

DIE BEWEGUNGEN DER BLÜTEN- UND FRUCHTSTIELE BEI DER GATTUNG CYCLAMEN¹.

Von

N. Košanin (Beograd).

Mit Tafel IX

Allgemeiner Teil.

Alle Arten der Gattung *Cyclamen* haben unterirdische, langjährige Knollen, welche durch außerordentliche Verdickung des Hypokotyls entstehen. Die Knolle verflacht sich beim Wachsen in der Achsenrichtung oft scheibenförmig und kann bei *Cyclamen neapolitanum* eine Breite von über 20 cm. erreichen. Auf der Oberseite der Knolle entwickeln sich jährlich mehrere kurze Triebe, die Blätter und Blüten tragen. Auf der Unterseite der Knolle oder am Rande derselben wachsen die Adventivwurzeln.

Die Blüten sind bei allen Arten der Gattung einzeln, jede auf einem selbstständigen, relativ langen Stiele, welcher während des Blühens entweder vertikal steht oder etwas nach außen zu geneigt ist, wie bei *C. africanum* (Fig. 1). Ein so aufgerichteter Blütenstiel ist auf seinen beiden Enden gekrümmt. Die untere Krümmung nenne ich basale, die obere apikale oder Blütenkrümmung. Beide Krümmungen liegen in derselben Ebene, welche einer der Radialebenen der Pflanze entspricht, und sind in entgegengesetzter Richtung orientiert. So ist die Konvexseite der basalen Krümmung nach außen, der apikalen nach innen gekehrt. Während die basale Krümmung einen weiten Bogen darstellt, ist die apikale sehr kurz und eng. Solches Aussehen hat der Stiel

¹ Diese Arbeit sollte in der „Pfeffer-Festschrift“ erscheinen, was durch den Ausbruch des Weltkrieges verhindert wurde. Sie erschien erst 1921, im Bande 95. des „Glas“ der serbischen Akademie der Wissenschaften in serbischer Sprache und trotz eines kurzen Referates im Botanischen Centralblatte, Bd. 143. S. 210, 1922, blieb sie von I. Stolley (1924) unberücksichtigt. Mit einigen Kürzungen lasse ich sie hier deutsch nachdrucken.

nur zur Zeit des Blühens. Nach vollzogener Befruchtung und dem Abfallen der Blumenkrone treten die Änderungen in der Lage und Form des Stieles ein, welche bei allen Arten nicht in gleicher Weise verlaufen. Bei *C. persicum* biegt sich der Stiel nach dem Abfallen der Blumenkrone im basalen Teile so nach außen, daß er sich auf die Erde legt. Bei allen anderen Arten rollt sich der Stiel der ganzen Länge nach spiralig ein. In beiden Fällen streckt sich nach dem Verblühen die apikale Stielkrümmung gerade. Das Senken des Stieles bei *C. persicum* erfolgt regelmäßig nach außen (zum Topfrande) und zwar in der Ebene der apikalen Krümmung. Auch das Einrollen der Stiele bei anderen Arten geschieht immer in derselben Ebene und in gleicher Richtung.

Ich nenne den Stiel bis zum Abfallen der Blütenkrone **Blüten- nachher Fruchstiel**.

Die Bewegungen der Blüten- und Fruchstiele bei *C. persicum* wurden von Ch. Darwin¹ und Vöchting² untersucht, während Hildebrand³ das spiralige Einrollen der Fruchstiele bei einigen anderen Arten näher begleitet hat. Vöchting stellte für *C. persicum* fest, daß die vertikale Lage des Blütenstieles durch negativen, seine apikale Krümmung aber durch positiven Geotropismus bedingt ist, und daß sich dieser nach dem Abfallen der Blütenkrone autotropisch gerade streckt. Nach Darwin ist das Abwärtsbiegen des Fruchstieles bei dieser *Cyclamen*-Art eine Folge des negativen Phototropismus. Dieselbe Frage hat auch Vöchting interessiert, er hat sie aber ebenso wenig experimentell gelöst wie Darwin. Er drückte nur die Meinung aus, daß die Abwärtsbewegung des Fruchstieles durch die kombinierte Wirkung des negativen Phototropismus und positiven Geotropismus erfolge. Die Versuche von Vöchting haben auch andere Resultate ergeben, welche später an geeigneter Stelle erwähnt werden. Dieser Autor hat jedoch die Bewegungen der Blüten- und Fruchstiele bei *C. persicum* nicht einer allseitigen experimentellen Analyse unterworfen, wie er das mit einigen anderen Pflanzen getan hat.

Auf die biologische Bedeutung der Bewegungen der Stiele

¹ Darwin, Ch.: The power of movement in plants. London, 1880.

² Vöchting, H.: Die Bewegung der Blüten und Früchte. Bonn, 1882.

³ Hildebrand, H.: Über die Empfindlichkeit gegen die Richtungsveränderungen bei Blüten von *Cyclamen*-Arten. Botan. Zeitg., 35, 1895. — Derselbe, Die Gattung *Cyclamen*. Jena, 1898. — Derselbe, Über das Einrollen der Fruchstiele mancher *Cyclamen*-Arten. Ber. deutsch. botan. Ges., 24, 1906.

vor und nach dem Blühen haben einige Autoren gelegentlich hingewiesen, wie Darwin, Löw, A. Kerner, P. Ascherson und F. Hildebrand. Ich habe versucht, die Frage auf eine breitere Unterlage zu stellen, als dies die erwähnten Autoren getan haben. Es handelt sich in meiner Arbeit nicht nur um die Physiologie der Blüten- und Fruchtsielbewegungen, sondern auch um die biologische Begründung derselben im Zusammenhange mit der Ökologie der Pflanzen. Auf dieser Grundlage habe ich mit den Versuchen im Jahre 1908 begonnen. Sie wurden im Frühjahr 1914 zum Abschlusse gebracht. Die meisten der Versuche habe ich mit *C. persicum*, *neapolitanum* und *graecum* ausgeführt, da sie in Bezug auf die Krümmungsart der Fruchtsiele drei verschiedene Typen vorstellen.

Die Stiele der Blütenknospen.

Vöchting haben die Stiele der ganz jungen Blütenknospen nicht interessiert, aber aus der Beschreibung seiner Versuche ist ersichtlich, daß sich dieselben in den ersten Entwicklungsstufen anders zur Schwere verhalten, als später. Am Anfang ist ihre Stellung ganz unabhängig von der Gravitation. Auch ihre apikale Krümmung ist der Größe und der Form nach eine andere, als jene zur Zeit des Blühens und anfangs ebenfalls unabhängig von der Schwere. Bei allen *Cyclamen*-Arten sind die Stiele der jungen Knospen so zur Erde gelegt, daß der Stiel nach oben gekehrt ist. Ragt der obere Teil der Knolle aus der Erde heraus, dann biegen sich die Stiele der jungen Knospen nach abwärts über die Knolle und schmiegen sich beim weiteren Wachsen an die Erde. In dieser Lage kann der Knospenstiel eine Länge von 5 cm. erreichen. Wenn die Knolle ganz unter der Erde liegt, muß der Knospenstiel im Anfang unterirdisch wachsen und dann kann er noch länger werden. Daß die Knospenstiele in diesem Entwicklungsstadium unabhängig in ihrer Stellung von der Schwere sind, sieht man daran, daß sie diese Stellung nicht ändern, wenn man sie durch Drehen auf dem Klinostaten dem Einfluße der Gravitation entzieht. Erst wenn die Knospe eine bestimmte Größe erreicht hat und sich dem Öffnen nähert, wird sein Stiel geotropisch reizbar und richtet sich vertikal auf. Bei dieser Bewegung kürzt sich und verengt sich seine Krümmung. Die horizontale Lage der Knospenstiele ist die Folge der Wachstumsverteilung. Zu dieser Zeit wächst der Stiel am basalen

Teile schneller an der oberen (inneren, zu Pflanzenachse gekehrten) Seite, als an der entgegengesetzten. Dies ist auch der Fall mit der apikalen Krümmung. Ist der Stiel der jungen Knospe in seiner Lage ganz unabhängig von der Schwere, so ist seine Lage, und zum Teil auch seine Form, zur Zeit des Blühens, durch die Gravitation bedingt.

Die Unabhängigkeit der jungen Knospensiele von der Schwere hat seine biologische Begründung. Junge und zarte Blütenknospen sind von der starken Transpiration geschützt, wenn sie an der Erde liegen, besonders bei den Arten, bei welchen die Entwicklung der Blätter derjenigen der Blüten vorangeht. Wie schon erwähnt, bildet sich auch bei Knospensielen eine hakenförmige apikale Krümmung aus, welche unabhängig von der Schwere entsteht. Ihre biologische Bedeutung dürfte darin sein, der Knospe den Weg durch die Erde zu bahnen, wenn die Knolle etwas tiefer in der Erde liegt.

Die Verdickung an der Basis der Blütenstiele.

Bei einigen *Cyclamen*-Arten spielt beim Aufrichten der Blütenstiele auch die Verdickung an der Basis eine gewisse Rolle. Liegt bei ihnen die Knolle etwas tiefer in der Erde, so wachsen die Blatt- und Blütenstiele im Anfang unterirdisch und brechen in einem gewissen Abstand von der Knolle ans Licht und erst dann richten sie sich vertikal auf. Die Länge dieses unterirdischen Teiles ist sehr ungleich und scheint nicht von der Tiefe der Knolle in der Erde abzuhängen. So lange der Stiel unterirdisch wächst ist er merklich dünner als sein späterer oberirdischer Teil. Der unterirdische Teil ist auch farblos und ist als Folge des Etiolierens zu betrachten. Wegen seiner Dünne ist er nicht im Stande durch Biegen den langen und durch die Knospe belasteten Stiel aufzurichten. Deshalb verdickt sich der Blütenstiel relativ stark, sobald er aus der Erde dringt. Diese Verdickung tritt plötzlich ein, geht aber nach oben langsam in die normale Stieldicke über (Fig. 2).

Wenn die Knolle der *Cyclame* ganz unter der Erde liegt, wie es meistens bei *C. neapolitanum* der Fall ist, werden die Blätter und die Blüten durch das unterirdische Wachsen ihrer Stiele von der Knolle entfernt. Die biologische Bedeutung dieses Vorganges liegt unzweifelhaft darin, daß dadurch den Blättern und Blüten ein großer freier Raum zur Entwicklung gesichert wird.

Und gerade *C. neapolitanum*, bei welchem diese Verdickung am häufigsten auftritt, ist eine Art, welche viele Blätter und Blüten entwickelt. Diese würden sich gegenseitig in ihrer physiologischen Rolle stören, wenn sie auf einem engen Raume dicht aneinander gedrängt wären, was der Fall wäre, wenn alle vertikal aus der Knolle wachsen würden¹. Dieser unterirdische Teil der Blatt- und Blütenstiele ist sicher auch in einer anderen Hinsicht der Pflanze nützlich. Wie erwähnt, ist er dünn, also leicht biegsam, und dies ist deshalb wichtig, weil der oberirdische Teil der Stiele bei voller Turgeszenz sehr steif und brüchig ist. Wer sich auch nur gelegentlich mit dem Kultivieren von *Cyclamen* befaßt hat, weiß wie leicht ihre Stiele brechen, besonders an der Basis. Sie würden auch in der Natur leicht unter Windanprall oder durch die Tiere brechen, wenn nicht ihr biegsamer unterirdischer Teil diese Gefahr beseitigen oder doch bedeutend vermindern würde. Davon haben mich die Experimente mit *C. neapolitanum* überzeugt, dessen Kulturen dem Windanprall ausgesetzt waren (Fig. 2).

Die basale Verdickung des Blütenstieles dient, wie schon gesagt, dazu, das Aufrichten des Stieles zu ermöglichen. Ohne diese Verdickung könnte der dünne Teil des Stieles nicht die Arbeit leisten, welche notwendig ist, um den relativ langen und mit der Knospe belasteten Stiel aufzurichten. Die Rolle der Verdickung ist also eine rein mechanische und sie ist mit derjenigen zu vergleichen, welche die Verdickung an der Basis der Blattstiele bei vielen Pflanzen hat. Ich versuchte diesen Schluß auch durch Experiment zu begründen. Ich ging dabei von der Voraussetzung aus, daß die Verdickung des Stieles um so größer sein müßte, je länger der Stiel ist, d. h. je größer die Arbeit ist, welche die Verdickung beim Aufrichten des Stieles zu leisten hat. Wird diese Arbeit künstlich vergrößert, so kann man erwarten, daß sich auch die Verdickung dementsprechend vergrößern wird. Nach meinen Beobachtungen an den Pflanzen in der Natur und in den Kulturen ist die Verdickung auch wirklich immer an langen Blütenstielen größer, als an kurzen, wie auf der Fig. 2 zu sehen ist.

Ich hinderte den Stiel sich aufzurichten, indem ich ihn zweckmäßig an ein in die Erde gestecktes Holzstäbchen band. Der Stiel lag nicht auf der Erde, sondern machte mit ihr einen Winkel von 30–40°. Um das Krümmen des Stieles zu verhindern, band

¹ Siehe auch Hildebrand, Die Gattung *Cyclamen*, p. 60, 101–108.

ich ihn der Länge nach an ein Holzstäbchen in der Weise, daß dabei nur der verdickte Basalteil und die apikale Krümmung frei blieben. So war der basale Stielteil während des Blühens ständig im Bestreben sich aufzurichten. Um das Resultat kontrollieren zu können, wählte ich für die Versuche zwei annähernd gleiche Stiele mit gleicher basaler Verdickung, von welchen ich einen auf die oben beschriebene Weise für den Versuch vorbereitete, den anderen zur Kontrolle frei ließ. Nach dem Verblühen fand ich die Verdickung des Versuchsstiemes etwas stärker als bei dem Kontrollstiele. In anatomischer Hinsicht war bei beiden Stielen kein Unterschied zu sehen. Ich habe sechs solche Versuche in gleicher Weise ausgeführt. Sie ergaben alle das gleiche Resultat. Man könnte jedenfalls fragen, ob sich die Blütenstiele nicht ebenso verdickt hätten, auch wenn sie nicht überlastet gewesen wären. Eine größere Anzahl der Versuche würde keinen Zweifel mehr zulassen, ich habe aber weitere Experimente in dieser Richtung aus zwei Gründen für überflüssig gehalten. Erstens, haben alle sechs Versuche gleiches Resultat ergeben und zweitens, ist an anderen Pflanzen festgestellt, daß ein künstliches Belasten der Sproße zu einer stärkeren Entwicklung des mechanischen Gewebes führen kann. Ich betone auch, daß ich mich bei diesen Versuchen nur auf den Vergleich der Verdickung am Anfange und am Abschlusse des Versuches beschränkt habe.

Die Rolle des verdickten Teiles der Blütenstiele kann man auch an den Pflanzen beobachten, welche auf natürlichem Standorte wachsen und welche dem Winde ausgesetzt sind. So sah ich bei *C. neapolitanum*, wie die Stiele mit jungen Blüten sich in ihrem verdickten Teile nach oben krümmen, wenn sie vom Winde zu Erde niedergeworfen werden. Dagegen richten sich die Stiele älterer Blüten zuerst durch das Krümmen der Stielzone oberhalb der Verdickung auf, und zwar um so näher der Blüte, je älter diese ist. Aber auch in diesem Falle geht die Krümmung nach und nach auf den verdickten Stielteil über. Wenn ein Blütenstiel mehrmals nacheinander durch den Wind zu Erde geworfen wird und sich wieder aufrichtet, kann jedes wiederholte Aufrichten Spuren zurücklassen in Form von größeren oder kleineren Krümmungen am verdickten Teile, wobei sich die neue Krümmung über der alten bildet (Fig. 2). Dies geschieht, wie schon gesagt, weil sich das Wachstum mit dem Alter der Blüte von der Basis des Stiemes nach oben verschiebt und dadurch ältere Teile die Fähigkeit verlieren, sich zu krümmen.

Das Wachstum der Blütenstiele

Die Bewegung der Blüten- und Fruchtsstiele kann man nur verstehen, wenn man die Wachstumsverteilung und Veränderungen kennt, denen die Stiele unterworfen sind. Wie die Stiele von *Taraxacum*¹ so, haben auch jene der *Cyclamen*-Arten zwei große Wachstumsperioden. Die erste schließt mit dem Abfallen der Korolle der befruchteten Blüte ab, die zweite fängt gerade in diesem Moment an und dauert bis die Fruchtsstiele ihre Bewegungen beendet haben. Als Knospensstiele, und so lange sie noch in horizontaler Lage sind, wachsen die Stiele gleich schnell in ihrer ganzen Länge. Dies sieht man an der gleichmäßigen Verschiebung der Tuschmarken, die man in gleichen Abständen auf den ganzen Knospensstiel angebracht hat. Erst wenn sich der Stiel geotropisch aufgerichtet hat, zeigt sich der Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit verschiedener Teile. So richtet sich der Stiel vor dem Öffnen der Blüte infolge des schnelleren Wachstums der äußeren (unteren) Seite an der Stielbasis auf. Zu dieser Zeit und später wächst der Blütenstiel schneller im oberen als im basalem Teile, weshalb sich das geotropische Krümmen in späteren Stadien des Blühens selten an der Stielbasis vollzieht, sondern etwas darüber, und zwar um so weiter von der Basis je älter die Blüte ist. Es ist nicht möglich den Zeitpunkt festzustellen, wann das Wachstum an der Basis erlischt, denn jeder Blütenstiel verhält sich in dieser Hinsicht anders. So viel ich feststellen konnte, hängt der ganze Prozeß von der Temperatur und der Beleuchtung ab. Sind diese günstig, so vollzieht sich der Prozeß des Blühens viel schneller und ist auch die Wachstumsfähigkeit des basalen Teiles des Stieles kürzer. Bei einer Temperatur von 12—15° C. und in diffuser Beleuchtung dauert das Blühen bedeutend länger, besonders bei *C. persicum*, als bei Temperaturen über 20° C. und starker Beleuchtung. Regelmäßig hört das Wachstum allmählig von der Basis nach oben derart auf, daß es gerade vor dem Abfallen der Korolle im ganzen Stiele erlischt. Der Stiel kann sich in diesem Stadium in keinem seiner Teile biegen und aufrichten, wenn man ihn horizontal legt. Dies bedeutet, daß das Wachstum zu dieser Zeit auch durch die geotropische Reizung nicht hervorgerufen werden kann. Es erlischt also mit dem Verblühen nicht nur das Wachstum des Stieles, sondern auch seine Empfindlichkeit für den geotropischen Reiz.

¹ Myake, in Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. 16, S. 403.

Aber dadurch, daß sich während der ganzen Zeit des Blühens in einem Teile des Stieles das Wachstum erhält, vermag er sich in diesem Teile zu krümmen und die Blüte in die normale Lage zu bringen, falls sie aus derselben gebracht wird.

Wie man sieht, werden die zwei großen Wachstumsperioden des Stieles durch eine kurze Unterbrechung des Wachstums zu Ende der Blütezeit getrennt. Das Wachsen der Fruchtsiele werde ich an anderer Stelle schildern.

Es muß hervorgehoben werden daß in den Versuchen auch Abweichungen von der zuvor beschriebenen Regelmäßigkeit vorgekommen sind. Bei einer Rasse von *C. persicum*, welche sehr dicke Blütenstiele hat, krümmen sich diese auch im Anfange des Blühens beim Aufrichten nicht an der Basis, sondern in der Mitte oder noch näher der Blüte. Dagegen gab es bei einer anderen Rasse derselben Art Fälle, wo sich die Stiele mit schon alten Blüten an der Basis krümmten, wo man erwarten konnte, daß das Wachstum schon erloschen ist. Der apikale, geotropisch positive Stielteil ist während der ganzen Blütezeit wachstumsfähig.

Die biologische Grundlage der Bewegungen der Blütenstiele

In diesem Abschnitte sind die wichtigsten Tatsachen aus der Biologie der Blüte bei der Gattung *Cyclamen* dargestellt, welche im Zusammenhange mit den Bewegungen der Blütenstiele stehen. Diese Tatsachen finden wir zum Teile bei Delpino, Kerner, Ascherson, Loew und Hildebrand¹.

Die Blüte ist bei allen *Cyclamen*-Arten von gleichem Bau. Dieser zeigt, ebenso wie die Größe und die Farbe der Korolle (bei manchen Arten auch der Geruch der Blüte), daß die Bestäubung der Blüte durch Insekten vermittelt wird. Es ist nur die Frage, inwieweit die Lage und die Konstruktion der Blütenkrone dem Besuche der Insekten angepaßt sind.

Die *Cyclamen*-Blüte ist vertikal abwärts gerichtet, während ihre Kronenzipfel nach oben zurückgeschlagen sind. So ist die Blütenöffnung zwar frei, für den Besuch der Insekten aber da-

¹ Delpino, in Atti di soc. ital. di sc. nat., XVII, 235, 1874.; Kerner, A.: Das Pflanzenleben, 2. Aufl., 373. — Derselbe, in Berichte d. d. Botan. Ges., 1892, 314. Ascherson, P.: Öffnen d. Blüten bei *Cyclamen persicum*. Ber. d. d. Bot. Ges., 1892, 226.; Loew, E.: Blütenbiologische Beiträge. Jahrb. für wiss. Botanik, XXII, 361, 1891. Hildebrand, F.: Die Gattung *Cyclamen*, 128, 1898.

durch ungünstig, daß die Korollenzipfel ihnen keine Unterlage bieten, auf welche sie sich niederlassen und von welcher sie leicht in den Blütenschlund gelangen könnten. Die zurückgeschlagenen Kronenzipfel sind sogar ein Hindernis, daß man den Schlund von oben aus erreichen kann. Die Insekten können in die Blütenöffnung nur von unten gelangen, wobei sie sich nur an den relativ glatten Rand des Schlundes stützen können, denn die Spitze des Kegels, welchen die Antheren in der Mitte des Schlundes bilden, ist als Stützpunkt noch ungünstiger. Aber in beiden Fällen müssen die Insekten die Spitzen der Antheren berühren. Diese sind keilförmig und laufen in eine scharfe Spitze aus. Sie schließen seitlich fest aneinander und bilden einen spitzen Kegel, dessen Spitze bis zur Höhe des Schlundrandes reicht. Nur bei *C. Rohlfianum* ragt die Spitze des Antherenkegels über den Schlund hinaus. Die Antheren öffnen sich zuerst an der Spitze, wobei sich ihre sehr scharfen und steifen Enden etwas nach außen krümmen. Weiteres Öffnen der Antheren geschieht seitlich in der Weise, daß der Blütenstaub nur in den Hohlraum des Antherenkegels gelangen kann, weil nach außen der Antherenkegel lange geschlossen bleibt. So kann der Blütenstaub überhaupt nicht in die Kronenröhre selbst gelangen, d. h. in den Raum der Röhre, welcher außerhalb des Antherenkegels liegt. Deshalb kann auch das Insekt, welches sich in diesen Raum zwängt, um Nektar zu suchen, nicht in Berührung mit dem Blütenstaub kommen. Die Kronenröhre ist an ihrem basalen Teile ausgebaucht und an ihr sind wechselständig mit Kronenzipfeln die Staubgefäße gewachsen. Diese haben sehr kurze und breite Staubfäden, welche ebenfalls den Insekten keinen Eingang in den Hohlraum des Antherenkegels zulassen. So ist es also nicht möglich, daß das Insekt in Berührung mit dem Blütenstaub in der Blüte auf andere Weise gelangt, als durch die Öffnung an der Spitze des Antherenkegels. Wenn sich das Insekt beim Besuche der Blume auf den Rand des Kronenschlundes niederläßt und versucht in den Raum zwischen der Kronenröhre und dem Antherenkegel zu gelangen, muß es mit Teilen des Kopfes die Spitze des Kegels berühren. Bei dieser Berührung fällt der trockene Blütenstaub durch die Öffnung des Kegels auf den Kopf und die vorderen Körperteile des Insektes. Läßt sich das Insekt unmittelbar auf die Spitze des Kegels nieder, so wird der Blütenstaub auf seine Brust und Bauchteile fallen. Wenn dieses Insekt auf dieselbe Weise auch eine andere Blüte besucht, so wird sich

der Blütenstaub teilweise auf die Narbe abstreifen, welche etwas die Spitze des Kegels überragt.

Wie man sieht, zeigt auch die Konstruktion der Blüte neben der Größe und der Farbe der Kronenblätter, daß die Gattung *Cyclamen* entomophil ist. Ascherson hat an *C. persicum* und Hildebrand an einigen anderen *Cyclamen*-Arten häufig den Besuch der Insekten beobachtet. Loew meint, daß die *Cyclamen*-Blüten den Insekten nur den Blütenstaub darbieten. Weil die meisten *Cyclamen*-Arten keinen Nektar in den Blüten haben, meint Hildebrand, daß die Insekten die Blüte der *Cyclamen* nicht nur wegen des Blütenstaubes besuchen, sondern auch wegen der Drüsenhaare, welche sich auf dem Fruchtknoten mancher Arten befinden. Meine Beobachtung bestätigt dies nicht. Bei allen Blüten, wo ich den Besuch der Insekten beobachtet habe, habe ich die Drüsen an dem Fruchtknoten unberührt gefunden. Außerdem können die Insekten überhaupt nicht bis zum Fruchtknoten gelangen, denn ihn schließen vollkommen die Staubbeutel und Staubfäden ab, wie ich es schon oben beschrieben habe.

Kerner meint, daß die Entomophilie und die Anemophilie in den *Cyclamen*-Blüten kombiniert sind. Junge Blüten sind auf Stielen, welche mehr oder weniger vertikal sind. Diese Stellung zeigt Anpassung an den Besuch der Insekten. Später biegt sich der Blütenstiel nach auswärts, damit die Möglichkeit der Übertragung des Blütenstaubes durch den Wind ermöglicht werde. Diese Meinung von Kerner stimmt auch mit der Beobachtung von Hildebrand überein, nach welcher der Blütenstaub gleich nach dem Öffnen der Antheren klumpig ist, so daß er in diesem Zustande nicht durch den Wind verstreut werden kann. Erst später trocknet die ölige, klebrige Masse und die Pollenkörner werden frei und fallen beim Berühren der Blüte aus den Antheren wolkenartig heraus. In solchem Zustande können die Pollenkörner auch durch den Wind verstreut werden.

Kerner's Behauptung, daß der Blütenstaub durch den Wind übertagen wird, läßt sich nicht genau beweisen. Aber seine Meinung, nach welcher sich die Blütenstiele später immer mehr nach außen biegen, und dabei die Blütenöffnung eine andere Lage einnimmt, ist nicht richtig. Es ist wahr, daß sich der Blütenstiel manchmal nach außen neigt, aber das ist nicht immer der Fall. Das müßte jedoch immer oder meistens der Fall sein, wenn diese Neigung die Befruchtung der Blüte zu sichern hätte. Außerdem kann das Biegen der Stiele gar keinen Einfluß auf die Lage der

Blüte haben, da sie durch die Schwerkraft bedingt ist. Der apikale, die Blüte tragende Teil des Stieles, ist unter dem Einfluße des positiven Geotropismus vertikal nach abwärts gebogen, und welche Lage auch der untere Teil des Stieles einnimmt, so wird der apikale Teil die Blüte immer in vertikale Lage bringen, was sehr leicht durch ein Experiment festzustellen ist. Die Blütenöffnung wird in jedem Falle die gleiche Lage zu der Schwere einhalten.

Was die Beobachtungen von Hildebrand betrifft, nach welchen der Blütenstaub zuerst klumpig und später gelockert ist, genügt zu erinnern, daß das nicht nur die Eigenschaft des Pollens bei *Cyclamen* ist. Derselbe Fall ist auch mit dem Pollen vieler anderer entomophilen Pflanzen. Jedenfalls ist es richtig, daß der Pollen bei *Cyclamen* zum größten Teile trocken und locker wird, und daß er in solchem Zustande auf die Narbe kommt, gleichgiltig ob seinen Transport der Wind oder die Insekten vermitteln. In meinen zahlreichen Versuchen wurde immer die Bestäubung der Blüten künstlich mit Erfolg durch das Übertragen des stäubenden Pollens auf die Narbe ausgeführt. Jedenfalls ist Hildebrand's Meinung richtig, nach welcher die Selbstbestäubung, wenn sie überhaupt stattfindet, bei *Cyclamen* nur dann möglich ist, wenn der Blütenstaub trocken ist und aus den Antheren massenhaft wie Staub fällt. Denn die Narbe ist sehr dünn und bietet keine große Fläche dar. Unter solchen Umständen ist die Selbstbestäubung nur so möglich, wenn eine Wolke von Blütenstaub die Narbe allseitig einhüllt. Die Kleinheit der Narbe sowie der Umstand, daß sie ausgehöhlt und vertikal nach abwärts gerichtet ist, sprechen ebenfalls gegen die Anemophilie der Blüte. Denn die Selbstbestäubung kann sich nur dann vollziehen, wenn die Pollenkörner in der Luft schwebend von unten auf die Narbe treffen und in ihre Aushöhlung gelangen. Es ist auch klar, daß die schräge Stellung der Blütenöffnung nicht günstiger für die Übertragung des Pollens durch den Wind wäre, als die vertikale, wie Kerner geglaubt hat.

Wenn die *Cyclamen*-Blüte mit der Öffnung vertikal nach oben gerichtet wäre, könnte der Blütenstaub weder von selbst noch durch Insekten auf die Narbe gelangen. Es ist leicht nach der Konstruktion der Blüte zu verstehen, daß auch die horizontale Stellung der Blütenöffnung kaum günstiger für die Bestäubung wäre. Die normale Stellung der Blüte, wo ihre Öffnung vertikal nach unten gerichtet ist, ist nicht nur die günstigste für die

Befruchtung, sondern geradezu die einzige, welche die Befruchtung sichert. Nun ist es ebenfalls klar, warum die *Cyclamen*-Blüte in der Natur mit der Öffnung vertikal zur Erde gerichtet sein muß und warum die Fähigkeit notwendig ist, diese Stellung während der ganzen Blütezeit unter allen Umständen regulieren zu können. Als Orientierungsorgan dient der Blüte, wie schon erwähnt, der apikale Teil des Stieles, welcher geotropisch positiv und deshalb immer vertikal nach unten gebogen ist. In ihm erlischt die Empfindlichkeit für den geotropischen Reiz nach der Befruchtung und dem Abfallen der Korolle und er streckt sich dann autotropisch gerade.

Die Bewegung der Blütenstiele.

a) Beim Ausschließen des geotropischen Reizes.

Als Vöchting eine Pflanze von *Cyclamen persicum* auf dem Klinostaten horizontal um ihre Achse drehen ließ, bogen sich alle Blütenstiele nach einiger Zeit an ihrer Basis soweit nach außen, daß sie sich auf die Erde im Blumentopfe legten. Die Bewegung betrug also zur Drehungsachse 90°. Das Gleiche ereignete sich auch mit den Stielen jener Blütenknospen, welche vor dem Drehen aufgerichtet waren. Beim Drehen streckte sich sowohl die basale als auch die apikale Krümmung jedes Stieles gerade, woraus Vöchting geschlossen hat, daß die Blütenstiele beim Ausschalten der Gravitation gerade wären, und daß sie horizontal wachsen würden. Vöchting begnügte sich mit diesem Resultate und entfernte die Pflanze vom Klinostaten, ohne sich zu fragen, wie sich die Blütenstiele verhalten hätten, wenn man sie bis zum Abwerfen der Korolle rotiert hätte. Jedenfalls war dies in seinem Versuche nicht möglich, weil er mit einer Pflanze gearbeitet hat, welche aus der Erde genommen worden war und welche beim längeren Drehen auf dem Klinostaten welken würde. Ich habe meine Versuche immer mit unverletzten Topfpflanzen ausgeführt und als ich Vöchting's Versuch wiederholte, zeigte es sich, daß sich die Stiele jüngerer und älterer Blüten ungleich verhalten. Deswegen mußte zuerst festgestellt werden, wie sich ein Blütenstiel verhalten wird, wenn er ständig rotiert wird vom Augenblicke an wo sich seine Blüte öffnet bis zum Moment des Abwerfens der Korolle nach erfolgter Befruchtung. Dies dauert 7—10 Tage. Da die Bewegung des Stieles im Dienste der Blüte stehen muß und da sie von dem

normalen Verlaufe der physiologischen Prozesse in der Blüte abhängig ist, so war es notwendig, den normalen Ablauf dieser Prozesse durch künstliche Bestäubung zu sichern. Für Versuche in obigem Sinne nahm ich ebenfalls *C. persicum*.

Als sich eine Blüte in der Nacht zwischen 18. und 19. März öffnete, brachte ich die Pflanze auf den Klinostat und ließ sie horizontal um ihre Achse drehen. Schon am nächsten Tage krümmte sich der Blütenstiel so weit nach außen, daß er auf die Topferde zu liegen kam. Dagegen streckte sich die apikale Krümmung bedeutend langsamer, denn sie wurde erst am zweiten Tage vollständig ausgeglichen (Fig. 3). Die Lage, welche der Stiel auf dem Klinostate angenommen hat, blieb bis zum 26. März. Im Laufe dieses Tages fiel die Blumenkrone ab und noch an demselben Tage fing der Stiel an, sich wieder aufzurichten. Schon am 27. März erreichte er die frühere (normale) Lage. Der apikale Teil blieb dabei unverändert. Bei weiterem Rotieren blieb der Stiel in dieser Stellung bis 18. April, an welchem Tage er begann sich neuerdings abwärts zu biegen. Jetzt erfolgte das Biegen in der oberen Stielhälfte, aber in derselben Ebene wie früher. Am 27. April war der Stiel halbkreisförmig nach außen gebogen. An diesem Tage habe ich den Versuch unterbrochen und die Pflanze in die normale Lage wiedergebracht. Der Stiel änderte aber die am Klinostaten zuletzt angenommene Lage nicht mehr bis zur Fruchtreife. Dasselbe Resultat ergaben noch zwei Blütenstiele derselben Pflanze, deren Blüten sich auf dem Klinostaten geöffnet haben.

Die Stiele älterer Blüten verhalten sich auf dem Klinostaten anders. Je nach ihrem Alter können sie zwei ganz verschiedene Resultate ergeben. Hat die Blüte ungefähr die erste Hälfte der Blütezeit vollendet oder sie etwas überschritten, so biegt sich ihr Stiel beim Drehen auf dem Klinostaten nicht an der Basis, sondern in der Mitte oder in der oberen Hälfte. Auch dieses Krümmen des Stieles erreicht den Winkel von 90° . Die apikale Krümmung streckte sich noch langsamer als bei jungen Blüten. Nach einigen Tagen tritt die Umkehr ein. Der nach außen gebogene Teil des Stieles kehrt wieder in die frühere (normale) Lage zurück. Wie man sieht, besteht der Unterschied im Verhalten der Stiele junger und älterer Blüten nur darin, daß die Stiele älterer Blüten sich nicht an der Basis biegen, sondern in der oberen Hälfte. Dies erklärt sich durch die Wachstumsverteilung in verschiedenen Altersstufen des Stieles. Das Wachstum erlischt mit

dem Alter des Blütenstieles allmählig von der Basis zur Spitze. Deshalb werden sich jene Blütenstiele auf dem Klinostaten gar nicht biegen, deren Blüten an das Ende ihrer Blütezeit angelangt sind. Zu dieser Zeit ist in den Stielen das Wachstum vorübergehend ganz erloschen.

Anders ist der Fall wieder bei jenen Blütenstielen, bei denen sich vor dem Abschluß des Blühens das Wachstum nur noch in dem oberen Drittel erhalten hat. Sie werden sich gar nicht nach außen biegen, sondern sie werden sich noch mehr aufrichten, d. h. sie werden sich der Drehungsachse nähern. Die Bewegung vollzieht sich natürlich im oberen Drittel des Stieles und kann nur soweit gehen, daß dieser Stielteil parallel mit der Pflanzenachse läuft. Es kommt dabei also zu keiner Überbiegung. Das gleiche Resultat wie *C. persicum* ergaben auch Versuche mit *C. neapolitanum* und *C. africanum*. Wir können diese Resultate folgenderweise zusammenfassen:

Vöchting's Meinung, daß die Blütenstiele beim Ausschluß der Schwere ständig horizontal wachsen würden, ist nicht richtig, aber es ist richtig, daß sich in diesem Falle die apikale Krümmung nicht bilden würde. Zu Anfang des Blühens biegen sich die Stiele beim Ausschluß der Gravitation an ihrer Basis, mit dem Alter der Blüte verschiebt sich die Biegungszone immer mehr nach der Spitze, weil das Wachstum in diesem Sinne allmählig im Stiele erlöscht. Wenn das Erlöschen des Wachstums die zwei unteren Drittel des Stieles erfaßt hat, so biegt sich das oberste, noch wachstumsfähige Drittel des Stieles gar nicht mehr nach außen, sondern es richtet sich auf.

Nach diesen Erfahrungen drängt sich die Frage auf, wie die Bewegungen der Blütenstiele beim Ausschalten der Gravitation zu erklären sind? Sie werden in der Natur unter normalen Lebensverhältnissen der Pflanze nicht ausgeführt. Sie haben also biologisch keinen Zweck. Der apikale Teil des Blütenstieles, welcher unter dem Einfluße der Schwere gebogen ist, streckt sich autotropisch mit dem Aufhören des Schwerkraftreizes. Vöchting schreibt dem Autotropismus auch das Krümmen des übrigen Stieles zu, aber die experimentellen Resultate, welche wir kennen gelernt haben, schließen diese Voraussetzung aus. Gegen sie spricht zunächst die Tatsache, daß die Lage, welche der Stiel beim Ausschluß der Schwere annimmt, eine vorübergehende ist. Außerdem biegen sich ältere Blütenstiele gar nicht nach außen, sondern in entgegengesetzter Richtung.

Die Erklärung dieser Erscheinung muß in der Wachstumsverteilung in den Blütenstielen während ihrer Entwicklung gesucht werden. Denn wir haben gesehen, daß die Stiele junger Knospen immer an die Erde geschmiegt sind und daß sie in dieser Lage unabhängig von der Schwere sind. In diesem Altersstadium wächst die innere (obere) Seite des Stieles an der Basis schneller als die äußere (untere). Dadurch biegt sich der Stiel nach außen zur Erde. Ist die Knospe schon erwachsen, so wird ihr Stiel geotropisch reizbar und als Folge davon tritt ein schnelleres Wachstum der äußeren Seite an der Stielbasis ein, wodurch der Stiel vertikal aufgerichtet wird. Wenn man nun durch das Drehen auf dem Klinostaten den geotropischen Reiz ausschaltet, kehrt der Stiel wieder in die horizontale Lage zurück, denn es kehren in ihm auch frühere Wachstumsverhältnisse zurück. Mit dem Alter der Blüte, und wahrscheinlich infolge der inneren physiologischen Veränderungen, ändern sich die Wachstumsverhältnisse in den Blütenstielen so, daß die „Epinastie“ der jungen Stiele durch die „Hyponastie“ bei den älteren abgelöst wird.

Die Ausdrücke Epinastie und Hyponastie bezeichnen Wachstumsverhältnisse entgegengesetzter Seiten bei dorsiventralen Organen. Aber die Blütenstiele der *Cyclamen*-Arten haben radialen Bau und deshalb ist die Anwendung dieser Bezeichnungen für sie, streng genommen, nicht richtig. Sie sind hier gebraucht, um genau die Wachstumsverhältnisse im Stiele zu charakterisieren, welche in allem an das Wachstum dorsiventraler Organe, welche Bewegungen ausführen, erinnern. Noch mehr, die Blütenstiele verhalten sich tatsächlich, trotz ihres radialen Baues, physiologisch dorsiventral. Ein Zeichen dafür ist auch die Tatsache, daß die Blütenstiele ihre Bewegungen immer in derselben Ebene ausführen. Die physiologische Dorsiventralität der Stiele ist, wie es scheint, nur auf die Wachstumsverteilung beschränkt, denn die Reaktion auf den geotropischen Reiz ist davon unabhängig. Dies sieht man daran, daß sich der Blütenstiel ohne Torsion (nach oben) aufrichtet, wenn man ihn horizontal auf die Flanke legt. Ähnlich verhalten sich auch die Blütenstiele von *Viola odorata* (Vöchting, l. c., 139).

b) Die Bewegungen der Blütenstiele unter dem Einfluße der Schwere.

In dem vorangehenden Abschnitte haben wir die Bewegungen der Blütenstiele beim Ausschalten der Gravitation kennen

gelernt. Hier werden Versuche und Resultate mitgeteilt, welche zeigen, wie sich dieselben Organe verhalten, wenn man sie unter normalen Verhältnissen aus der Gleichgewichtslage bringt. Denn eine Verschiebung dieser Lage kann auch in der Natur unter dem Einflusse des Windes oder der Tiere eintreten.

Wir haben gesehen, daß das Aufrichten des Stieles durch das geotropische Krümmen des basalen Stielteiles zustande kommt, während die Aufgabe des apikalen, kurzen und geotropisch positiven Stielteiles ist, die Blütenöffnung vertikal nach abwärts zu bringen. Die basale Krümmung des Blütenstieles richtet also diesen auf, die apikale aber biegt die Stielspitze abwärts. Beide Krümmungen vollziehen sich gleichzeitig und unter demselben Reizanlaß. Wenn der Zweck dieser zwei antagonistischen Krümmungen nur der wäre, die Blütenöffnung vertikal nach abwärts zu richten, so würde der apikale Stielteil allein genügen. Aber die Blüte muß in die Höhe über die Blätter gelangen, um sich dem Besuche der Insekten auszusetzen, und in diese Lage wird sie durch die Krümmung des basalen Stielteiles gebracht. Schon die Tatsache, daß die Enden des Blütenstieles unter dem Einflusse der Schwere gleichzeitig entgegengesetzte Bewegungen ausführen, zeigt, daß die eine Bewegung unabhängig von der anderen ist. Von dieser Unabhängigkeit habe ich mich auch durch die Versuche überzeugt, die ich hier gar nicht anzuführen brauche.

Die Bewegung der Fruchtsiele.

Nach dem Abfallen der Blumenkrone wird der Blütenstiel zum Fruchtsiel und fängt an sich durch Wachstum zu verlängern und zu krümmen. Das Abfallen der Korolle ist ein sicheres Zeichen auch dafür, daß sich die Befruchtung der Blüte vollzogen hat. Denn beim Ausbleiben der Befruchtung welkt regelmäßig der Stiel und sinkt herab noch ehe die Blumenkrone abgefallen ist¹. In vielen Versuchen mit verschiedenen *Cyclamen*-Arten habe ich keinen einzigen Fall beobachtet, wo sich ein Stiel angefangen hätte zu biegen, ehe die Korolle abgefallen war. Im Gegenteil können bei jenen Arten, welche im Frühjahre blühen, wie z. B. *C. persicum*, über 24 Stunden nach dem Abfallen der Korolle verstreichen, ehe die Fruchtsiele ihre Bewegungen anfangen. Dies steht jedenfalls mit den Wachstumsbedingungen in

¹ Vergl. Vöchting, l. c., 135.

Zusammenhang, denn bei einer günstigen Temperatur und normaler Beleuchtung habe ich niemals eine derartige Verspätung der Fruchstielbewegung beobachtet. Ich betone besonders, daß auch die Beleuchtung dabei vom Einfluße ist, denn in den Versuchen mit den Pflanzen, welche während des Blühens in der Dunkelkammer gehalten wurden, traten die Bewegungen der Fruchstiele 2—3 Tage nach dem Abwerfen der Korolle ein. Wahrscheinlich fallen die Blumenkronen im Dunkel früher ab, wie es bei anderen Pflanzen beobachtet wurde¹.

Es wurde schon hervorgehoben, daß die Bewegungen der Fruchstiele bei den *Cyclamen*-Arten nicht alle gleichartig sind, und daß dieselben auf zwei verschiedene Weisen ausgeführt werden. Bei *C. persicum* biegen sich die Fruchstiele an ihrer Basis nach abwärts und legen sich mehr oder weniger auf die Erde nieder, während sich die Fruchstiele bei allen anderen *Cyclamen*-Arten spiralig einrollen.

a) Die Bewegung der Fruchstiele bei *C. persicum*.

Wenn die Krone abgefallen ist, fängt der Stiel bei günstigen Belichtungs- und Temperaturverhältnissen bereits nach einigen Stunden an sich nach abwärts zu biegen. Dieser Prozeß geht häufig so schnell, daß der Stiel in 4—6 Stunden aus der vertikalen in die horizontale Lage übergeht. Es ist natürlich, daß sich nicht alle Fruchstiele in dieser Hinsicht unter gleichen äußeren Verhältnissen gleich verhalten. Selbst die Stiele der selben Pflanze zeigen bedeutende Unterschiede. Auch die Biegestelle des Stieles ist nicht immer die gleiche, sie fällt immer mit dem am schnellsten wachsenden Teile des Stieles zusammen. Diese Zone kann verschiedene Teile umfassen, aber sie ist meistens an der Basis oder in der Mitte des Stieles. In einer Kulturrasse von *C. persicum*, welche relativ dünne Stiele hat, vollzieht sich das Biegen in der Regel an der Basis, derart, daß sich der Stiel zuerst der ganzen Länge nach auf die Erde legt. Wie sich das Biegen später nach und nach auf die anderen Teile des Stieles überträgt, bekommt dieser immer mehr das Aussehen eines Bogens, der sich mit dem Alter verengt. Durch dieses Biegen kann der Stiel die Form eines Reifen einnehmen, ja so-

¹ Fitting, H.: Beeinflussung der Orchideenblüte durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Bot., I. Derselbe, Weitere entwicklungsphysiol. Unters. an Orchideenblüten. Ibid., II, 225.

gar eine kurze Spirale bilden (Fig. 5b). Beim Biegen erreicht die Fruchtkapsel die Erde. Wenn die Erde fest ist, so rutscht die Fruchtkapsel unter dem Drucke zur Seite und der Bogen geht aus der vertikalen Lage in die schräge über, und der Stiel kann sich auf die Erde legen. In diesem Falle kann er sich unter der Blattrosette so biegen, daß er sich ganz unter ihr versteckt.

Bei einer anderen Kulturrasse von *C. persicum* waren die Blütenstiele kurz und in ihrer unteren Hälfte relativ sehr dick. Diese Stiele krümmten sich nach dem Abfall der Krone immer in der Mitte oder etwas oberhalb dieser. Die Krümmung erstreckte sich später immer mehr auch gegen die Basis und die Spitze und das Endresultat war dasselbe wie bei dünnstieligen Rassen. Es ist wichtig, daß der Fruchstiel sich beim Biegen den Raumverhältnissen anpassen kann. Während sich der Fruchstiel zu Erde senkt, streckt sich seine apikale Krümmung gerade.

Nach Darwin senkt sich der Fruchstiel bei *C. persicum* wahrscheinlich unter dem Einfluße des negativen Phototropismus, während Vöchting als Ursache dieser Bewegung eine Kombination von negativem Phototropismus und positivem Geotropismus vermutet. Nach ihm kan es keinem Zweifel unterliegen, daß die erste Bewegung des Stieles nach der Befruchtung durch den negativen Phototropismus bedingt ist, er betont aber gleichzeitig, daß die Frage weder von ihm noch von Darwin experimentell entschieden wurde.

Ausgenommen *C. persicum* erfolgt bei allen anderen *Cyclamen*-Arten das Einrollen der Fruchstiele vollkommen unabhängig von Licht- und Schwerkraftreiz. Die Bewegung vollzieht sich autonom, bedingt vielleicht durch die inneren physiologischen Prozesse, welche sich im Fruchstiele nach der Befruchtung der Blüte abspielen. Aber es drängt sich dabei die Frage auf, warum sich die Fruchstiele von *C. persicum* anders verhalten sollten. Um festzustellen, ob auch bei dieser Art die Bewegungen der Fruchstiele autonom erfolgen, müssen die Pflanzen dem Einfluße der Schwerkraft und der Beleuchtung entzogen werden. Dies geschieht, wenn man die Pflanzen im Dunkel auf dem Klinostaten horizontal um die Achse drehen läßt. Da solche Versuche keine übereinstimmenden Resultate ergaben, mußte an die Wachstumsstörung gedacht werden, welche möglicherweise durch Ausschluß des Lichtes eingetreten ist. Deswegen wendete ich ein anderes Verfahren an, indem ich zuerst einen und dann den anderen Faktor ausgeschaltet habe. So habe ich einige blühende

Pflanzen in die Dunkelheit gebracht, wo sie in normaler Lage bis zum Schluß des Blühens stehen blieben. Die Bewegung der Fruchstiele erfolgte bei allen Pflanzen auf dieselbe Weise. Da längeres Verweilen der Blüte im Dunkeln zu frühzeitigem Abfallen der Krone führt, so wählte ich für die Versuche solche Blüten, welche nahe am Ende ihres Blühens waren und deren Blumenkrone in 2—4 Tagen auch an dem Lichte abfallen würden. Dieser Zeitpunkt ist demjenigen nicht schwer zu erraten, der sich längere Zeit mit der Beobachtung des Vorganges des Blühens bei *Cyclamen* beschäftigt hat. Bei den in dieser Weise ausgeführten Versuchen haben sich die Fruchstiele immer im Dunkel auf dieselbe Weise gebogen wie am Lichte. Der Unterschied zeigte sich nur darin, daß das Biegen der Stiele im Dunkel etwas langsamer vor sich gegangen ist. Das Biegen der Fruchstiele ist also unabhängig vom Lichte. Dieses Resultat wurde auch durch die Versuche bestätigt, welche ich in derselben Weise wie Vöchting ausgeführt habe. Er hielt nämlich die Pflanze am Fenster und beobachtete, daß ein Fruchstiel sich in der Richtung gegen das Zimmer gekrümmt hatte, während ein anderer Stiel in der schrägen Richtung gegen das einfallende Licht sich beugte. Es muß betont werden, daß Vöchting's Meinung insoferne richtig ist, als die Blütenstiele von *Cyclamen persicum* tatsächlich phototropisch sind und sich bei einseitiger Beleuchtung zum Lichte neigen, aber es ist für die Biegung der Fruchstiele ein anders Moment maßgebend. In der Regel biegen sich die Fruchstiele immer nach außen in der Ebene der apikalen Krümmung. Wie schon erwähnt, zeigt die Blütenkrümmung die Biegrichtung der Fruchstiele an. Deswegen biegen sich diejenigen Fruchstiele zum Lichte, deren apikale Krümmung in dieser Richtung orientiert ist, während sich in entgegengesetzter Richtung oder seitwärts diejenigen Fruchstiele biegen werden, deren apikale Krümmung diese Richtung anzeigt. Jede *Cyclamen*-Art ist mehrblütig und die Blüten sind zu der Pflanzenachse so gestellt, daß ihre Öffnung nach außen gerichtet ist, wie in Fig. 1. Die Blüten sind also strahlig um die Pflanzenachse so orientiert, daß die apikale Krümmung jeder Blüte in einer der Radialebenen liegt. Die Biegung jedes Fruchstieles erfolgt nach außen und vollzieht sich in der Ebene der apikalen Krümmung. Auf diese Weise nützen die Stiele rationell den freien Raum für ihre Bewegungen aus, ohne sich gegenseitig zu stören. (Fig. 5 und 6). Diese Regelmäßigkeit ist Darwin und Vöchting entgangen, deshalb

ist es wahrscheinlich, daß sie in ihrem, der Zahl nach ungenügenden Versuchen, die Biegung gerade solcher Fruchtsiele beobachtet haben, deren apikale Krümmung vom Lichte abgewendet war oder schräge gegen dasselbe gestanden ist. Auch in meinen Versuchen kamen Fälle vor, wo sich der Fruchtsiel schräg oder senkrecht zur apikalen Krümmung gebogen hat, aber solche Fälle waren sehr selten. Dagegen habe ich nie beobachtet, daß sich der Fruchtsiel in entgegengesetzter Richtung von der apikalen Krümmung gebogen hätte.

Es mußte noch festgestellt werden, ob die Bewegung der Fruchtsiele bei *C. persicum* von der Gravitation abhängig ist. Da die Versuche auf dem Klinostate ausgeführt werden mußten, und da sie sehr lange Zeit in Anspruch nehmen und ich nur einen Apparat besessen habe, so mußten sich die Versuche auf einige Jahre erstrecken. Um die Zahl der Beobachtungen zu vermehren, wählte ich für die Versuche Pflanzen mit vielen Blüten. In einem der Versuche hatten sich drei Blüten fast gleichzeitig während des Drehens auf dem Klinostaten geöffnet und ihre Stiele haben sich nach dem Abfallen der Korolle auf die Topf-erde niedergebogen, genau in derselben Weise wie bei den Kontrollpflanzen unter normalen Verhältnissen (Fig. 5b). Noch zwei Versuche, welche ich im Jahre 1911 ausführte, ergaben dasselbe Resultat. Sie zeigen also, daß die Bewegung der Fruchtsiele bei *C. persicum* unabhängig von der Schwere erfolgen kann. Es muß aber gleich hervorgehoben werden, daß sich alle Fruchtsiele auf dem Klinostaten nicht gleich verhalten, was mich veranlaßt hat, die Zahl der Versuche zu vermehren. Es zeigte sich, daß bei derselben Pflanze manche Fruchtsiele die Bewegung vollkommen normal ausführten, während andere sich entweder gar nicht bewegen oder die angefangene Bewegung unterbrechen. Deswegen sollte festgestellt werden wie sich diejenigen Stiele verhalten werden, welche unter normalen Verhältnissen nach dem Abwerfen der Korolle angefangen haben sich zu biegen, wenn man sie dem Einfluße der Schwere entzieht. Solche Fruchtsiele haben also ihre Bewegung unter dem Einfluße der Schwere angefangen und wenn diese Bewegung auf dem Klinostate zum Stillstand gebracht würde, so würde es bedeuten, daß für sie eine ständige geotropische Reizung notwendig ist. Die Versuche in dieser Richtung ergaben zweierlei Resultate. Manche Fruchtsiele setzten auch beim Drehen auf dem Klinostaten ihre Bewegung normal fort und führten sie relativ schnell zum Abschlusse, während

andere die angefangene Bewegung nach einiger Zeit vollständig einstellen. Es schien, daß bei diesen Fruchtsielen für die Fortsetzung der Bewegung eine dauernde geotropische Reizung notwendig ist.

Ich habe nicht unterlassen zu beobachten, wie sich die Fruchtsiele von *C. persicum* in inverser Lage verhalten. Da die Blütenstiele, mit Ausnahme ihres apikalen Teiles, geotropisch negativ sind, so werden sie sich in inverser Lage nach oben krümmen und die Stellung einnehmen, in welche sie unter normalen Verhältnissen als Fruchtsiele zu liegen kämen. In solchem Falle hätten wir also keine neue Angabe über die Bewegung der Fruchtsiele bekommen. Wenn wir aber die Pflanze gegen Ende des Blühens in inverse Lage bringen würden, müßte das Resultat ganz anders sein. Zu der Zeit ist das Wachstum im Blütenstiele fast erloschen oder es ist höchstens auf die kurze Zone unter der Blüte beschränkt. Deshalb werden sich solche Stiele in inverser Lage nicht mehr aufrichten können, sondern sie werden vertikal nach unten gerichtet sein oder sie werden sich an der Spitze etwas zur Seite neigen. In solchem Falle wird es möglich sein, die Bewegung des Stieles nach dem Abfallen der Korolle zu beobachten. In meinem Versuche blieb die Pflanze fünf Wochen in inverser Lage und die Figur 7 zeigt den Zustand am Ende der zweiten Woche. Auf dem Bilde sieht man dasselbe Resultat, wie es auch die Versuche auf dem Klinostaten ergeben haben. Vier der Fruchtsiele haben sich nach oben gebogen, sie haben also dieselbe Stellung eingenommen, als wäre die Pflanze in der normalen Lage gewesen. Diese Stiele zeigen in ihrer Bewegung Unabhängigkeit von der Schwerkraft. Einige andere Stiele zeigen nur die Tendenz, sich nach oben zu krümmen. Sie haben ihre Lage nach 35 Tagen nicht geändert und als die Pflanze nach dieser Zeit in die normale Lage zurückgebracht wurde, änderten diese Stiele ihre Lage bis zur Fruchtreife nicht.

Es wurde also durch die verschiedenen Versuche für die Bewegung der Fruchtsiele von *C. persicum* folgendes festgestellt:

1. Die Fruchtsielbewegungen sind vom Lichte unabhängig.
2. Die Bewegungen können auch vollkommen unabhängig von der Schwere erfolgen. Sie sind also als autonom zu betrachten.

3. Bei derselben Pflanze führen manche Fruchtsiele autonom ihre Bewegungen aus, während die anderen für dieselben des geotropischen Reizes bedürfen. Diese letzteren zeigen un-

gleiche Abhängigkeit von der Gravitation. Für manche derselben ist die Gravitation nur als Auslösefaktor notwendig, die weitere Bewegung erfolgt dann ohne geotropische Reizung. Die anderen wieder können die Bewegung nur unter der ständigen geotropischen Reizung ausführen.

Ich bemerke noch, daß das verschiedene Verhalten der Fruchstiele bei derselben Pflanze mich vor die Frage stellte, ob der geotropische Reiz hier überhaupt den Charakter eines tropischen Reizes hat. Die experimentellen Resultate zwingen mich anzunehmen, daß der geotropische Reiz, wenn nicht ausschließlich, so doch hauptsächlich den Charakter eines auslösenden Reizes hat. Dafür sprechen besonders diese Momente:

a) Die Tatsache, daß die Bewegung, welche unter dem Einfluße der Schwere angefangen hat, ohne Unterbrechung und Änderung auch dann fortgesetzt wird, wenn der Einfluß der Schwere ausgeschaltet wird.

b) Die Fruchstiele von *C. persicum* krümmen sich stark bogenförmig, manchmal sogar kreisförmig, ein. Wenn die Bewegung vom positiven Geotropismus abhängig wäre, könnte es zu solchen Krümmung überhaupt nicht kommen.

Aus diesen Gründen muß ich folgern, daß die Schwere bei denjenigen Fruchstielen, deren Bewegung unzweifelhaft von dem geotropischen Reize abhängig ist, nicht die Richtung der Bewegung beeinflußt, sondern daß sie nur das Wachstum auslöst.

In Bezug auf die Zweckmäßigkeit der Fruchstielbewegungen ist es unzweifelhaft, daß diese bei *C. persicum* eine primitivere Form darstellen als bei allen anderen *Cyclamen*-Arten. Denn die Schnelligkeit und Krümmungsart der Fruchstiele bei allen diesen Arten zeigen eine größere Anpassung an die Lebensverhältnisse (zum Schutze der Frucht) als *C. persicum*. Denn während man bei dieser Art noch deutlich die Spuren der Abhängigkeit der Fruchstielbewegungen vom geotropischen Reize sieht, ist diese Abhängigkeit bei den anderen Arten vollkommen verschwunden, wie wir noch sehen werden.

Wenden wir uns dem Verhalten der apikalen Stielkrümmung zu. Bei *C. persicum* haben schon Darwin und Vöchting beobachtet, daß sich diese Krümmung nach dem Abwerfen der Korolle gerade streckt. Wie wir gesehen haben streckt sich dieselbe Krümmung während des Blühens beim Ausschalten der Gravitation autotropisch. Nun ist die Frage, ob die Geradestreck-

ung der Krümmung nach dem Abfallen der Blumenkrone ebenfalls autonom ist oder sie jetzt eine tropistische Bewegung darstellt. Denn diese Krümmung ist beim Aufblühen durch den Einfluß des positiven Geotropismus entstanden und wenn sie sich nach dem Verblühen (nach dem Abfall der Korolle) gerade streckt, so könnte dies nach dem Erlöschen der geotropischen Empfindlichkeit autotropisch geschehen. Es könnte aber diese Geradestreckung nach der erfolgten Umstimmung eintreten, d. h. es könnte im apikalen Teile des Stieles postfloral der positive Geotropismus durch den negativen abgelöst werden. Man muß noch beachten, daß der apikale Stielteil durch das Senken des Fruchstieles seine Stellung zur Schwere ändert. Die Geradestreckung der Krümmung könnte einfach die Folge der veränderten Stellung sein. Um diese Frage zu lösen, mußte der Versuch so angestellt werden, daß die Gravitation ausgeschaltet wird, und daß der Fruchstiel an Ausführung seiner Senkung verhindert wird. Dies geschah in der Weise, daß man den Blütenstiel in seiner normalen Lage durchs Binden an ein Holzstäbchen fixierte. Dies mußte vor dem Abfallen der Korolle geschehen, um die Pflanze gleich nach dem Verblühen auf dem Klinostaten drehen zu lassen. Die apikale Krümmung streckte sich gerade. Diese Bewegung ist also vom Geotropismus überhaupt unabhängig, wie auch zu erwarten war. Dasselbe Resultat ergab auch ein Versuch, welcher in anderer Weise angestellt war. Ich werde ihn wegen der Methode anführen. Es wurde ein Blütenstiel zu einer Zeit an ein Stäbchen festgebunden (wo er normale Lage angenommen hatte und wo die apikale Krümmung ausgebildet war), ehe sich die Blüte geöffnet hatte (Fig. 8a). Der Stielteil, welcher diese Krümmung bildet, ist sehr kurz, kaum 4 mm. lang. Er streckt sich nach dem Verblühen vollkommen gerade. Nach einiger Zeit tritt aber wieder eine Abwärtskrümmung des oberen Teiles des Stieles ein, an welcher eine andere Stielzone beteiligt ist. Diese Krümmung führte nämlich ein Stielteil aus, welcher bedeutend tiefer unter der Fruchtkapsel liegt, als die Krümmungszone des apikalen Teiles, welcher bei dieser Bewegung gerade bleibt. Der apikale Stielteil streckt sich postfloral gerade und bleibt unverändert, wenn er durch Krümmungen des unteren Fruchstielteiles in verschiedene Lagen zur Schwerkraftichtung gebracht wird.

Wir haben die biologische Rolle der apikalen Stielkrümmung bereits besprochen. Fragen wir uns nun über die biolo-

gische Bedeutung der Geradestreckung dieser Krümmung nach dem Verblühen, so ist es klar, daß die hakenförmige Endkrümmung den Fruchstiel hindern könnte, seine Abwärtsbewegung zu vollziehen und die Frucht in den Schutz auf die Erde zu bringen. Denn es könnte diese Krümmung beim Abwärtsbiegen des Stieles an fremde Pflanzenteile stoßen und sich an sie festhängen. Ohne diese Krümmung wird der Stiel leicht von dem Hindernisse abgleiten, was man auch durch einen Versuch leicht feststellen kann.

b) Die Bewegung der Fruchstiele bei den anderen *Cyclamen*-Arten.

In diesem Abschnitte sind die Resultate der Versuche dargestellt, welche ich mit den Arten *C. neapolitanum*, *africanum*, *europaeum*, *cilicicum* und *graecum* ausgeführt habe, deren Stiele sich nach dem Blühen spiralig eindrehen. Besonders viel habe ich mit *C. neapolitanum* und *graecum* gearbeitet, denn sie stellen in Hinsicht auf die Biegung der Fruchstiele zwei Typen dar. Durch das Rotieren der Pflanzen auf dem Klinostaten in horizontaler Lage habe ich festgestellt, daß sich das Einrollen der Fruchstiele bei allen Arten, welche oben angeführt sind, unabhängig vom geotropischen Reize vollzieht. Diese Bewegung ist autonom, denn sie ist auch ebenso unabhängig von der Beleuchtung. Wie bei *C. persicum* fängt auch bei all diesen Arten das Krümmen der Fruchstiele nach dem Abfallen der Krone an. Die Krümmungsebene des Fruchstieles ist dieselbe wie bei *C. persicum*, das heißt, sie deckt sich mit der apikalen Krümmungsebene. Wenn der Fruchstiel manchmal ausnahmsweise das Krümmen in einer anderen Ebene ausführt, so geschieht dies in der Regel unter dem rechten Winkel mit der Ebene der terminalen Krümmung. Auch hier, wie bei *C. persicum*, erfolgt das Krümmen infolge schnelleren Wachstums der inneren (oberen) Seite. Bei *C. neapolitanum*, *africanum*, *europaeum* und *cilicicum* krümmen sich die Fruchstiele in der Form einer Taschenuhrspirale ein und ich habe diese Krümmungsform Typus *neapolitanus* benannt, während das unregelmäßige Krümmen bei *C. graecum* den Namen Typus *graecus* bekommen hat. In beiden Fällen wird die Frucht durch die Krümmung des Stieles auf die Erde gebracht.

Typus *neapolitanus* wird durch das spiralige Einrollen des Fruchstieles charakterisiert. Diese Bewegung beginnt

am oberen Ende unmittelbar unter der apikalen Krümmung und deshalb erscheint das Einrollen des Stieles wie die Fortsetzung dieser Krümmung. In der Tat streckt sich die apikale Krümmung mehr oder weniger während des Einrollens des übrigen Stieles. Es kommen Fälle vor, wo das Einrollen nicht an der Spitze sondern an der Basis des Stieles anfängt, wie in Fig. 10. Wenn das Einrollen beendet ist, erfolgt häufig ein Zusammenziehen der Spiralgänge wie bei den Ranken. Hildebrand hat die Lage genau beschrieben, welche die Fruchtkapsel gegen die Spirale einnehmen kann. Am häufigsten wird sie durch die Gänge der Spirale zugedeckt. Wenn der Fruchstiel an der Basis stark verdickt ist, daß er in diesem Teile keine enge Spirale bilden kann, so legt er sich manchmal zur Seite auf die Erde. Durch diese Bewegung wird auch die Frucht zu Erde gebracht.

Typus *graecus*. Das Krümmen der Fruchstiele bei *C. graecum* geschieht in der Weise, daß sich der Stiel zuerst an der Basis krümmt, und zwar in der Richtung der apikalen Krümmung. Dabei legt sich der Stiel zur Erde und in dieser Lage kann er auch 24 Stunden bleiben, ohne daß sich an ihm irgend eine Veränderung bemerken läßt. Aber das geschieht ziemlich selten. Gewöhnlich beginnt sich der Stiel nach dieser Bewegung an mehreren Stellen gleichzeitig zu krümmen, was auch während der Bewegung des Stieles aus vertikaler Lage in die horizontale geschehen kann. Die Kontraktion des Stieles kann sich in ganz regelmäßigen Spiralkrümmungen abwickeln, wie es beim Typus *neapolitanus* der Fall ist. Aber in den meisten Fällen biegt sich der Stiel in Form unregelmäßigen Krümmungen in verschiedenen Richtungen, wie dies Fig. 9 zeigt. Durch dieses gleichzeitige Krümmen des ganzen Stieles kontrahiert sich dieser relativ schnell und bringt in kurzer Zeit die Frucht zur Erde und unter den Schutz der Blätter. Gleich nach dem Abwerfen der Krone beginnt sich die apikale Krümmung zu strecken und nach einiger Zeit streckt sie sich vollständig gerade wie bei *C. persicum*. Dieses Geradestrecken in Verbindung mit der Art der Kontraktion des übrigen Stieles ist auch biologisch sehr gerechtfertigt, denn sonst würde sich die terminale Biegung wie ein Haken an irgend einen Gegenstand anhängen und das Biegen des Stieles verhindern. Das könnte sich besonders in solchen Fällen ereignen, wo sich der Stiel an der Basis zu krümmen und einzurollen beginnt, wie dies Fig. 10 zeigt.

Darin, daß sich bei *C. graecum* die Fruchtsiele zuerst an der Basis biegen und zur Erde legen und darin, daß sich die terminale Krümmung vollständig streckt, zeigt diese Art Ähnlichkeit mit *C. persicum*. Diese Ähnlichkeit ist umso bedeutungsvoller als diese zwei Arten untereinander auch morphologisch und geographisch nahe stehen¹.

Die biologische Bedeutung der Bewegung der Fruchtsiele.

Außer *Cyclamen europaeum* leben alle anderen Arten der Gattung *Cyclamen* im Mittelmeergebiete zwischen den Balearen und dem Kaukasus. In diesem Gebiete ist der Sommer heiß und trocken und alle Stauden, welche sich nicht besonders an dieses Klima angepaßt haben, müssen um diese Jahreszeit ihre grünen oberirdischen Teile verlieren. So ist es auch mit allen *Cyclamen*-Arten der Fall. *C. persicum*, *repandum* und *balearicum* blühen im Frühjahr, ihre Blätter entwickeln sich vor der Blüte und die Frucht reift gewöhnlich noch im Laufe des Sommers. Bei ihnen, wie auch bei den übrigen Arten, wird durch Einbiegen und Verkürzung des Fruchtsieles die junge Frucht auf die Erde und unter den Schutz der Blätter gebracht. In dieser Lage ist die Frucht nicht nur von dem Windanprall und den Tieren geschützt, sondern auch von der starken Transpiration zur Zeit des trockenen und heißen Sommers. Denn wenn auch die Blätter trocknen, so bedecken sie doch mit ihrem Geripp die Frucht.

Die übrigen *Cyclamen*-Arten blühen entweder in Spätsommer oder erst im Herbst. Bei ihnen entwickeln sich gewöhnlich die Blüten vor den Blättern. Ihre Frucht reift erst in der folgenden Vegetationsperiode (die Blätter erhalten sich auch über Winterszeit) und häufig entwickeln sich neue Blüten vor dem Reifen der Frucht des vergangenen Jahres. Die Frucht braucht also zum Reifen ein ganzes Jahr, denn ihr Reifen wird durch eine lange Stillstandsperiode unterbrochen. Eine so lange Dauer des Reifens setzt die Frucht Gefahren aus und diese wären noch größer, wenn die Frucht während der ganzen Zeit auf dem relativ langen und vertikal aufgerichteten Stiel stehen würde. Und wenn die Kontraktion des Fruchtsieles zum Schutze der Frucht bei den Arten notwendig ist, welche im Frühjahre blühen und

¹ Siehe Hildebrand H.: Die Gattung *Cyclamen*, Seite 84.

deren Frucht noch im selben Sommer reift, so ist dieser Schutz denjenigen *Cyclamen*-Arten umso notwendiger, deren Frucht erst nach einem Jahre reift. *C. neapolitanum* und *europaeum* reichen in ihrer geographischen Verbreitung auch ins Gebiet mit kaltem Winter und bei ihnen würden die Fruchtsiele (auch die Frucht) in aufrechter Stellung dem Erfrieren ausgesetzt. Eingerollt und auf die Erde gelegt werden die Fruchtsiele dieser Arten im Herbst vom Laub bedeckt und vom Frost geschützt.

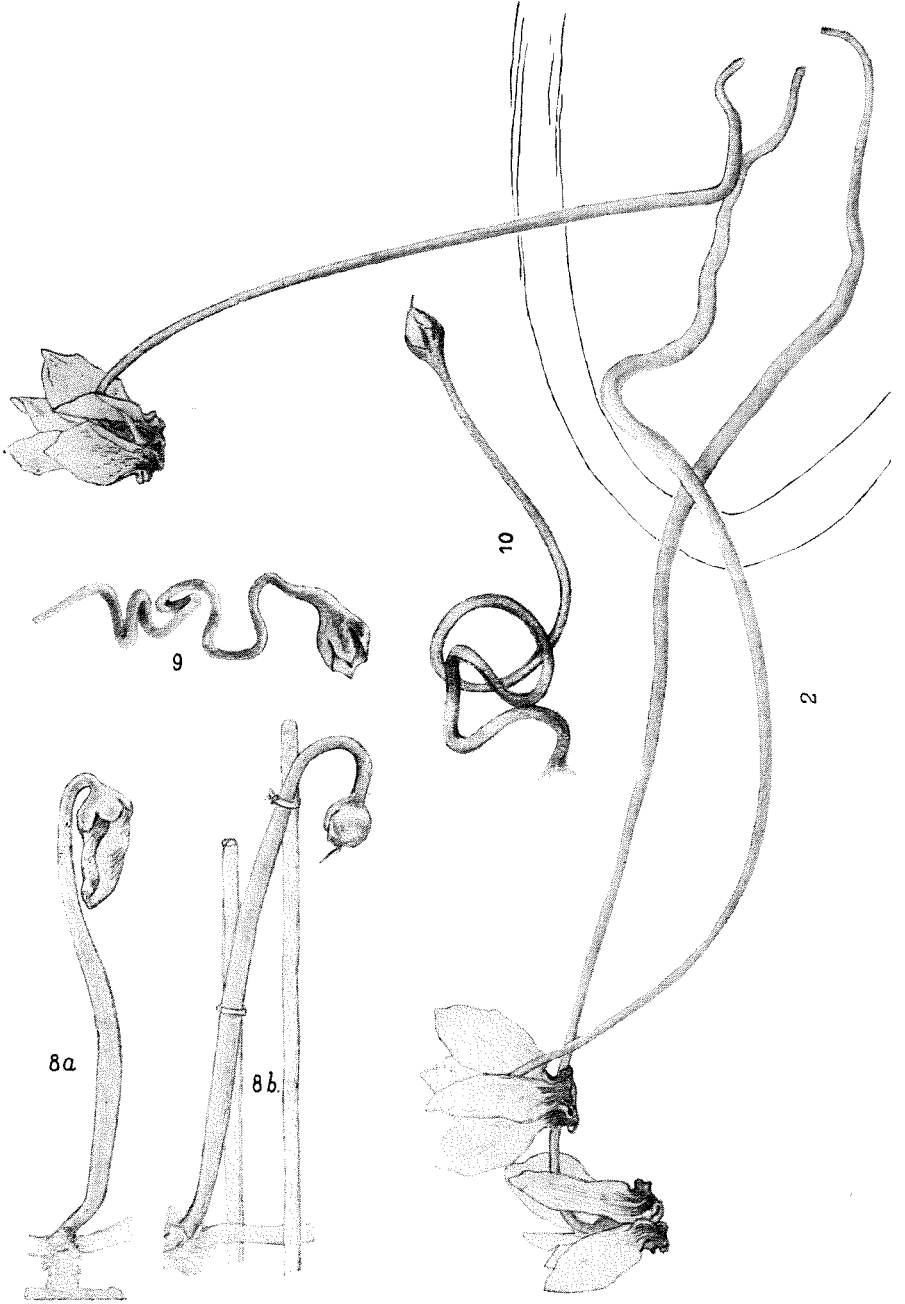
Die *Cyclamen*-Arten sind nach Beobachtungen von Hildebrand myrmekochore Pflanzen. Meine Versuche haben keine Gelegenheit für ähnliche Beobachtungen geboten. Jedenfalls gewähren die reifen Fruchtkapseln, welche durch Kontraktion der Stiele zur Erde gebracht werden, den Ameisen eine günstigere Gelegenheit zum Samen zu gelangen, als wenn sie auf langen, vertikalen Stielen wären. Somit wird durch das Einrollen der Blütenstiele nicht nur der Schutz der Frucht sondern auch das Aussäen der Samen gesichert.

Die Notwendigkeit der Bewegung der Blüten- und Fruchtsiele bei *Cyclamen*-Arten hatte zur Folge, daß sich im ganzen Stiele kein mechanisches Gewebe entwickelt, welches die Bewegung erschweren würde.

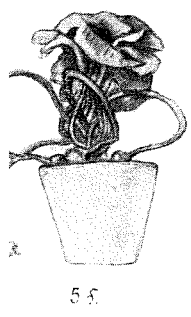
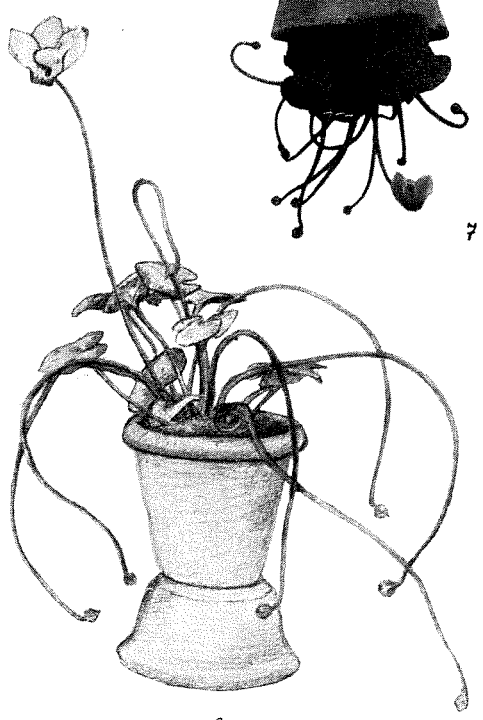
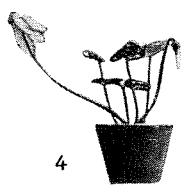
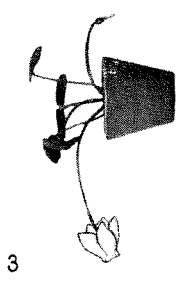
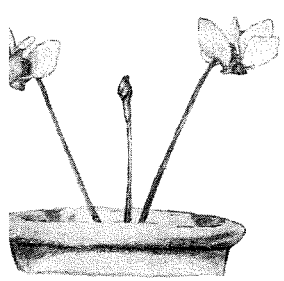
Erklärung der Figuren auf Tafel IX.

1. *Cyclamen africanum*, Lage der Blüten. — 2. *C. neapolitanum*, Zwei wiederholt vom Winde zur Erde geworfene Blütenstiele, die Blüten am Ende des Blühens. Ein am basalen verdickten Teile aufgerichteter Blütenstiel. Alle drei Blüten sind von derselben Pflanze. — 3. Lage je eines Blüten- und Knospensieles beim Ausschluß der Gravitation durch das Drehen der Pflanze um die Achse in horizontaler Lage. — 4. Dieselbe Pflanze wie in 3, kurze Zeit nach dem sie vom Klinostaten in die normale Lage gebracht wurde. — 5a. Eine Pflanze von *C. persicum* in normaler Lage während des Blühens. — 5b. Dieselbe Pflanze während der Bewegungen der Fruchtsiele. Die Blätter zusammengebunden um die Lage der Fruchtsiele sichtbar zu machen. — 6. Eine Rasse von *C. persicum* mit sehr langen Blütenstielen. Lage der Blüten- und Fruchtsiele. — 7. Eine Topfpflanze von *C. persicum* in inverser Lage. Die Stellung der Blüten- und Fruchtsiele nach 2 Wochen. — 8a. Knospensiel nach dem Aufrichten. 8b. Derselbe als Fruchtsiel, dem das Abwärtsbiegen unmöglich gemacht wurde. — 9. Ein Fruchtsiel von *C. graecum* während der Kontraktion, nachdem er sich vorher auf die Erde gelegt hat. — 10. Ein Fruchtsiel von *C. neapolitanum*, bei dem das Einrollen an der Basis angefangen hat und bei dem sich die apikale Krümmung vollkommen gerade gestreckt hat.

Alle Figuren, mit Ausnahme von 3, 4, 5a und 7, wurden von meiner Frau nach der Natur gezeichnet.



n. N.: Die Bewegungen der Blüten- und Fruchtsiele bei der Gattung *Cyclamen*.



2.

5 f.

6

3

4

7