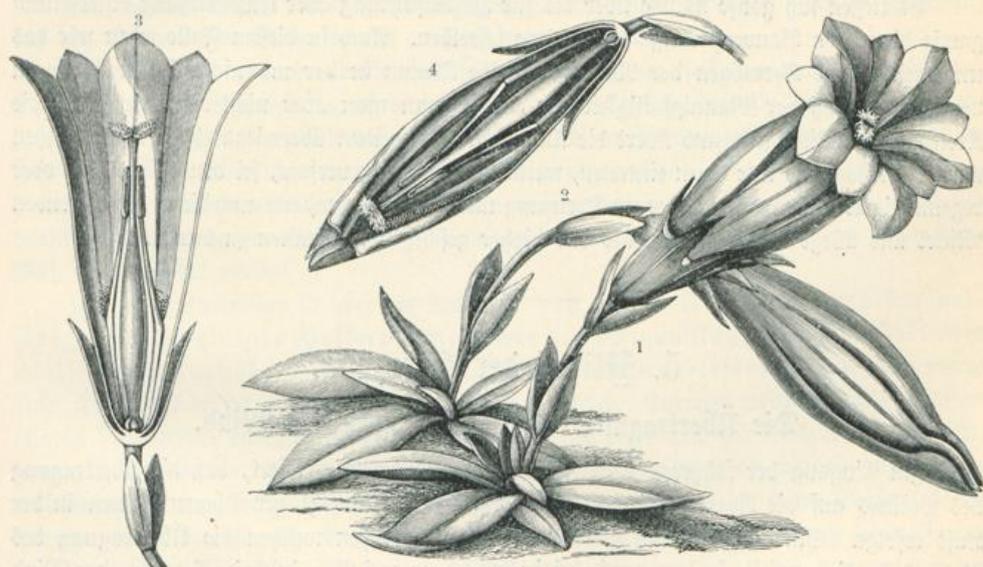
Zuweilen nehmen auch die Blumenblätter an der Förderung der Autogamie teil, wofür statt mehreren Beispielen die von den beschreibenden Botanikern als „stengellos“ bezeichneten Gentianen (*Gentiana acaulis*, *angustifolia*, Clusii; s. Abbildung, S. 355) hervorgehoben seien. Die Blüten dieser Gentianen gehören in die Abteilung der Revolverblüten. Dadurch, daß im unteren Teile der trichterförmigen Blüte die Antherenträger mit der Blumenkrone



Autogamie durch das Zusammenwirken der Krümmung des Blütenstiels und der Neigung des Griffels zur Ablagerungstätte des Pollens: *Allium Chamaemoly*; 1) der über der Erde sichtbare Teil der Pflanze in natürlicher Größe, 2—4) einzelne Blüten, von welchen die vorderen Blumenblätter weggeschnitten wurden, etwas vergrößert, in den aufeinanderfolgenden zur Autogamie führenden Zuständen. (Zu S. 353.)

verwachsen sind und als fünf kräftige Leisten gegen den wie eine Mittelsäule sich erhebenden Fruchtknoten vorspringen, entstehen ebenso viele röhrenförmige Zugänge zu dem in der Tiefe reichlich ausgeschiedenen Honig. Die Antheren befinden sich etwas über der Mittelhöhe des Trichters und sind zu einer den Griffel umschließenden Röhre miteinander verwachsen. Jede Anthere öffnet sich an der auswärts gewendeten Seite mit zwei Längsrissen, und die Antherenröhre erscheint alsbald nach der Eröffnung der Blütenpforte ringsum mit Pollen bedeckt. Über der Antherenröhre sieht man die Narbe, die aus zwei am Rande gekerbten und zerschlitzen weißen Lappen gebildet wird. Die Narbe sowie die Antheren sind so gestellt, daß die von Blüte zu Blüte schwärmenden Hummeln Kreuzungen herbeiführen müssen. Wenn aber infolge

ungünstiger Witterung die Hummeln ausbleiben und die Kreuzung nicht zustande kommt, so gelangt der von den schrumpfenden Antheren sich allmählich ablösende und abfallende Pollen durch Vermittelung der Blumenkrone und der Blütenstiele auf folgende Weise an die Narben. Solange die Blüte aufrecht oder schief emporgerichtet ist (s. untenstehende Abbildung, Fig. 1 und 2), fällt der Pollen von der schrumpfenden Antherenröhre nach abwärts und sammelt sich über der Basis der Antherenträger in dem Blumentrichter an, und wenn sich die Blumenkrone bei Regenwetter und während der Nacht zusammenfaltet, so kommt der Pollen in die Rinnen zwischen den einspringenden Falten zu liegen, welche dicht an der Basis der Antherenträger beginnen und sich von da bis nahe zur Mündung der Blüte erstrecken. Diese Rinnen bilden in der Tat auch das Rinnsal, durch welches der abgefallene Pollen zu den Narben gelangt.



Autogamie durch das Zusammenwirken der sich krümmenden Blütenstiele und der sich faltenden Blumenkrone: 1) *Gentiana Clusi*, deren Blüte sich zum erstenmal geöffnet hat; 2) dieselbe Pflanze, ihre Blüte im letzten Entwicklungsstadium mit geschlossener Blumenkrone und verlängertem bogenförmig gekrümmtem Stiel; 3) Längsschnitt durch eine Blüte, welche sich zum erstenmal geöffnet hat; 4) Längsschnitt durch eine Blüte, welche sich zum letztenmal geschlossen hat. (Zu S. 354—356.)

Nur muß hierzu die Blüte früher in eine gestürzte Lage versetzt und die Narbe so eingestellt werden, daß ihre gefransten Ränder bis zu der betreffenden Rinne reichen. Beides geschieht. Die gestürzte Lage der Blüte kommt dadurch zustande, daß sich die zu Anfang des Blühens noch kurzen Blütenstiele sehr verlängern und dann bei Regenwetter und bei eintretender Nacht in einem Halbbogen krümmen (s. obige Abbildung, Fig. 2). Die Ränder der Narbe aber gelangen dadurch in die Rinne, daß der Griffel etwas in die Länge wächst, so daß die von ihm getragene Narbe in den Hohlkegel vorgeschoben wird, welcher bei dem Zusammenfallen des Kronensaumes entsteht. Dort münden gewissermaßen alle Rinnen der Kronenröhre zusammen und nähern sich so sehr der Mittellinie der Blüte, daß eine Berührung mit den Rändern der in der Mitte des Hohlkegels stehenden Narbenlappen unvermeidlich wird. Wenn nun die überhängende Blüte durch fallende Regentropfen oder durch Windstöße erschüttert wird, so gleitet der Pollen durch die ganz glatte Rinne wirklich bis zu den Narben herab und wird von dem ausgefrachten und ausgefrachten Rande derselben aufgenommen (s. obige Abbildung,

Fig. 4). Dieser Darstellung der bei *Gentiana acaulis*, *angustifolia* und *Clusii* stattfindenden Autogamie ist die Bemerkung beizufügen, daß die genannten Arten in den Alpen meistens an grasigen Abhängen oder auf den Gefsimfen steil abfallender Felswände wachsen. An solchen Stellen kann man bei Regenwetter Tausende der Blüten parallel zu der Abdachung des Bodens überhängen sehen, und aus diesen Blüten gehen auch nach lange anhaltender Regenzeit regelmäßig Früchte hervor. Die Blüten der auf ebenen Wiesenflächen wachsenden Stöcke sind dagegen an dem Nickenwerden mitunter verhindert. Bei diesen kommt es begreiflicherweise auch nicht zur Autogamie, und wenn wegen schlechten Wetters keine Hummeln fliegen, nicht zur Kreuzung. Auf solchen ebenen Plätzen kann man darum häufig genug verkümmerte Fruchtanlagen finden.

Es ließen sich ganze Bände über die zur Herbeiführung oder Unterstützung einer Autogamie dienenden Bauverhältnisse der Blüten schreiben. Auch in diesem Falle sehen wir das ungemein große Vermögen der Natur, dasselbe Thema in der mannigfaltigsten Weise zu variieren. Trotz der Mannigfaltigkeit der Mittel kann man aber nicht verkennen, daß die Kreuzung an Wichtigkeit und Wert die Autogamie bei weitem überwiegt. Fast überall sehen wir die Autogamie nur dann eintreten, wenn die Kreuzung versagt, sei dies gelegentlich oder regelmäßiger. Wir wollen daher zur Kreuzung uns zurückwenden, um auch die zu ihr führenden Mittel und Wege noch genauer, als das bisher geschehen ist, kennen zu lernen.

## 5. Mittel der Kreuzung.

### Die Übertragung des Pollens durch den Wind.

Im Eingang der früheren Kapitel wurde der Nachweis geliefert, daß die Übertragung des Pollens auf die Narben bei der weitaus größten Mehrzahl der Phanerogamen in der Luft erfolgt. Sind es räumlich getrennte Blüten, zwischen welchen die Übertragung des Pollens stattfinden soll, so kommen dabei insbesondere zwei Vermittler in Betracht: der Wind und die Tiere. Das hat die Botaniker veranlaßt, die phanerogamen Pflanzen geradezu in windblütige (*Anemophilae*) und tierblütige (*Zoidiophilae*) einzuteilen. Diese in den meisten botanischen Werken eingebürgerten Bezeichnungen können aber doch nur mit großer Beschränkung angewendet werden. Es ist allerdings richtig, daß es Pflanzen gibt, bei welchen die Übertragung des Pollens zu den Narben ausschließlich durch den Wind, und andere, bei welchen der gleiche Vorgang ausschließlich durch Vermittelung der Tiere erfolgt; aber andererseits wurde für sehr viele Gewächse auch ermittelt, daß kurz nach dem Öffnen ihrer Blüten kleine Tiere den Pollen abholen, um ihn zu anderen Blüten zu bringen, daß aber später gegen das Ende des Blühens der Pollen dem Wind anvertraut wird, der ihn zu den Narben benachbarter Blüten trägt. Am schönsten kann man das an mehreren *Rhinanthaceen*, wie z. B. an der *Bartschia* (*Bartschia*) und der *Schuppenwurz* (*Lathraea*), dann an zahlreichen *Ericaceen*, beispielsweise an den für unsere Berg- und Flachheiden so bezeichnenden Arten *Calluna vulgaris* und *Erica carnea*, aber auch noch an vielen anderen beobachten. Die Einrichtungen, welche die Blüten dieser Gewächse zeigen, nachdem sie sich eben geöffnet haben, machen ein Verstreuern des Pollens durch den Wind unmöglich, dagegen sieht man, daß bei gutem Wetter honigsaugende Insekten in großer Zahl herankommen, bei Gelegenheit des