

Über die Entfaltung und Einfaltung der Blüte von *Ipomaea purpurea* L.

(Mit 1 Tafel und 7 Textfiguren)

Von Z o r a K l a s

Die Bewegungen der Ipomaeablüte haben bereits einige Male das Interesse einzelner Botaniker erregt. Abgesehen von der fraglichen seimonastischen Reizbarkeit einer übrigens verschollenen antilischen *Ipomaea* (*I. sensitiva*), welche *Dutrochet* nach Angaben von *Turpin* erwähnt, waren es vorwiegend die Öffnungsbewegungen der Blüten, welche die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich lenkten. *Dutrochet* erwähnt sie im Zusammenhange mit seinen Untersuchungen über nyktinastische Bewegungen, *Hervey* mit Blütenbiologie, und *Goebel* behandelt sie gelegentlich in seinem ausführlichen Werke über die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. In neuester Zeit veröffentlichte *Holzinger* einen Artikel über das Aufblühen einer Ipomaeablüte (*I. rubro-coerulea* »Heavenly-Blue«), welcher zwar manche gute Beobachtung enthält, im allgemeinen aber mehr ästhetisch orientiert ist.

Da der Vorgang der Öffnung von den oben genannten Forschern nur gelegentlich, der Vorgang der nicht minder auffallenden Schliessung der Blumenkrone aber überhaupt nicht untersucht wurde, blieben manche Umstände, welche für die Auffassung und Deutung des Entwicklungsganges dieser Blüte von Wichtigkeit sein dürften, ungeklärt. So verfügen wir beispielweise über keine genauen Angaben der Dauer einzelner Phasen des Prozesses und ebenso ist auch das Verhalten der Blüte gegenüber verschiedenen Aussenfaktoren, speziell dem Licht-, Feuchtigkeits- und Temperaturfaktor kaum genügend erklärt. Dies geht so weit, dass wir, wenn wir uns allein auf *Knutts* Angabe halten würden — dass die Blüten im Zwiellicht geöffnet sind — nicht einmal wüssten, wann sich die Ipomaeablüte öffnet: ob gegen Abend oder im Morgenzwiellicht. Was anatomische Untersuchungen anbelangt, welche eventuell zur Klärung des Mechanismus dieser Bewegungen beitragen könnten, so sind solche an Ipomaeablüten in dieser Richtung, soweit mir bekannt, nie durchgeführt. Alle diese Umstände bewogen mich zum Entschlusse den Prozess der Blütenöffnung wie auch ihrer Schliessung im Freiland und auch in einigen Versuchen genauer und eingehender zu verfolgen.

Als Untersuchungsobjekt diente mir *Ipomaea purpurea* L., welche im Botanischen Garten der Universität Zagreb jahrelang kultiviert wird. Die Freilandbeobachtungen wurden im Garten angestellt, die Versuche hingegen wurden im physiologischen Laboratorium des Botanischen Institutes durchgeführt und zwar im Oktober 1933 und Anfang September 1934. Es ist mit einer Freude, meiner Freundin, Frau Prof. A. Albert für die sorgfältige Ausführung der Zeichnungen, speziell der Abb. 2, auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen zu können. Den Herren dr. Z. Arnold, S. Urban und R. Skarek bin ich für die Lichtbilderverfertigung ebenfalls zum Danke verbunden.

*

Bevor ich auf die Darlegung und Besprechung der Resultate meiner Versuche eingehe, möchte ich die Blüte der *Ipomaea purpurea* L. kurz beschreiben, da wir des späteren öfters auf die Morphologie der Blüte zurückkommen werden müssen. Anschließend daran sollen zuerst die Freilandbeobachtungen notiert werden.

Die Knospe der *Ipomaea*ablüte bildet in Jugendstadien einen kurzen grünen, spitzzulaufenden Kegel, welcher kaum ein wenig aus dem Kelche hervorragt. Man kann schon jetzt, leichter aber an der etwas gewachsenen Knospe beobachten, dass sie in ihrem unteren Teile zylindrisch oder schlauchartig gerade, in der oberen Hälfte jedoch spiralig und zwar nach rechts gedreht ist. Schneidet man die Knospe der Länge nach durch, so sieht man, dass die Furchen der Spiralen, welche mit dem Wachstum der Knospe immer tiefer werden, durch die bereits in der Knospe lebhaft gefärbten seitlichen zusammengewachsenen Teile der Petalen gebildet werden, welche in dem Blütenkegel faltig eingeschlagen liegen und in einer der Blütendrehung entgegengesetzter Richtung orientiert sind. Diese eingefalteten, seitlichen Petalenteile sind in der geöffneten *Ipomaea*ablüte straff zwischen den fünf Mittelstreifen oder Mittelrippen, welche sich aus dem unteren schlauchartigen Blumenkronenteile in ihren oberen Teil fortsetzen, gespannt. Diese Mittelstreifen der Petalen, welche den Hauptadern der Blätter entsprechen und in der unteren Hälfte der Blumenkrone fast allein vorhanden sind, laufen nach aufwärts spitz zu und endigen zipfelartig um ein wenig das übrige Blumenkronengewebe überragend. Die straffe Anspannung der Blumenkrone an die fünf Mittelrippen, welche wir mit fünf Graten vergleichen könnten, verleiht der sympetalen Blumenkrone einen schirmartigen Charakter, wie dies auch Abb. 1 veranschaulicht, und wir könnten wohl deshalb die geöffnete *Ipomaea*ablüte in den Typus der Schirmlüten einreihen.

Während die Mittelstreifen oder Rippen an der Aussenseite (Rückansicht) der Blüte wie auch der ganze untere, kelchartige Blumenkronenteile in der Knospe grünlich, später aber von weißlicher Farbe sind, fallen sie an der Innenseite der geöffneten Blüte durch ihre dunklere Färbung auf. Dies gab auch Hervey den Anlass sie als Honigmale zu deuten. Der eigentliche Schirm der

Blüte zeichnet sich schon makroskopisch durch einen wesentlich zarteren Bau aus und ist, wie erwähnt, bereits in der Knospe lebhaft gefärbt.

Der Unterschied zwischen dem unteren, zylindrisch oder kelchartigen und dem oberen, in der Knospe spiralig gedrehten

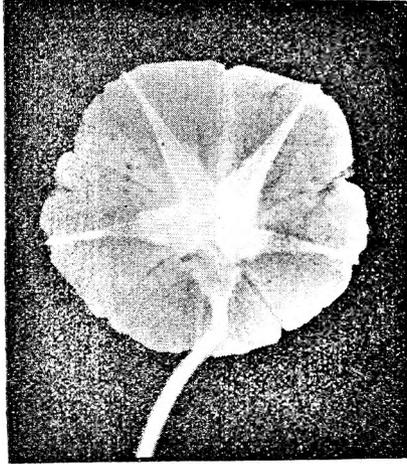


Abb. 1. Geöffnete Ipomoeablüte. Rückansicht.

Teile der Blüte wirkt sich auch in dem Entwicklungsgang der Blüte aus. Ohne dem folgenden vorgreifen zu wollen, möchte ich an dieser Stelle bloß bemerken, dass der untere Teil während der ganzen Lebensdauer der Blüte ein fixes Gebilde darstellt, welches an den mannigfachen Bewegungen des oberen Teiles der Blüte unmittelbar nicht im geringsten teilnimmt. Alle Wandlungen und Bewegungen spielen sich ausschliesslich in der oberen Region der Blüte ab.

Freilandbeobachtungen.

Wie die später zu besprechende Versuche, so zeigten auch die Freilandbeobachtungen, dass man in dem Entwicklungsgange der Ipomoeablüte einzelne Phasen unterscheiden kann, welche zwar grösstenteils nicht voneinander scharf getrennt sind, vielmehr ineinander übergehen, aber wegen der Verschiedenheit der sich in ihnen abspielenden Vorgänge wohl auseinander zu halten sind. Ich fasse sie alle unter der Bezeichnung *Blühvorgang* oder *Floration* zusammen. Im engeren Sinne des Wortes verstehe ich unter *Floration* die *Gesamtheit der Vorgänge*, welche sich von dem Zeitpunkte des beginnenden Öffnens der Knospe bis zu dem vollkommenen Schliessen der Blüte in der Blumenkrone vollziehen.

Ich führte die Freilandbeobachtungen in einigen Turnusen durch und verfolgte jedesmal 20 bzw. 25 markierte Blüten von dem Stadium der erst sichtbaren Knospe bis zum Stadium der Schliessung der Blüte. In den ersten Beobachtungsserien untersuchte ich die Blüten stündlich, bei den späteren in Intervallen von je zwei Stunden. Im ganzen wurden 150 Blüten beobachtet. Es lag mir eben viel daran festzustellen, ob der Vorgang einheitlich verläuft, oder individuelle Verschiedenheiten aufweist. Die Ergebnisse der Beobachtungen bestätigten die erste Annahme. Von dem normalen, allgemeinen Verhalten wichen nur jene Blüten ab, an welchen man Spuren mechanischer Verletzung bemerken konnte.

Wachstumsphase.

Die erste Phase in dem Entwicklungsgange der Ipomaeablüte nimmt jedenfalls das Wachstum der Knospe ein, und ich bezeichne diese Phase deshalb als Wachstumsphase.

Die zwischen den Kelchblättern kaum sichtbare grüne Blütenknospe streckt sich und schiebt sich immer mehr aus dem Kelche heraus. Nachdem sie bereits den Kelch überragt und eine Länge von cca 20 mm (gemessen von dem Kelchboden bis zur Knospenspitze) erreicht hat, beginnt sich die Knospe unter fortgesetztem Wachstum zu verfärben an. Die olivengrüne Farbe der Knospe verblasst und geht allmählich in eine gelbliche bis weissliche Farbe (licht-crème) über, welche Farbe, wie bereits erwähnt, an dem unteren Teile der Blüte und an der Aussenseite der Rippen lebenslänglich zu beobachten ist. Die Furchen des spiralig gedrehten oberen Blütenknospenteiles vertiefen sich und bei Abschluss dieser Phase schimmert bereits die purpurne Farbe des Blütenschirmes hindurch.

Diese Phase, welche im Freiland gewöhnlich 22 Stunden in Anspruch nimmt, sollte, wie jeder Wachstumsprozess, von dem Temperaturfaktor abhängig sein. Dies konnte ich zwar bei meinen Freilandbeobachtungen zunächst nicht direkt feststellen, wohl deswegen, weil die Temperaturverhältnisse bei einzelnen Beobachtungsturnusen zu kleine Unterschiede aufwiesen. Jedoch ist die Beobachtung, welche ich gelegentlich machen konnte, dass sich, abgesehen von den späten s. g. Nachzüglerblüten, welche gewöhnlich kleiner als die ersten Blüten sind, bei wärmerer Witterung verhältnismässig grössere Blüten vorfinden als in kälteren Tagen, wohl mit der Temperaturregel in Zusammenhang zu bringen.

Sobald die Ipomacaknospe eine Länge von — je nach den Umständen — 30 bis 40 mm erreicht hat, setzt die zweite Phase in dem Entwicklungsgange und die erste Phase der eigentlichen Floration dieser Blüte ein, welche ich, im Einklange mit G o e b e l s Bezeichnungen die Entfaltungsphase nennen möchte.

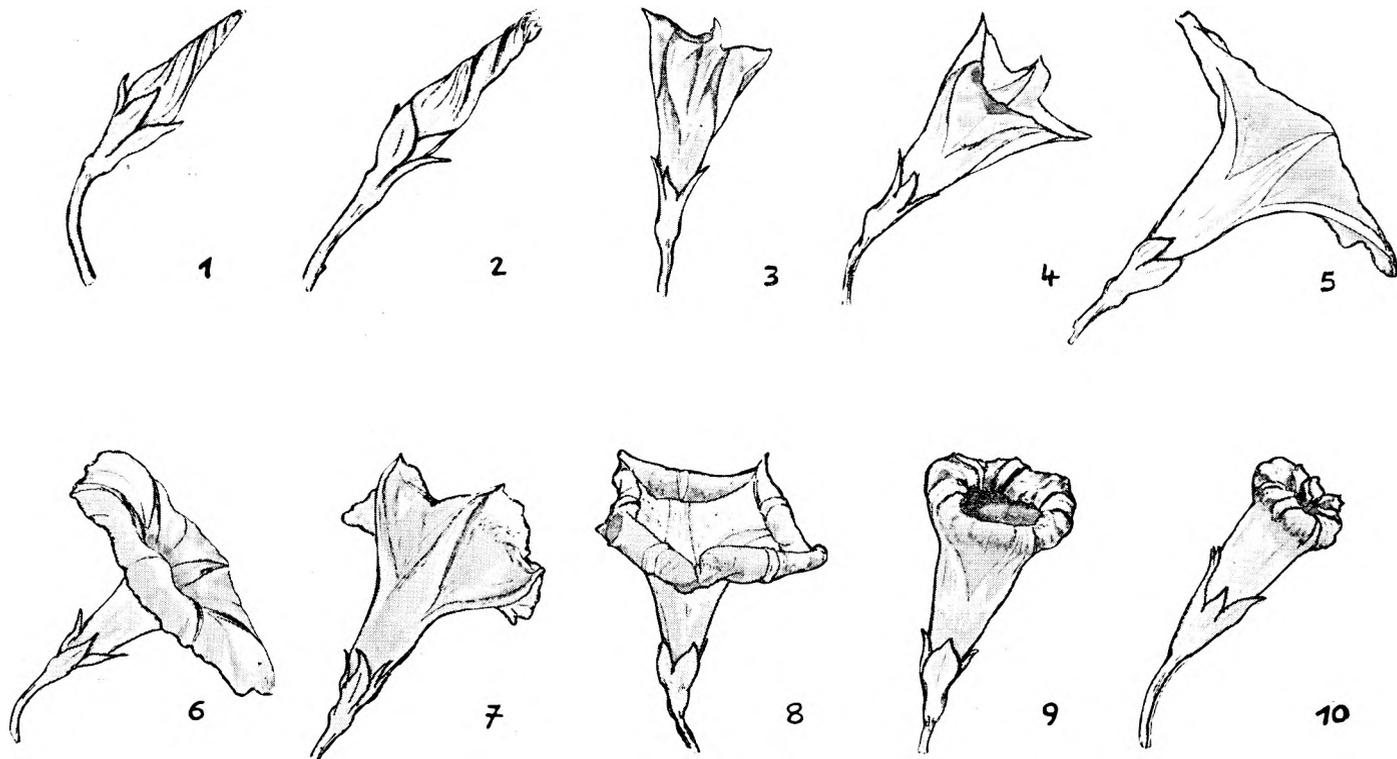


Abb. 2. Die Florationsbewegung der Ipomaeablüte.
 (Fig. 1—4 Entfaltungsphase, Fig. 5—6 Phase der offenen Blüte, Fig. 7—10 Einfaltungsphase)

Entfaltungsphase.

Nach meinen Freilandbeobachtungen beginnt diese Phase zwischen 6 und 7 Uhr abends. Gegen 2 Uhr nachts ist die Ipomaea-Blüte bereits vollkommen geöffnet. Die Entfaltungsphase ist demnach bedeutend kürzer als die Wachstumsphase, da sie nur cca 8 Stunden in Anspruch nimmt.

Die Vorgänge, oder vielmehr die Verwandlungen des Aussehens der Blüte, welche in dieser Phase zu beobachten sind, illustriert Tafel I, Fig. 1—4, wie auch die schematische Zeichnung Abb. 2, Fig. 1—4.

Unter Vertiefung der Furchen und weiterem, wenn auch nicht so intensivem Wachstum löst sich die spirale Einrollung des oberen Teiles der Knospe allmählich auf, die Knospe streckt sich sozusagen und die Endzipfel der Mittelrippen (s. S. 69) welche aneinander angeschmiegt waren und auf diese Weise den Abschluss der Knospe bildeten, rücken auseinander unter sich einen Zwischenraum freilassend. Durch dieses Auseinanderrücken, welches verhältnissmässig langsam fortschreitet, nimmt die aufblühende Knospe bald — von oben gesehen — das Bild einer fünfeckigen Sternfigur an. In diesem Stadium kommt die Mittelfaltung der zarten, purpurfarbenen Schirmfläche (s. S. 69) besonders deutlich zum Ausdruck. Durch ein weiteres Auseinanderspreizen der fünf Mittelrippen, welche die äusseren Kanten der Sternfigur bilden, wird die Schirmfläche straff zwischen die Mittelrippen angespannt, wodurch das Öffnen der sympetalen Blumenkrone erreicht und die Entfaltungsphase mit dem letzten Stadium: dem Rückwärtsbiegen der Mittelrippen, ihrem Abschluss zugeführt wird. Durch das Rückwärtsbiegen der Rippen, welches jedoch keine scharfe Winkel entstehen lässt, vielmehr sehr sanft ausläuft, kommt ein Teil der oberen Blumenkronenhälfte im Verhältnisse zu ihrer unteren Hälfte in horizontale Lage und wird teller- oder schüsselförmig ausgebreitet.

In der Entfaltungsphase lassen sich demnach hauptsächlich drei Vorgänge unterscheiden:

- 1) das Öffnen der Spirale
- 2) das Auseinanderrücken der Mittelrippen und die damit verbundene Anspannung der Schirmfläche
- 3) das Rückwärtsbiegen der Mittelrippen und natürlich auch der Schirmfläche, welches diesen Blütenteil schüsselförmig erscheinen lässt.

Phase der offenen Blüte.

Die Zeitdauer der Phase der offenen Blüte welche zwar gewöhnlich, ebenso wie die Entfaltungsphase, 8 Stunden in Anspruch nimmt, kann unter Umständen auch verkürzt, bzw. verlängert werden. So konnte ich an trüben und kälteren Tagen noch um die Mittagstunde offene Blüten beobachten, obwohl sie sich sonst gegen 10 Uhr vormittags bereits zu schliessen anfangen. Viel seltener als eine Verspätung der Schliessung kommt ihre Verfrühung

vor. Diese habe ich bloß einige Male an drückend heißen, schwülen Morgen (der Thermometer zeigte im Schatten 33° C) und vor Gewitterausbruch beobachten können. In diesen Fällen zeigten jedoch die Blüten Welkungserscheinungen, welche im normalen Verlaufe des Vorganges erst viel später bei bereits vollkommen geschlossenen Blüten zu beobachten sind. Bei der Erörterung der Temperaturversuche wollen wir auf diese Ausnahmefälle und ihre Ursachen näher eingehen.

In dem normalen Verlaufe des Entwicklungsganges der Ipomaeablüte kommen erst gegen das Ende dieser Phase gewisse Veränderungen vor, welche in die letzte Phase, in die Phase der Schliessung der Blüte hinüberleiten. Die Veränderungen bestehen darin, dass sich der Rand des Schirmes, welcher bisher in einer, im Verhältnisse zu dem unteren Blütenteile, horizontaler Ebene schüsselförmig ausgebreitet lag, fast geradwinklig nach unten senkt (s. Fig. 6 in Abb. 2 und Tafel I.). Bei diesen Umbiegen wird das Gewebe des Schirmes dermassen gedehnt, dass man nicht selten Einrisse am Schirmrande, besonders in der Verwachsungslinie der Petalen beobachten kann.

Dieser Vorgang, welcher jedoch manchmal sehr bald rückgängig gemacht wird — ich konnte ein Anhalten von kaum 20' aber auch von 2 Stunden feststellen, leitet in die letzte Phase des Entwicklungsganges der Ipomaeablüte, in die Phase der Schliessung der Blüte, oder wie ich sie benenne, in die Einfaltungsphase über.

Einfaltungsphase.

Nachdem der Rand des Schirmes in seine vorige Lage zurückkehrt, wird er allmählich in eine andere Stellung überführt. Die Mittelrippen richten sich mit ihren Endzipfeln langsam auf — es kommt also zu einer Bewegung welche der zuletzt besprochenen, der Senkung, gerade entgegengesetzt ist — und indem der ganze obere Blumenkronenteil an diesem Aufrichten teilnimmt, legen sich die Mittelrippenenden nach innen um. So viel ich beobachten konnte, legen sich die fünf Mittelrippenenden, wie überhaupt der ganze Schirmrand, nicht absolut gleichzeitig um. Gewöhnlich wird zuerst eine Rippe umgelegt, darauf die ihr schräg entgegengesetzte usw. Durch das Umbiegen des Schirmrandes, welcher vorher sehr ausgedehnt wurde, kommt es wegen dem sich gleichzeitig auswirkenden allmählichen Aufrichten des oberen Blütenteiles zu einer Verschmälerung des Blütenschlundes, welche notwendig zu einer Einfältelung des Blütenschirmes führt.

Nachdem der ganze Blütenschirmrand nach innen umgelegt ist, geht der Prozess der Einfaltung allmählich und gleichmässig weiter. Eigentlich handelt es sich jetzt um ein nach innen erfolgendes und fortschreitendes Einrollen des oberen Teiles der Blüte, welches durch eine weitere Verschmälerung und Kontraktion des Blütenschlundes begleitet wird. Die Lichtbilder Tafel I, Fig. 7—10, wie auch die schematische Zeichnung Abb. 2 Fig. 7—10 veranschau-

lichen einzelne Stadien dieser Phase. Wie ersichtlich, geht die Einrollung des Blütenschirmes knapp bis zur Abzweigstelle der Mittelrippen und führt zu einem vollkommenen Zusammenziehen und Schliessen des Blütenschlundes.

Wie in der Entfaltungsphase, lassen sich auch hier drei nacheinander, bzw. nebeneinander verlaufende Vorgänge unterscheiden:

- 1) das Umbiegen der Mittelrippenenden
- 2) das Einrollen des Blütenschirmes und
- 3) die Verschmälerung und Schliessung des Blütenschlundes.

Die Zeitdauer der Einfaltungsphase ist etwas kürzer als die der Entfaltungsphase, da sie normal nur 6, bei wärmerer Witterung jedoch auch nur 4 bis 5 Stunden in Anspruch nimmt. Gegen 2—3 Uhr Nachmittag, an kalten und trüben Tagen aber auch erst gegen 4 Uhr, sind alle Blüten bereits geschlossen.

Die Schliessung des Blütenschlundes bedeutet das Engglied der Floration des *Ipomaeablüten*krone. Das, was dem folgt, ist, abgesehen von der Frucht und Samenbildung, keine Floration mehr, sondern ein Schrumpfen, Welken und Absterben der Blumenkrone, welches mit der Abtrennung der verblühten Blüte von dem Blütenboden und ihrem Abfallen endigt. Da ich aber meine Aufmerksamkeit nur auf die Florationsvorgänge richtete, verblieben diese weitere Vorgänge, unter welchen die Abwärtsbiegung des ursprünglich aufrechten Blütenstengels, welche durch die Fruchtbildung begleitet wird, ein besonderes Studium verlangen möchte, ausserhalb des Rahmens meiner Untersuchungen.

Experimentelle Untersuchungen.

Die Freilandbeobachtungen brachten, wie wir gesehen, eine Fülle von Tatsachen. Sie berichteten über alle Phasen und Wandlungen, welche die *Ipomaeablüte* in ihrem Blühvorgang durchmacht. Um aber die Selbstständigkeit oder eventuelle Abhängigkeit dieser Vorgänge von verschiedenen Aussenfaktoren feststellen zu können, waren experimentelle Untersuchungen notwendig. Diese führte ich auch durch und untersuchte die Floration der *Ipomaeablüte* unter verschiedenst variirten Aussenbedingungen, wobei ich besondere Aufmerksamkeit der Erforschung der etwaigen Einflüsse der Temperatur-, Feuchtigkeit- und Lichtfaktoren zuwandte.

Wie bereits erwähnt, wurden die Versuche im physiologischen Laboratorium des Botanischen Institutes durchgeführt, und zwar unmittelbar nach den Freilandbeobachtungen, d. h. ebenfalls im Oktober 1933 und im September 1934. Um Wiederholungen zu vermeiden, möchte ich an dieser Stelle einiges über das Versuchsmaterial und die Versuchsaufstellung im allgemeinen sagen.

Als Versuchsmaterial verwendete ich Knospen, bzw. Blüten der *Ipomaeakultur* im Botanischen Garten. Da sich ein Abschneiden unter Wasser nicht als notwendig erwies, wurde die nötige Anzahl von Knospen und Blüten bestimmter und gleicher Grösse und — wenigstens dem Aussehen nach, auch möglichst gleicher Ent-

wicklungsstufe mit scharfen Messer bei einer cca 7 cm betragender Stengellänge abgeschnitten und sogleich in ein Gefäss mit frischem Leitungswasser getan. Nach dem Abmessen der Objekte (mittels Streifen von Millimeterpapier) kamen die Blüten, bzw. die Knospen unter Erneuerung der Schnittfläche einzeln in niedrige mit Zahlen versehene Eprouvetten, welche mit cca 30 ccm frischem Leitungswasser beschickt waren. Bei einigen Versuchen, so bei den Feuchtigkeits- und Chloroformierungsversuchen wurden die Eprouvetten mit Korkstopfen, welche in der Mitte dem Stengelumfang entsprechend breit durchbohrt waren, geschlossen und mit Paraffin bzw. Paraffinöl abgedichtet. Die weiteren Versuchsanordnungen waren je nach der Versuchsentention verschieden und sind bei der Besprechung einzelner Versuche vermerkt. Hier möchte ich bloss erwähnen, dass eine Versuchsreihe je nach der Möglichkeit aus 6—10 Objekten bestand, und dass jeder Versuch wenigstens einmal, bei nicht ganz klaren Versuchsergebnissen auch mehrmals wiederholt wurde.

Temperaturversuche.

Der ersten Temperaturversuche wurden bei Temperaturen von 20, 25 und 30° C in mit Gas geheizten Thermostaten aufgestellt. Es zeigten sich aber bald Vergiftungserscheinungen, welche zwar die grosse Empfindlichkeit der Ipomaeablüten gegenüber chemischen Einflüssen bewiesen, jedoch eine erneuerte Durchführung der Versuche in elektrischen Thermostaten erheischten. Während bei anderen Versuchen nur ausgewachsene, bereits 30—40 mm lange Knospen der Untersuchung zugezogen wurden, untersuchte man in diesen Versuchen auch das Verhalten jüngerer Knospen. Was die weiteren Details der Versuchsaufstellung anbelangt, so sei erwähnt, dass die Eprouvetten in welchen sich die Versuchsobjekte befanden, noch mit Thermometern versehen wurden und dass man, um einen eventuellen störenden Einfluss einer Verminderung des Luftfeuchtigkeithaltes bei höheren Temperaturen zu vermeiden, unter die Glasglocke, welche über die Kulturen überstülpt war, noch eine mit Wasser gefüllte Schale unterbrachte. Zu den Versuchsserien in Dunkelthermostaten bei 20, 25 und 30° C kam noch eine Kontrollversuchsreihe bei Zimmertemperatur (18—23° C) und normalen Lichtverhältnissen hinzu wie auch eine Versuchsreihe, welche im Eisschranke bei einer Durchschnittstemperatur von 15° C durchgeführt wurde.

Bei Prüfung und Bearbeitung der Versuchsprotokolle zeigte sich nun, wie übrigens auch zu erwarten war, dass sich der Einfluss einer Temperaturerhöhung in der Wachstumsphase der Ipomaeaknospen vorwiegend in einer ziemlich gesetzmässigen Zuwachsvergrößerung, und bei niedrigerer Temperatur, in einer entsprechenden Zuwachsverringering äussert. Als Beispiel sei nur erwähnt, dass bei 16 stündlicher Versuchsdauer bei 25° C eine 18.6%tige und bei 30° C eine fast doppelte — 34.8%tige Zuwachssteigerung gegenüber der Zuwachsgrösse der Objekte bei 20° C stattgefunden hat.

Von grösserem Interesse war für mich die Feststellung, dass der Temperaturfaktor auch die späteren Phasen des Entwicklungsganges d. h. der Floration, wenn auch nicht wesentlich verändern, so doch beeinflussen kann. Diese Beeinflussung soll der Reihenfolge der Phasen entsprechend und immer mit Bezugnahme auf das Verhalten der Blüten bei Zimmertemperatur (durchsch. 22° C) hier kurz und zusammenfassend besprochen werden.

Entfaltungsphase. Was ihr Eintreffen anbelangt, konnte ich bei gleich grossen Knospen durch Einwirkung erwählter Temperaturen keine bemerkenswerte Veränderungen beobachten. Es hat den Anschein, dass für den Beginn der Entfaltungsphase das Alter der Knospe entscheidend ist. Was aber den Verlauf und die Dauer dieser Phase anbelangt, so konnte man bei Einwirkung höherer Temperaturen eine deutliche Beschleunigung und bei Einwirkung niedrigerer Temperaturen eine ebenso deutliche Verlangsamung feststellen. Bei 25° C betrug die Beschleunigung bis 2 Stunden, die Phase dauerte also insgesamt 6 Stunden. Bei Anwendung einer Temperatur von 30° C zeigten sich jedoch ganz abnormale Erscheinungen: die Blüten fingen sich, ohne noch vollkommen entfaltet zu sein, bereits einzufalten. Ähnliches konnte ich, obwohl selten, auch bei Freilandkulturen bei sehr schwüler und heisser Witterung beobachten. Nachträglich setzte ich die Ipomaeablüten einer Temperatur von 35° C aus. Es erfolgte zwar die Lösung der Spirale, aber keine Öffnung des Blütenschirmes. Bei 15° C hingegen dauerte die Entfaltungsphase 12 Stunden, was eine 4 stündliche Verlängerung der Zeitdauer dieser Phase bedeutet.

Phase der offenen Blüte. Die Verkürzung der Dauer des Blühvorganges durch Anwendung höherer Temperaturen affenbarte sich auch in dieser Phase und zwar in noch grösserem Masse als in der Entfaltungsphase. Die Darbietung einer Temperatur von 15° C verlängerte die Dauer dieser Phase von 8 auf 12 Stunden, die Temperatur von 25° C verkürzte sich auf kaum 2 Stunden, und bei noch höheren Temperaturen kam diese Phase, wie oben erwähnt, überhaupt nicht zum Ausdrucke.

Einfaltungsphase. Was diese Phase anbelangt, so ging sie bei 15° C unter Verzögerung von annähernd 2 Stunden vor sich, dauerte also statt 8,10 Stunden. Bei 25° C verlief sich bedeutend rascher und nahm im ganzen 4 Stunden in Anspruch. Bei noch höherer Temperatur (30° C), bei welcher wie oben erwähnt, der Prozess der Einfaltung bereits in die Phase der Entfaltung eingreift, was das Auseinanderhalten beider Phasen unmöglich macht, begleiteten die beginnende Einrollung des Blütenschirmes auch Schrumpfungerscheinungen, welche unter normalen Verhältnissen in dieser Phase nie auftreten.

Folgende Tabelle lässt die Verhältnisse noch klarer erscheinen. In die Tabelle wurden die Ergebnisse der Einwirkung verschiedener Temperaturen auf die Wachstumsphase nicht eingetragen, da die Wachstumsphase zwar unstreitig zum Entwicklungsgange der Ipo-

maeablüte gehört, aber meiner Ansicht nach kaum in den eigentlichen Blühvorgang einzureihen ist.

Tabelle I

P h a s e	15° C	20° C	25° C
der Entfaltung	12 h	8 h	6 h
der offenen Blüte	12 h	8 h	2 h
der Einfaltung	10 h	6 h	4 h
Zeitdauer der Floration insgesamt	34 h	22 h	12 h

Zeitdauer einzelner Phasen des Entfaltungsvorganges bei Darbietung verschiedener Temperaturen.

Es lässt sich also in Versuchen durch geeignete Temperaturen der Blühvorgang der *Ipomaeablüte* von der normalen 22—24 stündlicher Dauer bis auf 34 Stunden verlängern, bzw. bis auf 12 Stunden verkürzen.

Anschliessend daran möchte ich noch einiges erwähnen. Die Blüten der *Ipomaea purpurea* L. kommen nicht nur einzeln achselständig, sondern, und zwar häufiger, in doldigen Blütenständen vor. Ich konnte nun, wie in den besprochenen Temperaturversuchen, so auch bei anderen Versuchen feststellen, dass sich die ausser der eigentlich beobachteten Blüte am Blütenstengel befindliche Knospen je nach den Umständen zu verschiedener Zeit entfalten. Das Eintreffen einzelner Phasen der Floration entsprach in solchen Fällen nicht immer dem im Freilande beobachteten zeitlichen Eintreffen. Meist kamen Verzögerungen vor, was unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die im Versuche verwendeten Blütenstengel von der Mutterpflanze abgeschnitten und dadurch einem groben Eingriff in ihre Lebenstätigkeit ausgesetzt waren, auch nicht weiter verwunderlich erscheint. Ich konnte beispielsweise um 6 Uhr abends unter diesem Materiale Blüten beobachten, welche sich im fortgeschrittenem Stadium der Entfaltungsphase, aber auch solche, welche sich in Endstadien der Phase der offenen Blüte befanden. Die Reihenfolge einzelner Phasen wurde dabei nicht geändert, wohl aber ihre Dauer. Auch in diesen Fällen gewann ich den Eindruck, dass der Beginn des Entfaltungsvorganges hauptsächlich, wenn nicht allein, durch ein gewisses Alter oder allgemeinen Zustand der Knospe bedingt wird.

Licht- und Dunkelheitsversuche.

Die Beobachtung, dass sich die *Ipomaeablüten* im Freilande regelmässig in der Nacht, also bei Dunkelheit öffnen, und gegen

Mittag, also bei intensivstem Lichte schliessen, könnte gegebenenfalls auch so gedeutet werden, dass die Dunkelheit, bzw. die Verdunkelung einen Reiz, welcher das Öffnen der Blüte, das Licht aber einen, welcher ihre Schliessung hervorruft, darstellt. Trotzdem bereits die Temperaturversuche, welche in Dunkelthermostaten durchgeführt wurden, zeigten, dass für die Florationsvorgänge das Licht keineswegs einen unentbehrlichen Faktor bedeutet, blieb doch die Frage ungelöst, ob und inwieweit der Lichtfaktor an und für sich den Blühvorgang beeinflussen könne. Um diese Frage beantworten zu können, wurden folgende Versuchsreihen aufgestellt:

- 1) bei natürlichem Tageslichtwechsel und Zimmertemperatur (21—23° C);
- 2) bei konstanter Dunkelheit und Zimmertemperatur;
- 3) bei Dauerbelichtung.

Als Lichtquelle benützte ich bei letzter Versuchsreihe eine Nitra-Osram Lampe von 500 W. Da ich bereits von früher Erfahrungen über die durch diese Lichtquelle entstehende Temperaturerhöhungen besass, führte ich diesen Versuch in drei Varianten aus. Die, wie üblich in wasserenthaltenden Epruvetten befindliche Versuchsobjekte wurden

- a) unter eine Eisenoxydulglocke,
- b) unter gewöhnliche Glasglocke,
- c) ohne Glasglocke

in der Dunkelkammer des Laboratoriums untergebracht und zwar in einer 80 cm betragender Entfernung von der Lichtquelle.

Als Parallele zur letzten Versuchsreihe wurde gerade wegen der zu erwartender Temperaturerhöhung, welche auch tatsächlich eintrat, noch eine Versuchsreihe aufgestellt

- 4) im Dunkelthermostat bei allmählicher Steigerung der Temperatur von 20—26° C, also in konstanter Dunkelheit.

Die Bezeichnung »konstante Dunkelheit« entspricht insofern nicht dem Sachverhalte, da ich doch bei Durchführung der Beobachtungen, welcher ich zuerst in Intervallen von je zwei Stunden, bei Wiederholung der Versuche jedoch allstündlich vornahm, die Versuchsobjekte einer kurzen Belichtung (Taschenlampe) aussetzen musste.

Als Versuchsobjekte wählte ich 30 mm grosse Knospen. Jede Versuchsreihe bestand aus 10 Objekten, bei dem Dauerbelichtungsversuch jede Variante aus je 6 Knospen. Natürlich wurde auch für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt.

Die Verbesserungen, welche ich mir von der Anwendung der Eisenoxydulglocke versprach, d. h. eine stärkere Absorption der Wärmestrahlen der Lichtquelle, sind leider nicht in demjenigen Masse eingetreten, wie ich es erwartete. Die Temperatur unter der gewöhnlichen Glasglocke erhob sich von 20 auf 26° C, jene unter der Eisenoxydulglocke von 20 auf 25° C. Die Temperatur des Wassers in Epruvetten welche mit keinem Wärmeschutz versehen waren, ist allmählich bis auf 36° C gestiegen.

Was die ersten zwei Versuchsreihen anbelangt, so konnten in dem Verhalten der Blüten bei konstanter Dunkelheit und bei natürlichem Tageslichtwechsel keine wesentliche Unterschiede festgestellt werden. Im allgemeinen entsprach der Blühvorgang der Ipomaeablüten in beiden Fällen dem im Freiland beobachteten normalen Verlaufe des Prozesses. Man konnte zwar bei den Dunkelheitsobjekten ein etwas rascheres Fortschreiten der Entfaltungsphase beobachten und dementsprechend auch ein früheres Eintreten der Phase der offenen Blüte, als bei den Objekten welche dem Tageslicht ausgesetzt waren, jedoch waren die Unterschiede zu gering, um eine Differenz in der Dauer der ganzen Floration herbeiführen zu können. Sie wurden bereits in der Phase der offenen Blüte ausgeglichen, welche bei den Dunkelheitsobjekten um 1 bis $1\frac{1}{2}$ Stunden länger anhält als bei den Tageslichtobjekten. Die Einfaltungsphase verlief wieder ebenso wie die Entfaltungsphase, bei den Dunkelheitsobjekten etwas rascher als bei den Blüten welche dem natürlichen Tageslichtwechsel ausgesetzt waren.

Die Versuchsergebnisse der dritten und vierten Versuchsserie sind wegen den in ihnen stattgefundenen Temperaturerhöhungen nicht ohne weiteres mit den Versuchsergebnissen der eben besprochenen ersten und zweiten Versuchsserie zu vergleichen. Da ich aber die Temperatur im Dunkelermostate allmählich und der bei der Dauerbelichtungsserie beobachteter Temperaturerhöhung entsprechend ansteigen liess, so konnte ich immerhin erwarten, dass dabei eventuelle durch die Belichtung an und für sich verursachte Unterschiede klar zu erkennen sein werden. Solche Unterschiede wurden aber nicht beobachtet, und beide Versuchsserien zeigten lediglich das Bild, welches wir schon bei Temperaturversuchen und zwar bei Anwendung höherer Temperaturen kennen gelernt haben: das Ausbleiben der Phase der offenen Blüte und das Eingreifen der Einfaltungsphase in die noch nicht zu Ende gebrachte Einfaltungsphase, welches durch Schrumpfungerscheinungen begleitet wurde. Bei den Objekten, welche ohne Wärmeschutz der Dauerbelichtung ausgesetzt wurden (dritte Versuchsvariante s. S. 79) und bei welchen die Temperatur des Wassers bei Abschluss des Versuches auf 36°C gestiegen war, kam es nur zur Realisation des ersten Stadiums der Entfaltungsphase, des Öffnens der Spirale. Es war wohl der schädliche Einfluss der hohen Temperatur, welcher den normalen Verlauf des Entfaltungsvorganges bei diesen Objekten verhinderte.

Aus alledem könnte man entnehmen, dass dem Lichtfaktor kein den Florationsvorgang bestimmender Einfluss zukommt. Immerhin fand ich, dass für die Klarheit der Ergebnisse der letzten Versuchsreihe die durch die Lichtquelle verursachte Temperaturerhöhung störend ist. Deshalb stellte ich nachträglich noch einen Versuch auf, bei welchem ich diese eventuelle Fehlerquelle vollkommener zu eliminieren trachtete. Als Lichtquelle benützte ich zwar dieselbe Nitra-Osram 500 W

Lampe, schaltete aber zwischen sie und den unter gewöhnlicher Glasglocke befindlichen Versuchsobjekten, welche ich diesmal auch in eine grössere Entfernung von der Lichtquelle brachte (1.20 m) eine mit Wasser gefüllte planparallele Küvette mit 1 cm breiter Wasserschichte. Es zeigte sich, dass in Ermangelung Zeissischer Lichtfilter, welche ohnehin in einem für pflanzenphysiologische Zwecke zu kleinem Masstabe verfertigt werden, eine Wasserküvette noch immer den besten Wärmeisolator abgibt. Die Temperatur des Wassers in Eprouvetten stieg diesmal nicht höher als auf 22° C. Unter diesen Versuchsbedingungen erhielt ich nun Resultate, welche einwandfrei erkennen liessen, dass die Floration der Ipomaeablüte durch die Lichteinwirkung an und für sich weder bedingt ist, noch durch dieselbe wesentlich verändert werden kann.

Luftfeuchtigkeit.

Bei Aufstellung der Versuche, welche den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf den Entwicklungs-, d. h. Blühvorgang der Ipomaeablüten klarlegen sollten, kamen die Objekte, welche sich in wasserenthaltenden, mit Korkprophen geschlossenen und mit Paraffin, bzw. Paraffinöl, in einer Versuchsreihe auch mit Vaseline abgedichteten Eprouvetten befanden, auf Glasplatten und dann unter Glasglocken, deren geschliffener Rand ebenfalls mit Vaseline belegt wurde. Die Versuche werden bei Zimmertemperatur (durch. 22° C) und bei natürlichem Tageslichtwechsel durchgeführt. Verschiedene Luftfeuchtigkeit wurde auf eine sehr einfache Weise erreicht, indem man nämlich unter eine Glasglocke eine mit Wasser gefüllte Schale unterbrachte und unter die andere eine mit Chlorkalk gefüllte Schale. Bei der dritten Versuchsvariante befanden sich die Objekte allein unter der Glasglocke. Die Versuche wurden dreimal wiederholt und bestanden aus je 24 Ipomaeablüten, welche sich bei Versuchsaufstellung im Endstadium der Wachstumsphase befanden. Die Ergebnisse aller drei Versuche waren übereinstimmend und lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

1) Hochgradige Lufttrockenheit verhindert das Zustandekommen der Phase der offenen Blüte. Bis zu den vorletzten Stadien der Entfaltungsphase vollzieht sich der Vorgang der Floration ganz normal. Dann aber, ohne dass es zu einem vollständigem Ausbreiten und Anspannen des Blütenschirmes kommt, verharren die Blüten in diesem vorletztem Stadium der Entfaltungsphase beiläufig so lang, wie lange sonst in normalen Verläufe des Vorganges die Phase der offenen Blüte dauert. Danach bemerkt man die ersten Anzeichen des Beginnes der Einfaltungsphase, welche wieder vollkommen normal verläuft.

2) Bei grosser Luftfeuchtigkeit scheint sich hingegen der ganze Vorgang vollkommen normal zu vollziehen. Einen Unterschied gegenüber dem normalen Verlaufe bemerkt man nur in der letzten Phase, in der Phase der Einfaltung. Der Blütenschirm rollt

sich zwar ein, doch erfolgt die Kontraktion des Blütenschlundes nur unter beträchtlicher Verzögerung und jenes fast vollkommene Schliessen des Blütenschlundes, welche in den Versuchsserien bei hochgradiger Lufttrockenheit nach 8-stündlicher Dauer der Einfaltungsphase eintrat, wurde unter diesen Verhältnissen überhaupt nicht erreicht. Die Blüten trennten sich sogar vom Blütenboden ohne dass diese Schliessung sich eingestellt hätte.

Chloroformierungsversuche

Die Aufstellung dieser Versuche entsprach der Aufstellung der Luftfeuchtigkeitsversuche, nur dass statt Wasserschalen, bzw. Chlorkalkschalen unter einzelne Glasglocken breite Gefässe mit verschiedenen Chloroformkonzentrationen unterbracht wurden. Es wurden 0, 2, 5, 5, 7.5 und 10% tige Chloroformkonzentrationen angewandt und die Versuchsreihe bestand, da mir hauptsächlich daran lag, den Verlauf der Einfaltungsphase unter diesen Umständen zu beobachten, vorerst nur aus Blüten im offenen Stadium.

Die Konzentrationen von 7.5 und 10% erwiesen sich als zu stark und führten zu einen sehr bald eintretendem Absterben der Blüten. Die Blüten wurden unter Farbenveränderungen schlaff, vollführten jedoch keine Einrollungsbewegungen. Bei später aufgestelltem Versuche mit Blüten, welche sich in Anfängen ihrer Floration befanden, kam es zu demselben Schlaffwerden des Blütenschirmes, wobei die Entfaltungsphase in ihrem Beginn unterbrochen wurde, aber auch kein Eintreten der Einfaltungsphase erfolgte.

Bei einer 2,5 und 5% betragender Chloroformkonzentration erfolgte zuerst ein Stillstand der Florationsvorgänge. Es kam zunächst weder zum Fortschreiten der Entfaltungsphase, noch der Einfaltungsphase. Objekte welche ich nach 2 Stunden aus der Chloroformatmosphäre entfernte, erholten sich bald, und der weitere Florationsvorgang verlief bei ihnen alsdann annähernd normal. Jene Objekte jedoch, welche auch weiter unter den Glasglocken in Chloroform durchtränkter Atmosphäre verblieben, zeigten nach gewisser Zeit dasselbe schlaffe Herabhängen ihrer Blüten, welches auch bei starker Chloroformkonzentration beobachtet wurde. In keinem Falle aber konnte ich die für die Einfaltungsphase typische Einrollungsbewegungen beobachten.

Befruchtungsversuche

Ob die Befruchtung bzw. Bestäubung einen Einfluss auf den Blühvorgang der Ipomaeablüte ausübt, vermag ich zwar nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden, vermute aber, dass die Bestäubung keinen Reiz, welcher auf diesen Prozess und seine Phasen irgendwie auslösend wirken möchte, bedeutet. Denn vorausgesetzt, z. B. dass die Bestäubung die Einfaltung der Blüte hervorrufen würde, was das natürlichste wäre, so ist es kaum wahrscheinlich, dass diese Bestäubung in allen Blüten zu vollkommen gleicher Zeit stattfindet.

Es müssten sich doch welche Unterschiede in dem zeitlichen Eintreffen und dem Beginn der Einfaltungsphase zeigen, welche ich jedoch bei meinen zahlreichen Freilandbeobachtungen nie feststellen konnte. Ebenso unwahrscheinlich ist es, dass absolut alle Blüten bestäubt werden, und doch löst sich keine Blüte von dem Blütenboden, welche nicht vollkommen geschlossen, d. h. eingefaltet wäre.

Die Tatsache, dass in meinen Versuchen eine Insektenbestäubung ausgeschlossen war und die Blüten sich dennoch einfalteten, hat leider keine Beweiskraft, da *Ipomaea purpurea* nach Darwin und Knuth selbstfertil ist. Eine frühzeitige Exstirpation der Fruktifikationsorgane ist aber bei der geschlossenen und spiral gedrehten Knospe ohne Verletzung der Blütenschirmes fast unmöglich und im Stadium der offenen Blüte hat man wieder keine Gewissheit, ob nicht bereits eine Selbstbestäubung stattgefunden hat.

Ich versuchte diese Frage anders zu lösen. In einer Versuchsreihe, welche aus 12 noch geschlossenen Knospen bestand, wurden unmittelbar nach dem Öffnen der Blüten, 6 Blüten künstlich bestäubt. Der Versuch wurde bei Zimmertemperatur und normalem Tageslichtwechsel ausgeführt. Wie diesmal, so zeigten sich auch bei Wiederholung des Versuches (bei welcher die Bastäubung später ausgeführt wurde) keine Unterschiede im Verhalten der Blüten, trotzdem man an zwei Blüten eine deutliche Fruchtansetzung beobachten konnte. Dieses Versuchsergebnis dürfte die Annahme, dass die Befruchtung bzw. die Bestäubung von keinem entscheidenden Einflusse auf die Florationsvorgänge der *Ipomaeablüte* ist, im gewissen Masse stützen bzw. bekräftigen.

Was Herveys Deutung der Mittelrippen als Honigmale anbelangt, welche eben wegen ihrer dunkleren Färbung im Zwielicht, wenn die Blüte offen ist, wirksam sein sollten, möchte ich an dieser Stelle bemerken, dass ich einen Insektenanflug (Bienen und Hummeln) nur selten beobachten konnte, und dies nie im abendlichen oder Fröhorgenzwielicht, sondern gerade an sonnigen Vormitagen, also bei vollem Lichte.

Anatomische Untersuchungen.

Obwohl Goebel betont »wie eng die eigenartige Ausbildung der Convolvulaceenkronen mit deren Entfaltungsvorgang zusammenhängt« (Goebel p. 451) und bedauert, dass sich in der Literatur nichts darüber findet, ausgenommen eine Angabe bei Dutrochet, führte er selbst keine anatomische Untersuchungen durch. Dutrochets Originalarbeiten waren mir leider nicht zugänglich, und aus Goebels Darstellung ist nicht zu ersehen, inwieweit Dutrochet seinen Deutungsversuch — dass nämlich die Bewegungen durch den Antagonismus zweier in den »nervures« der Korolle befindlichen Gewebe zustande kommen (Goebel l. c.)

— auch durch anatomische Feststellungen zu stützen vermag. Goebel widerspricht zwar Dutrochets Deutung der Vorganges, was aber die anatomische Verhältnisse anbelangt, bemerkt er nur, und mit Recht, dass »Nerven« nicht nur an den Mittelrippen, sondern auch an der Schirmfläche der Blüte vorkommen.

Da auch in der neueren Literatur keine anatomische Untersuchungen über die Ipomaeablüte vorliegen, versuchte ich selbst durch eigene Untersuchungen einen gewissen Einblick in die anatomische Verhältnisse dieser Blüte zu erlangen. Dass in der Blüte zweierlei Gewebearten vorkommen, eine derbere, welche den unteren, kelchartigen Blumenkronenteil und die Mittelrippen aufbaut, und eine zartere, welche die Schirmfläche bildet, schien makroskopisch so ziemlich sicher zu sein, sollte aber doch auch anatomisch bewiesen werden.

Nach ersten, wegen der Zartheit der Objekte, besonders der Schirmteile, missglückten Freihand- und Mikrotomschnitte gelang es mir schliesslich doch einwandfreie Freihandschnitte vom frischen, wie auch im Alkohol fixierten und gehärteten Material zu erhalten.

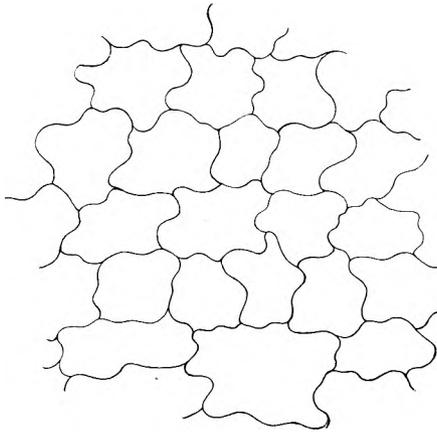


Abb. 3. Flächenansicht der Epidermis der Schirmteile der Ipomaeablüte.

Die Flächenansicht der Epidermis der Schirmteile zeigt lückenlos aneinanderschliessende, unregelmässig grosse Zellen mit durchaus welligen Seitenwänden (Abb. 3). Die Epidermis der Mittelrippen, wie auch des unteren, kelchartigen Blumenkronenteiles besteht hingegen in Flächenansicht aus langgestreckten, plattenartigen Zellen, deren Seitenwände gerade und nicht gewellt erscheinen, zeigt also das Bild einer normalen supranervalen Epidermis. Die Zellen schliessen ebenfalls lückenlos aneinander, jedoch bemerkt man hier, auf den Rippen selbst und in ihrer unmittelbaren Nähe, sowie an dem unteren kelchartigen Blumenkronenteile, vereinzelt, meist reihenweise angeordnete und nicht sehr häufige Spaltöffnungen, welche an der Epidermis der Schirmpartien nicht zu beobachten waren (Abb. 4).

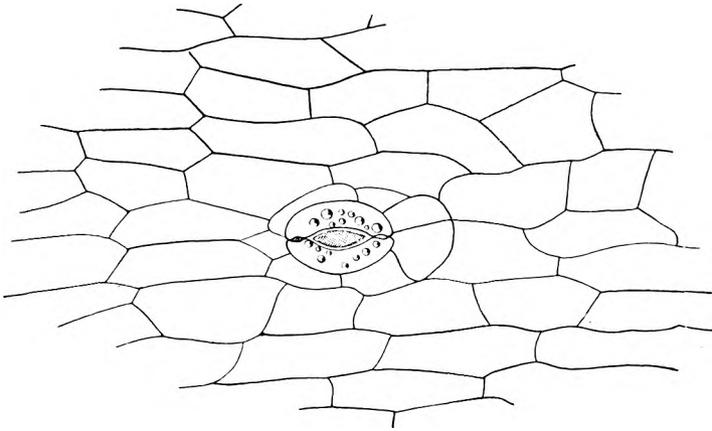


Abb. 4. Flächenansicht der supranervalen Epidermis der Ipomaeablüte.

Die Gefäßbündel, welche hauptsächlich aus Spiraltracheen bestehen, welche in Flächenansicht von nicht ganz deutlicher Parenchymseide umhüllt scheinen, verlaufen meist in der Richtung der Längsachse der Blumenkrone. Sie ziehen sich aus dem unteren Teile der Blüte auch in die Schirmpartien hinauf, erscheinen hier in fast regelmässigen Abständen und endigen nahe dem Schirmrande der Blüte bogenartig verbunden; in ihren Abzweigungen endigen sie auch manchmal blind, ebenso in den Endzipfeln der Mittelrippen. In den Mittelrippenpartien sind sie am stärksten und am dichtesten ausgebildet.

Die Gefäßbündel werden fast regelmässig von langgestreckten, schlauchartigen Milchsaftzellen begleitet, welche neben, unterhalb oder oberhalb der Spiraltracheen vorkommen, jedoch, meinen Beobachtungen nach, mit ihnen nicht in unmittelbare Verbindung treten. Hie und da finden sich auch in den Mittelrippenpartien symmetrisch angeordnete Excretkanäle schizogenen Ursprunges.

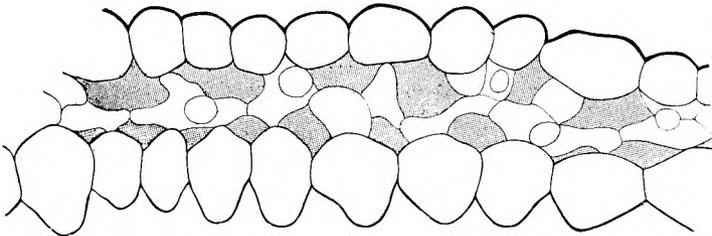


Abb. 5. Querschnitt aus der Schirmpartie der Ipomaeablüte.

Am Querschnitte der Schirmpartien (Abb. 5) erkennen wir die verschiedene Ausgestaltung der Epidermis der Ober- und Unterseite,

bzw. der Innen- und Aussenseite der Ipomaeablüte. Während die Epidermis der Oberseite aus papillenartig vorgewölbten Zellen besteht, zeigt die Epidermis der Unterseite eine viel schwächere Hervorwölbung der Zellen, welche dementsprechend auch kürzer sind, aber eine stärkere Verdickung der Aussenmembranen, bzw. eine stärkere Ausbildung der Kutikula aufweisen. Bei der Epidermis der supranervalen Partien treten diese Unterschiede noch schärfer hervor. Die papillenartige Innenepidermis verleiht der Blumenkrone jenes samtartige Aussehen, durch welches sich besonders die Rippenpartien, welche ohnehin durch ihre dunklere Färbung auffallen, auszeichnen.

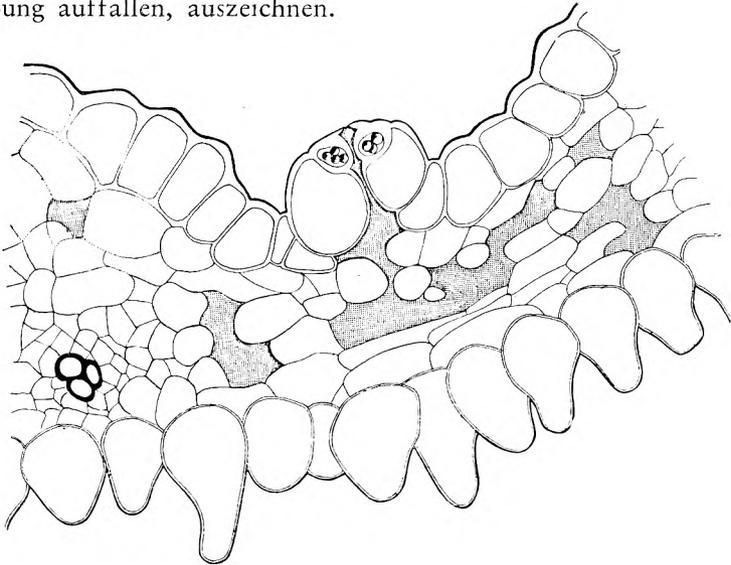


Abb. 6. Spaltöffnungsapparat bei der Blüte von *Ipomaea purpurea* L.

Die Spaltöffnungen welche, wie bereits erwähnt, nur an den supranervalen Partien der Epidermis vorkommen, sind, wie üblich, an der Aussenseite bzw. Unterseite der Blüte ausgebildet und fallen am Querschnitte durch ihre hügelartige Hervorwölbung auf (Abb. 6). Bei Spaltöffnungen, welche an den Rändern der Mittelrippenpartien vorkommen, ist diese Hervorwölbung besonders stark ausgeprägt. Dadurch wird auch ihr eigenartiges Aussehen bedingt. Die Nebenzellen werden im gewissen Sinne zu Unterzellen, da sich die Schliesszellen nicht neben sie, sondern auf sie anschliessen. Die Schliesszellen enthalten wie üblich, Chlorophyll und der Hinterhof mündet keil — bis trichterförmig in das Interzellularsystem des Mesophyls ein.

Das Mesophyl, welches sich an die beiden Epidermiden bei den Schirmpartie unmittelbar, bei den Rippenpartien jedoch unter Vermittlung einer Parenchymzellenreihe anschliesst, ist als typisches Schwamm — bzw. Sternparenchym ausgebildet. Die Zellen, welche sehr dünne Membranen besitzen, lassen zwischen sich verhältnis-

mässig grosse Interzellularräume frei. Es ist bezeichnend, dass die Gefässbündelgruppen sich nicht unmittelbar an das Sternparenchym anschliessen, sondern, wie auch aus den Abbildungen der Querschnitte ersichtlich, regelmässig durch ein parenchymatisches Gewebe mit lückenlos anschliessenden Zellen von ihm getrennt sind.

Die Hervorwölbung der Ränder der Mittelrippenpartien, welche an der Aussenseite der Blumenkrone auch makroskopisch bemerkbar ist, wird durch eine gruppenartige Ausbildung meist lückenlos aneinander anschliessender Parenchymzellen verursacht, welche annähernd parallel der Epidermis verlaufen (Abb. 7). Unterhalb dieser Zellengruppe und fast genau in der Mitte der Hervorwölbung liegt die Gefässbündelgruppe.

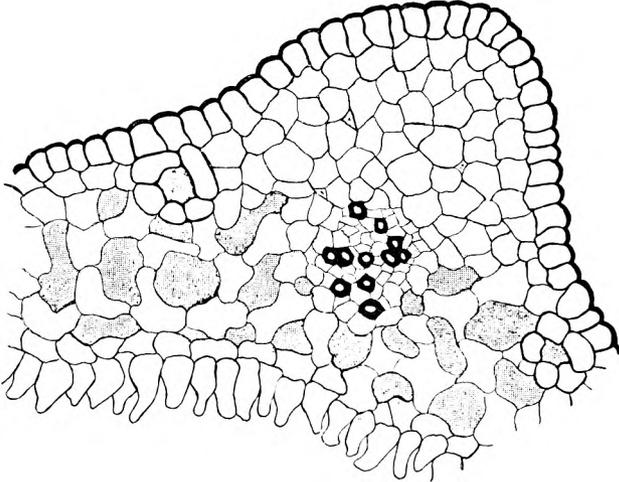


Abb. 7. Querschnitt aus der Mittelrippenpartie der *Ipomaea*blüte.

Als Hauptergebnisse der durchgeführten anatomischen Untersuchungen,* auf welche wir bei der Schlussbetrachtung zurückkommen werden, wollen wir folgendes hervorheben:

1) In dem Bau der Blumenkrone sind im allgemeinen hauptsächlich drei Schichten zu unterscheiden: die Innenepidermis, welche aus papillenartig hervorgewölbten Zellen besteht, das Mesophyl, welches als Schwamm-, bzw. Sternparenchym ausgebildet ist, und die Aussenepidermis, deren Zellen weniger papillös sind;

2) Die Spaltöffnungen, welche nur am unteren Blumenkronenteile und supranerval vorkommen, zeichnen sich durch ausgesprochene hügelartige Erhebung und Hervorwölbung aus;

3) Der Unterschied zwischen den anatomischen Verhältnissen der Schirmteile der Blüte und ihrer Mittelrippenteile besteht im allgemeinen nur in der reichlicheren Ausbildung des Sternparenchyms in den Mittelrippenpartien.

* Die anatomischen Verhältnisse der *Ipomaea*blüten erinnern in manchem an die Verhältnisse bei *Pterostylis* und *Masdevallia*, ohne jedoch mit ihnen identisch zu sein. (Guttenberg: Die Bewegungsgewebe, 1926, p. 143.)

Allgemeine Betrachtungen.

Die Blüte von *Ipomaea purpurea* L. kann man in die Reihe der, wie Virville und Obaton sie benannten, ephemeren Blüten einreihen, welches sich im Gegensatz zu den »fleurs météorique persistantes« (Virville und Obaton) während ihren Entwicklungsganges nur einmal öffnen. Wir könnten sie auch als Eintagsblüher bezeichnen, ohne damit natürlich etwas über den Zeitpunkt des Öffnens der Blüte aussagen zu wollen.

Wenn man im Freilande eine Ipomaeakultur zu ihrer Blütezeit (Juni bis Anfangs Oktober) wenn auch nur gelegentlich betrachtet, so fällt einem auf, dass man, zu welcher beliebigen Zeit man auch die Kultur untersucht, regelmässig, zwei, bzw. drei Serien von Blüten, welche sich in verschiedenen, aber innerhalb der Serie gleichen Entwicklungsstadien befinden, antrifft. Beobachtet man die Blüten z. B. gegen 6 Uhr nachmittag, so wird man eine gewisse Anzahl der Blüten als kleine unausgewachsene und grüne Knospen erblicken, eine ebenso grosse Anzahl in beginnendem Öffnen der Blütenkrone, eine andere aber in bereits erfolgtem Schliessen der Blüte. Man gewinnt den Eindruck, als ob sich in dem Blühgange der Ipomaeablüte eine gewisse rhythmische, zu bestimmter und gleicher Zeit stattfindende Aufeinanderfolge einzelner Stadien offenbare.

Die zahlreich durchgeführten Freilandbeobachtungen zeigten, dass dieser Eindruck tatsächlich dem eigentlichen Sachverhalte entspricht. Sie zeigten, dass in dem Blühgange der Ipomaeablüte bei natürlichem Tageslichtwechsel und natürlichen Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen ein gewisser Rhythmus zum Ausdrucke kommt, welcher einzelne Phasen des Vorganges-abgesehen von der Wachstumsphase — in Intervallen von annähernd 8 Stunden aufeinander folgen lässt. Es galt nun festzustellen, ob dieser Rhythmus in der Blüte selbst liegt, oder ob er durch bestimmte Einwirkung der Aussenfaktoren induziert wird — mit anderen Worten und im Sinne Pfeffers — ob die Vorgänge, welche sich bei dem Öffnen und Schliessen der Blüte abspielen, als autonom, oder als aitiogen zu betrachten sind, oder in Josts Ausdrucksweise, ob sie von ektonomen oder endonomen Ursachen bedingt werden.

Die erste Phase des Entwicklungsganges der Ipomaeablüte, welche ich als Wachstumsphase bezeichne und aus dem eigentlichen Blühgang, oder wie ich ihn benenne, Floration ausscheide, unterliegt wie jeder Wachstumsprozess dem Einflusse der Aussenfaktoren, hauptsächlich aber dem Einflusse des Temperaturfaktors. Eine Temperaturerhöhung vermag die Wachstumsprozesse, welche in dieser Phase stattfinden, gesetzmässig zu beschleunigen, und ebenso erleiden dieselbe durch Temperaturniedrigungen eine entsprechende Verzögerung. Deshalb ist auch die Dauer dieser Phase, wie dies die diesbezüglich durchgeführten Versuche zeigten, veränderlich und unterliegt gewissen Schwankungen. Im Freilande sind jedoch die Temperaturschwankungen zur Vollblütezeit der *Ipomaea*

normal zu gering um eine auffallendere Verzögerung oder Beschleunigung dieser Phase herbeiführen zu können.

Obwohl die Grösse der Ipomaeaknospen und Blüte ziemlich beständig ist und bei mässig warmen Sommer im Zustande der beginnenden Öffnung der Blütenkrone mit beiläufig 30 mm vermerkt werden kann, wurden doch auch Abweichungen von dieser Länge beobachtet. Wenn trotzdem, auch bei einem 2 bis 10 mm betragenden Grössenunterschiede der Knospen, ein allgemeiner und gleichzeitiger Eintritt der Entfaltungsphase zu bemerken ist, so folgt daraus, dass sie Grösse, bzw. die Länge der Knospe an und für sich nicht den Beginn dieser Phase bedingen kann. Es bieten sich nun zwei Möglichkeiten:

- 1) das zeitliche Eintreffen der Entfaltungsphase wird durch das Einwirken bestimmter Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Lichtintensität bestimmt, also durch Einwirkung der Aussenfaktoren;
- 2) das zeitliche Eintreffen der Entfaltungsphase wird durch innere, in der Pflanze selbst liegende und wirkende Faktoren bestimmt.

Wenn wir diese zwei Möglichkeiten auseinanderhalten, so verbinden wir damit nur den Gedanken an die Priorität des Anlasses eines Geschehens. Es ist ja selbstverständlich, dass ein Aussenumtand nur dann die Bedeutung eines Faktors für das Geschehen in einem Organismus erlangt, wenn und insofern er eine Veränderung der inneren Zustände hervorrufen, oder auslösen kann. Aber ebenso gibt es auch Fälle wo man nicht erkennen vermag ob die Innen- oder Aussenfaktoren als primär zu betrachten sind. In solchen Fällen handelt es sich um das parallele Zusammenwirken beider Faktoren, und somit könnten wir den beiden Möglichkeiten noch die dritte zufügen:

- 3) das zeitliche Eintreffen der Entfaltungsphase wird durch das parallele Zusammenwirken der Innen- und Aussenfaktoren bestimmt.

Wie in der älteren, so gibt es auch in der neueren diesbezüglichen Literatur eine Reihe von Fällen, wo festgestellt wurde, dass gewisse Aussenfaktoren in das Öffnen und Schliessen der Blüten eingreifen können. So wurde die Mehrzahl der s. g. nyktinastischen Bewegungen der Blüten auf die Einwirkung des Lichtes, oder der Temperatur, auch der Luftfeuchtigkeit, bzw. ihren Wechsels oder auch gemeinsamen Wirkens zurückgeführt. Aus der neueren Literatur möchte ich nur einige Fälle hervorheben: Czech fand beispielweise, dass das Öffnen und Schliessen der Kronblätter von *Gentiana Freyniana* vorwiegend von der Lichtintensität beeinflusst wird, Virville und Obaton dagegen bei *Helianthemum guttatum*, *Anagallis arvensis* und *Phaenopus muralis*, dass ihr Entfalten hauptsächlich von den Temperaturverhältnissen abhängig ist. Doch gibt es auch Fälle, wo weder die Temperatur noch die Lichtintensität die Öffnungs- und Schliessbewegungen einzelner Blüten erklären vermag: Czech und Kann

fanden z. B. dass die Öffnungs- und Schliessbewegungen der Blüten von *Potentilla atrosanguinea* und *P. argentea* von diesen Faktoren nicht beeinflusst werden.

Was nun die Öffnungsbewegungen der Ipomaeablüte anbelangt, so zeigten die diesbezüglich durchgeführte Versuche, dass dem Lichtfaktor allein bei dem Blühvorgang der Ipomaeaknospe überhaupt keine Wirkung zukommt. Bei sonst gleichen Verhältnissen trat die Entfaltungsphase zu gleicher Zeit ein und der ganze Vorgang verlief gleichmässig, ob die Knospen nun dauernder Dunkelheit, natürlichem Tageslichtwechsel oder elektrischer Dauerbelichtung ausgesetzt waren.

Der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit kommt schon eine grössere Bedeutung zu. Wenn jedoch auch beide genannte Faktoren, und zwar besonders der Temperaturfaktor, die Dauer einzelner Phasen des Vorganges beeinflussen können, so haben zahlreiche Versuche doch auch bewiesen, dass sie auf das Eintreten, bzw. den Beginn der Entfaltungsphase bei den schon im Abschluss ihrer Wachstumsphase sich befindenden Knospen nicht einwirken vermögen. Dieses Eintreten scheint also von Innenfaktoren bestimmt zu sein. Da die Grösse der Knospen an und für sich wie wir gesehen haben, dafür nicht entscheidend ist, so wird es sich dabei, allem Anschein nach, um einen bestimmten, unserer Kenntnis sich noch entziehenden inneren Entwicklungszustand der Knospe handeln. Dass dieser Entwicklungszustand zwar gewöhnlich, unter normalen Verhältnissen, zu gleicher Zeit erreicht wird, jedoch nicht immer zu gleicher Zeit, also gegen 6 Uhr nachmittag erreicht werden muss, zeigt der Umstand, dass im Versuche der Beginn der Entfaltungsphase bei Blüten, welche schon seit ersten Anfängen ihrer Wachstumsphase verschiedenen Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsbedingungen ausgesetzt waren, zu verschiedener Zeit beobachtet wurde. Um dieses stattgefundene Verrücken des Beginnes der Entfaltungsphase exakt prüfen zu können, wäre, meiner Ansicht nach, eine Kultur der Ipomaeapflanze bei verschiedenen Temperaturen notwendig. Nur auf diese Weise, durch Beobachtung von Knospen, welche nicht von der Mutterpflanze getrennt wurden, könnte man feststellen, ob dieses beobachtete Verrücken doch nicht nur eine Folge der durch das Abschneiden der Blütenstengel hervorgerufenen allgemeinen Störung der Lebensprozesse ist. Der Umstand jedoch, welchen schon Goebel bemerkte und den ich ebenfalls beobachteten konnte, dass nämlich das Schliessen, oder die Einfaltung der Blüte ganz normal selbst dann verläuft, wenn man die Schirmfläche der Blüte ausschneidet, scheint jedenfalls die Bedeutung etwaiger Verletzungen stark herabzusetzen. Von noch grösserer Bedeutung für die Auffassung des Vorganges ist aber der Umstand, dass ich, als diese Versuche bereits beendet waren, bei verhältnissmässig früh einsetzender kalter Witterung noch um 3 Uhr Nachmittag Blüten in erst begonnener Entfaltungsphase antreffen konnte.

Was den weiteren Verlauf des Florationsvorganges der Ipomaeablüte anbelangt, so unterschiedes ich in ihm, wie bereits zu erschen war, abgesehen von der besprochenen Wachstumsphase, welche ich als eine die Floration vorbereitende Phase auffasse, die Entfaltungsphase, die Phase der offenen Blüte und die Einfaltungsphase. Entgegen den Beobachtungen an manchen Blüten, bei welchen auf die Phase der offenen Blüte unmittelbar ein Stadium des Welkens und Absterbens folgt, wird bei *Ipomaea purpurea* hier noch eine Phase eingeschaltet, eben die Phase der Einfaltung. In dieser Phase werden neuartige Bewegungen der Blüte ausgeführt, welche mit den üblichen Schrumpfung- und Welkungserscheinungen nichts gemeinsames haben, sondern zu ihrer Effektivierung die aktive Anteilnahme der lebenden Blumenkrone beanspruchen. Wie aus der Beschreibung ersichtlich (s. S. 74—75), kommen in dieser Phase Bewegungen zustande, welche im entgegengesetzten Sinne wirken als jene in der Entfaltungsphase, d. h. während diese die Öffnung der Blütenkrone herbeiführen, führen jene zu ihrer Schliessung. Um diesen Gegensatz zu betonen, bezeichne ich diese Phase eben als Einfaltungsphase, trotzdem die Bezeichnung Einrollungsphase zugleich die Bewegungen, welche in dieser Phase stattfinden, charakterisieren möchte und aus diesem Grunde vielleicht geeigneter wäre. Wenn ich also den Ausdruck Einfaltungsphase einführe und behalte, tue ich es auch aus dem Grunde, weil es Fälle, welche noch nicht in der Literatur verzeichnet sind, gibt, bei welchen sich die Blüte in dieser Phase auch tatsächlich und im wörtlichen Sinne ebenso einfaltet, wie sie sich in der Entfaltungsphase entfaltet. Bei *Hybiscus syriacus*, welche Blüte ich leider bloss zuweilen beobachten, nicht aber eingehend untersuchen konnte, ist z. B. die Einfaltung der Blüte tatsächlich eine rückwärts schreitende Entfaltung. Dies geht so weit, dass dadurch sogar die Unterscheidung der aufblühenden Knospen von den abgeblühten Blüten ganz beträchtlich erschwert wird.

Dass bei der Ipomaeablüte in der Einfaltungsphase, ebenso wie auch in der Entfaltungsphase, Vorgänge stattfinden welche an die Lebenstätigkeit der Blüte gebunden sind, bezeugen auch die Ergebnisse der Chloroformierungsversuche, welche ich gerade zu diesem Zwecke anstellte und durchführte. In genügend mit Chloroform durchtränkter Atmosphäre fand weder ein normales Entfalten der geschlossenen Knospen noch ein Einfalten der offenen Blüten statt.

Was den weiteren Verlauf des Blühganges der Ipomaeablüte und sein Verhalten gegenüber einzelnen Aussenfaktoren anbelangt, so konnte man in Versuchen feststellen, dass vorwiegend der Temperaturfaktor, im kleineren Masse auch der Luftfeuchtigkeitsfaktor, die Dauer einzelner Phasen dieses Prozesses verändern kann. Bei einer Temperatur von 25° C und grosser Lufttrockenheit verläuft der Vorgang bedeutend rascher, als bei einer Temperatur von 15° C.

Bei einer noch höheren Temperatur fällt die Phase der offenen Blüte überhaupt weg und in die ersten Stadien der Entfaltungsphase greift bereits die Einfaltungsphase ein. Auch diese Phase läuft abnormal ab und sehr bald werden Welkungserscheinungen bemerkbar, welche das normale Schliessen der Blüte verhindern. Eine Einwirkung des Lichtfaktors an und für sich konnte hingegen selbst bei Dauerbelichtung der Objekte nicht beobachtet werden. Das Zusammenwirken des Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsfaktors lässt vermuten, dass bei dem Vorgange auch Transpirationssteigerungen, bzw. Erniedrigungen in Betracht kommen könnten.

Anatomische Untersuchungen zeigten, dass bei der *Ipomaea*-blüte kein besonderes Gewebe oder etwaige Gelenke ausgebildet sind, welche speziell und nur der Ausführung der bei diesem Vorgang stattfindenden, mannigfachen Bewegungen dienen möchten. Immerhin dürfte die starke Ausbildung des Sternparenchymus wie auch die hügelartige Hervorwölbung der Spaltöffnungen zur Regulation dieser Bewegungen behilflich sein. Dies dürfte umso mehr zutreffen, als das Sternparenchym gerade an den Mittelrippen, welche an den Bewegungen besonders beteiligt sind, auffallend reichlich entwickelt ist. Dabei soll auch die Tatsache nicht vergessen werden, dass die eigenartig ausgebildeten Spaltöffnungen nur an den Mittelrippenpartien und am unteren kelchartigen Teile der Blütenkrone vorkommen.

Bei der gelegentlichen Besprechung der Entfaltungsbewegungen der *Ipomaea*-blüte vertritt Goebel die Ansicht, dass an diesen Bewegungen nur die Mittelrippenpartien aktiv beteiligt sind. Er gründet diese Ansicht auf der Feststellung, dass die Öffnung der Blüte auch dann eintritt, wenn die Zwischenteile, welche die Mittelrippen verbinden, also die eigentliche Schirmfläche entfernt d. h. weggeschnitten wird (Goebel, p. 450). Ich wiederholte Goebels Versuch einige Male und erhielt das gleiche Ergebnis. Trotzdem könnte ich nicht ohne gewisse Einschränkung der Goebelschen Auffassung beistimmen. Die Feststellung, dass die Einfaltungsbewegungen ausgeführt werden, wenn man die Schirmteile der Blüte entfernt, nicht aber, wenn man ihre Mittelrippenpartien ausschneidet, beweist noch immer nicht, dass sich an den Bewegungen nur die Mittelrippenpartien aktiv beteiligen, sie zeigt nur, dass diese Bewegungen von den Mittelrippen auch selbständig ausgeführt werden können. Wir dürfen dabei nicht vergessen, dass die Mittelrippen zugleich jene Gebilde sind, welche der ganzen Schirmblüte ihre Festigkeit verleihen. Es ist nicht nur eine bildliche Beschreibung, wenn man sagt, dass die Schirmfläche an den Mittelrippen ausgespannt ist. Sie ist dies tatsächlich und wenn man diese Mittelrippen entfernt, so hat die Schirmfläche keinen Halt mehr und sinkt zusammen. Wenn aber die Schirmfläche nur vollkommen passiv den ausführenden Bewegungen der Mittelrippen folgen möchte, so würde sie sich in der Einfaltungs-

phase nicht so regelmässig einrollen, vielmehr würde sie zusammengezogen werden und einschrumpfen. Sie wird zwar kontrahiert, aber sichtbar nur in der Richtung ihrer Breitenaxe; in der Richtung der Längsachse rollt sie sich jedoch ein.

Sehr bezeichnend finde ich in dieser Hinsicht auch den Glycerinversuch, welchen ich nach Goebels Angaben wiederholte. Als ich mit einem feinen in Glycerin eingetauchten Pinsel die Mittelrippenpartien der offenen Ipomaeablüten bestrich, erhielt ich durchwegs ein Ergebnis, welches mit der Goebelschen Beobachtung nicht übereinstimmt. Auf diese Divergenz komme ich noch zurück, hier möchte ich nur erwähnen, dass ich, als die Mittelrippen durch Glycerin sozusagen inaktiviert wurden, nach einer Zeit bei den Schirmteilen Vorgänge beobachtete, welche dem ersten Stadium der Einfaltungsphase entsprechen, d. h. ein Umbiegen des Schirmrandes. Dass diese Phase sich nicht weiter fortsetzte, führe ich unter anderem hauptsächlich darauf zurück, dass die Schirmteile durch ihre feste Verbindungen mit den Mittelrippen mechanisch verhindert waren, weitere Bewegungen auszuführen. Es kam selbst in dieser ersten Phase schon zum Einreissen des Schirmrandes.

In der Einleitung wurden bereits Dutrochets Bemühungen diesen Vorgang der Öffnung und Schliessung der Ipomaeablüte zu erklären, erwähnt. Dutrochet meinte, dass dieser Vorgang auf den Antagonismus zweier in Nerven der Korolle sich befindenden Geweben zurückzuführen sei, von welchen sich das obere Gewebe »par impletion de liquide avec excès« bei der Öffnung nach aussen, das untere aber bei Schliessung durch »Oxygenation« nach innen zu krümmen suche. Goebel widersprach dieser Auffassung und führte selbst den Vorgang zuerst auf Wachstumsvorgänge, später aber, in der zweiten Auflage seines Buches über die Entfaltungsbewegungen (1924) auf die Erhöhung und Verminderung des Turgordruckes zurück. Diese Auffassung gründet er ebenso auf dem schon erwähnten Glycerinversuch als auch auf dem Verhalten der Blüten unter Wasser und im Exsikator (in beiden Fällen findet keine Öffnung der Blüte statt).

Was nun den Glycerinversuch anbelangt, erhielt Goebel nach Bestreichung des Mittelrippen (innen) mit Glycerin eine »Hebung (Einwärtsbewegung) der Blumenkrone«. (Goebel, l. c.) Leider bemerkt Goebel nicht ausdrücklich, in welcher Phase er die Blüten mit Glycerin behandelte, wenn dies aber in der Phase der offenen Blüte geschah, so wäre dies umso merkwürdiger, als ich bei derselben Behandlung und zu wiederholten Malen ein vollkommen entgegengesetztes Ergebnis erhielt. In meinen Versuchen trat statt der Hebung der Blütenkrone eine fast plötzliche Umbiegung des oberen Blumenkronenteiles nach aussen und unten ein. In diesem Zustand verharrten die Blüten cca 5 Stunden und ausser der bereits besprochenen Bewegung des Randes der Schirmteile, konnte an ihnen in dieser Zeit keine Veränderung beobachtet

werden. Dann aber kam es — indem die Umbiegung des oberen Blumenkronenteiles auch weiter anhielt — zu einer Kontraktion des Blütenschlundes. Bei den Blüten hingegen, deren Aussenmittelrippenpartien ich mit Glycerin behandelte, war zuerst keine Veränderung feststellbar, erst nach einer Weile bemerkte man ein leichtes Schlaffwerden der Blumenkrone, welches zunächst jedoch zu keinem Umbiegen des Schirmrandes, weder nach aussen noch nach innen, führte. Nach cca 3 Stunden trat die Einfaltungsphase ein, welche zwar nicht ganz normal, vielmehr fast stossweise verlief, aber doch zum Schliessen der Blumenkrone führte.

Dieses verschiedene Verhalten der Blüten, je nachdem man die Mittelrippenpartien von der Innenseite oder von der Aussenseite mit Glycerin behandelte, führe ich auf die anatomischen Verhältnisse der Ipomaeablüte zurück. Wie aus den Abbildungen und dem anatomischen Teil dieser Arbeit zu ersehen war, zeigt die Epidermis der Aussenseite im Gegensatz zu der Epidermis der Innenseite eine starke Verdickung der Aussenmembranen der Zellen (Kutikula) und es ist verständlich, dass diese dem Eindringen des Glycerins einen bei weitem grösseren Widerstand entgegengesetzte als die zarten und dünnen Membranen der pappilösen Epidermis der Innenseite der Blüte. Auf der Aussenseite befinden sich zwar Spaltöffnungen, doch sind diese, wie gesagt nur spärlich vorhanden und ausserdem ist die Atmöhle der Spaltöffnungen nicht in solcher unmittelbaren Verbindung mit dem Interzellulärsystem des Sternparenchyms wie die Innenepidermis, vielmehr von ihm durch das die Gefässbündel umgebende Parenchym sozusagen getrennt. Noch grösser ist der Unterschied der Innen- und Aussenseite, wenn wir die seitlichen Ränder der Mittelrippenpartien betrachten (Abb. 7). Die Mittelrippenpartien sind in ihrem seitlichen Abschlusse nach der Aussenseite hin auffallend hervorgewölbt. Es ist hier eine Gruppe von parenchymatischen Zellen ausgebildet, welche, da zwischen ihnen mechanische Elemente nicht beobachtet werden konnten, wahrscheinlich durch ihre Anzahl und dichtes Aneinanderschliessen den Mittelrippenpartien ihre Festigkeit verleihen. Von der Innenseite der Blüte schliesst sich aber das Sternparenchym auch hier unmittelbar an die Epidermis an, wodurch natürlich das diesseitige Eindringen vom Glycerin wesentlich erleichtert wird.

Unter Beachtung dieser Verhältnisse dürfte es verständlich sein, dass bei den innen mit Glycerin behandelten Blüten die Einfaltungsphase nicht verwirklicht werden konnte, während sie bei den von aussen behandelten Blüten, wo das Eindringen vom Glycerin, weil es nicht so allgemein und plötzlich erfolgen konnte, auch in solchem Masse die Spannungsverhältnisse in dem Interzellulärsystem des Sternparenchyms verändern konnte, annähernd normal verlief.

Wenn wir nun die Florationsbewegungen der Ipomaeablüte mit den Florationsbewegungen anderer Blüten vergleichen, so finden wir, dass ihre Spezifität in dem Umstande liegt, dass sie,

obwohl zu ephemeren oder Eintagsblühern gehörend, doch während ihren Blühens zwei grundsätzlich verschiedene Bewegungen ausführt. Die Bewegungen, welche in der Entfaltungsphase vor sich gehen (das Öffnen der Spirale und die Ausbreitung des Schirmes) zeigen nichts gemeinsames mit den Bewegungen, welche in der Einfaltungsphase ausgeführt werden (Einrollung des Schirmes). Dadurch unterscheidet sich der Florationsvorgang der *Ipomaea* auch von den Florationsvorgängen der *Hibiscus*blüte, bei welcher die Bewegung in der Einfaltungsphase der Blüte dieselbe wie in der Entfaltungsphase ist, nur entgegengesetzt orientiert, also rückwärtsschreitend (s. S. 91). Von den *Silene*blüten deren Verhalten *Kraus* beobachtete und mit welchen sie auch *Goebel* vergleicht, unterscheiden sich die *Ipomaea*blüten dadurch, dass bei ihnen die Bewegungen nur einmal ausgeführt werden und, was noch viel wichtiger ist, dass sie nicht rückgängig gemacht werden können.

Goebels Mutmassung, dass die geschlossenen *Ipomaea*blüten auch im warmen Wasser nicht mehr zum Öffnen gebracht werden können »offenbar deshalb, weil sie rasch absterben« (*Goebel*, p. 452) erscheint mir nur zum Teile gerechtfertigt zu sein. Dass die *Ipomaea*blüte bald abstirbt und eine bei weitem kürzere Lebensdauer hat als die *Silene*blüte, ist ausser Zweifel. Aber ebenso steht auch die Tatsache, dass das Absterben der *Ipomaea*blüte (normal) erst nach Beendigung der Einfaltungsphase eingreift. Die Einfaltungsphase selbst ist mit den in ihr sich vollführenden Bewegungen der Blütenkrone in den Florationsgang der Blüte einzureihen, und diese beobachteten Einrollungsbewegungen gehören nicht zu s. g. postfloralen Bewegungen im strengen Sinne des Wortes. Ebenso sind sie auch nicht durch die dem Absterben vorangehende Welkungserscheinungen zuzurechnen, da ich, ähnlich wie *Gärtner* bei *Lychnis*, beobachten konnte, dass die Blüte nach einer mechanischen Lösung der Einrollung sogleich in ihre früher eingenommene Lage zurückschnellt. Übrigens sind Welkungserscheinungen bei der *Ipomaea*blüte von anderen Erscheinungen leicht zu unterscheiden, da sie die Schlaffheit der Blütenkrone herbeiführen und auch in allen Phasen des Florationsvorganges hervorgerufen werden können. Solch eine welkende *Ipomaea*blüte zeigt aber niemals jene Erscheinungen und Bewegungen welche die Einfaltungsphase der frischen Blüte kennzeichnen.

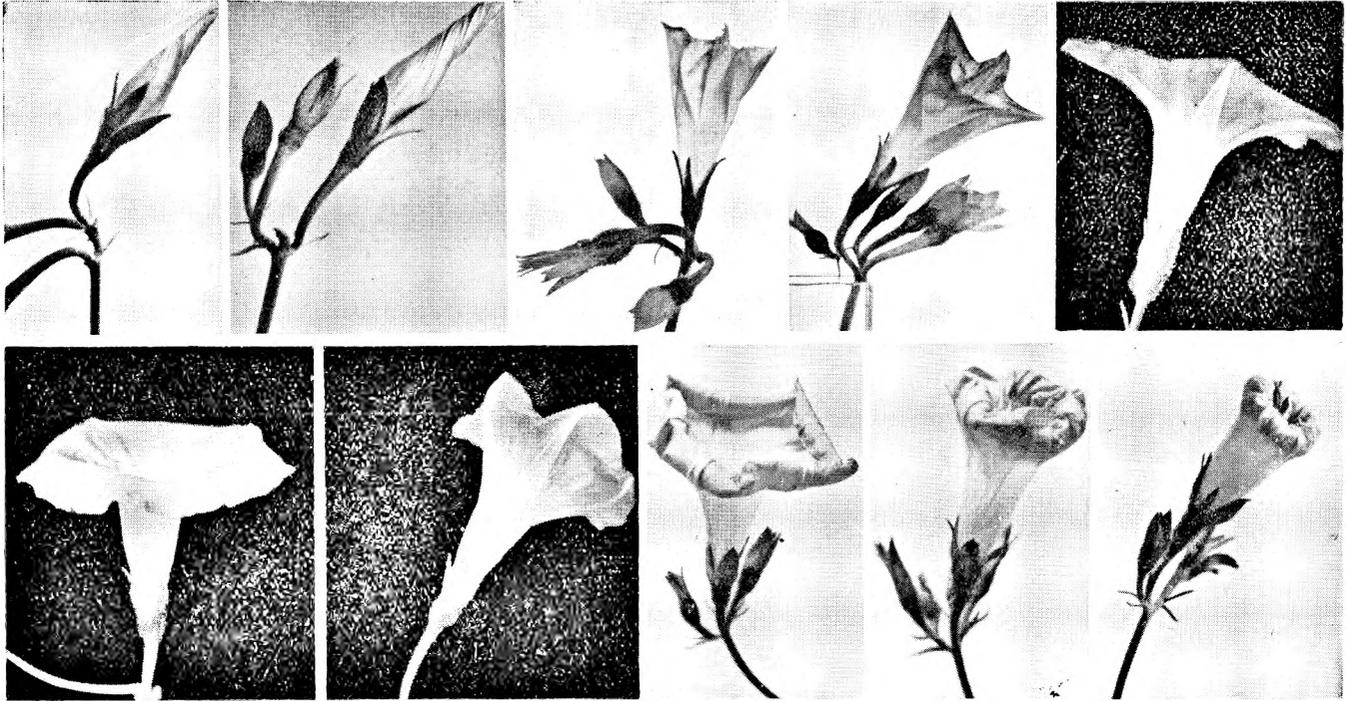
Wenn aber die Bewegungen nur von den Turgorverhältnissen bewirkt wären, so müsste unter Verhältnissen, welche eine Veränderung der Turgeszenz herbeiführen, auch eine dementsprechende Änderung der Bewegungen eintreten. Vorausgesetzt, dass die Entfaltung auf der Turgorsteigerung beruhe, wie *Goebel* annimmt, so sollte doch z. B. die Blüte, welche sich in den Anfangsstadien der Einfaltung befindet, unter Verhältnissen, welche eine Turgorsteigerung herbeiführen, in die Entfaltungs-

phase zurückkommen. Dies konnte ich aber nicht beobachten. Ebenso sollte auch unter Umständen, welche den Turgordruck vermindern — falls die Einfaltung nur darauf beruhen sollte — eine in Anfängen der Entfaltungsphase sich befindende Blüte sogleich in die Einfaltungsphase übergehen. Dies wurde zwar beobachtet, jedoch bei vollkommen abnormalen Verhältnissen, welche auch ein sehr rasch eintretendes Welken und Absterben der Blüte verursachten, so dass die Einfaltungsphase keineswegs normal verlaufen konnte.

Ausserdem ist es ziemlich unklar, wie der Turgordruck, bzw. die Turgoränderung an und für sich zu ganz neuartigen Bewegungen der Blüte herbeiführen könnte. Man möchte und dürfte in solchem Falle erwarten, derjenige Teil der Pflanze nach Beseitigung der Ursache, welche eine Turgoränderung hervorgerufen hat, in diejenige Lage zurückkehren wird, welche er früher eingenommen hat. Bei *Ipomaea* dürfte man demnach voraussetzen, dass die Blumenkrone wieder in den eingefalteten Zustand zurückkehren wird, wie dies z. B. bei *Hybiscus* auch tatsächlich geschieht, nicht aber, dass es zur Ausführung einer Einrollungsbewegung kommen wird.

Schon die Tatsache, dass die bei der Floration stattfindende Bewegungen nicht rückgängig gemacht werden können, erlaubt uns nicht die Florationsbewegungen im Sinne vom J o s t (Jost, p. 240) als reine Variationsbewegungen aufzufassen. Bekanntlich setzt man den Variationsbewegungen, welche durch den Turgor vermittelt werden, Wachstums- oder Nutationsbewegungen entgegen.

Was nun das Wachstum der *Ipomaea*knospe anbelangt, so konnte ich feststellen, dass es sich hauptsächlich in einer der Floration vorangehenden Phase vollzieht, welche ich deshalb auch als Wachstumsphase bezeichnete. Aber ich konnte auch ohne spezielle Messungen, welche ohnehin die Zartheit der Objekte sehr erschwert, wenn nicht unmöglich macht, beobachten, dass das Wachstum der Knospe nicht streng auf die Wachstumsphase beschränkt ist. Es setzt sich auch in die Entfaltungsphase, obwohl nicht mit solcher Intensität, fort und man kann es mit blossem Auge bis in das Stadium der Sternfigur verfolgen. Ob auch im weiteren Verlaufe der Floration noch welche Änderungen der Länge der Blütenkrone vorkommen und besonders, ob die Einfaltungsphase mit an der Ober- und Unterseite der Blüte eventuell verschieden verlaufenden Wachstumsprozessen verbunden ist, können wir leider nicht entscheiden, da versuchte mechanische Aufhebungen der Einrollung des Blütenschirmes misslangen und wir auf diese Weise keine diesbezügliche Anhaltspunkte erhalten konnten. Jedoch lässt einerseits der Umstand, dass wenigstens im Beginn der Floration auch Wachstumsprozesse festgestellt sind — und andererseits der Umstand, dass wir auch den Turgorveränderungen eine Bedeutung für das Zustandekommen der Bewegungen nicht absprechen vermögen, die Floration der *Ipomaea* als eine Kombination von Nutations- und



Die Florationsbewegungen der Ipomaeablüte.
(Vergl. Abb. 2)

Variationsbewegungen erscheinen. In diesem Sinne würde also bei der Floration — da beide Bewegungsarten auch den Einflüssen von Aussenfaktoren bis zu gewisser Grenze unterliegen — die unter 3) verzeichnete Möglichkeit der Entstehungsweise eines Vorganges zutreffen, d. h. die durch das parallele Zusammenwirken der Innen- und Aussenfaktoren stattfindende Bewegung.

Doch dürften hier noch einige Bemerkungen berechtigt sein. Die Ergebnisse meiner Freilandbeobachtungen und Versuche führten mich zur Überzeugung, dass die Wachstumsphase nicht allein als eine Phase zu betrachten ist, in welcher sich bloss das Länge- und Breitewachstum der Knospe vollzieht. Wie wir gesehen, kann die Entfaltungsphase bei Knospen mit ganz beträchtlichen Grössenunterschieden eintreten, folglich ist es nicht allein eine bestimmte erreichte Länge der Knospe, welche den Beginn der Entfaltungsphase herbeiführt. In der Präflorationsphase müssen auch andere Prozesse dem Wachstum parallel verlaufen, es müssen innere Bedingungen geschaffen werden, welche den Eintritt der Entfaltungsphase ermöglichen, ja, auch auslösen. Leider sind wir noch nicht in der Lage darüber etwas näheres aussagen zu können, und trotz allem Bemühen müssen wir uns derzeit, wenn auch mit Widerstreben und im Bewusstsein, dass dies im wissenschaftlichen Sinne nur eine Abgrenzung, nicht aber eine Erklärung bedeutet, mit der Äusserung Pringsheims begnügen: »Das erste Aufblühen der Knospe wird durch innere Kräfte bewirkt, sobald die Zeit dazu gekommen ist« (Pringsheim, p. 132).

Wenn wir auch annehmen möchten, dass es in dem weiteren Gange der Floration zu weiter andauernden Wachstumsprozessen mit einem auf der Unter- und Oberseite der Blüte verschiedenen Verlaufe kommt, so könnte uns auch dies nur die Art und Weise erklären, wie die mannigfachen Bewegungen ausgeführt werden, nicht aber, wodurch sie veranlasst und ausgelöst werden. Der vorausgesetzte, unbekannte Innenfaktor X, zu welchen wir als den Eintritt der Entfaltungsphase und den Beginn der eigentlichen Floration bewirkenden Faktor Zuflucht nehmen müssen, scheint auch für den weiteren Verlauf der Floration entscheidend zu sein. Denn, wenn auch, wie wir gesehen, die Aussenfaktoren (Temperatur und Feuchtigkeit) die Dauer einzelner Phasen bestimmen vermögen, indem sie unter anderen auch durch Turgor- und Transpirationsänderungen Bedingungen schaffen, welche den Vorgang verzögern oder beschleunigen, so ist es doch nicht einzusehen, wie es unter konstanten Aussenbedingungen einmal zur Ausführung dieser, dann zu Ausführung einer anderen, der vorangehenden nicht einmal entgegengesetzten, sondern überhaupt nicht vergleichbaren Bewegung kommen kann. Wie wir diesen unbekanntem Faktor, der solches bewirkt, bezeichnen oder nennen wollen, ist ziemlich gleichgültig, da es sich nicht um Namen handelt. Jedefalls aber scheint in diesem Falle die Gesetzmässigkeit der Aufeinanderfolge einzelner Phasen und Bewegungen, welche nicht gestört

werden kann ohne das Leben der Blüte selbst zu gefährden, die Annahme zu stützen, nach welcher der Blühgang der *Ipomaea*blüte ein durch die Organisation der Blüte bedingter und unter günstigen Aussenumständen sich auswirkender Vorgang wäre.

Es wäre zwar auch denkbar, dass der Blühgang der *Ipomaea*blüte in inniger Verbindung obwohl nicht mit der Befruchtung, so doch mit der Entwicklung und Reifung der Fruktifikationsorgane, der Staubfäden und des Stempels einhergehen könne, und zwar in diesem Sinne, dass einer Verlängerung der Filamente die Einrollbewegung der Blütenkrone entsprechen möchte. Diesmal wurden diese Verhältnisse nicht näher untersucht; falls es sich jedoch bei weiteren Untersuchungen, welche ich im nächsten Jahre durchzuführen beabsichtige, ergeben möchte, dass solch ein Zusammenhang und ev. auch eine Korrelation besteht, so würde dies kaum die oben ausgesprochene Auffassung des Vorganges wesentlich ändern; in Gegenteil könnte dies nur die Bedeutung der Innenfaktoren für das Zustandekommen der Florationsvorgänge noch mehr hervorheben. In diesem Zusammenhange soll dann auch die ökologische Bedeutung diesen, wie wir gesehen haben, eigentümlichen Florationsvorganges der *Ipomaea*blüte besprochen werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

Verf. behandelt in der vorliegenden Arbeit den Blühgang der *Ipomaea purpurea* L. Unter Blühgang oder Floration ist die Gesamtheit der Vorgänge zu verstehen, welche sich von dem beginnenden Öffnen der Knospe bis zu dem vollkommenen Schliessen der Blüte in der Blumenkrone vollziehen.

Auf Grund zahlreicher Freilandbeobachtungen, mannigfacher Versuche und anatomischer Untersuchungen konnten folgenden Ergebnisse verzeichnet werden:

1) Die Blüte der *Ipomaea purpurea* L. welche ihrem Baue nach den Typus der Schirmblüten repräsentiert, ist in die Reihe der ephemeren Blüten oder Eintagsblüher einzureihen, da in ihrem Blühgang nur ein einmaliges Öffnen und Schliessen der Blumenkrone stattfindet.

2) In dem Blühgang der *Ipomaea purpurea* L. sind, abgesehen von der Wachstumsphase, folgende Phasen zu unterscheiden: a) die Entfaltungsphase, b) die Phase der offenen Blüte und c) die Einfaltungsphase.

3) Eine Erhöhung, bzw. eine Erniedrigung der Temperatur verkürzt, bzw. verlängert in gesetzmässiger Weise die Dauer der Wachstumsphase, welche als eine Präflorationsphase aufzufassen ist. Der Eintritt der Floration selbst ist jedoch nicht allein von der erreichten Länge der Knospe abhängig, sondern scheint vielmehr durch einen, unserer Kenntnis sich noch entziehenden besonderen Innenzustand der Knospe bewirkt zu werden.

4) Im Freilande beginnt die Entfaltungsphase normal gegen 6—7 Uhr nachmittag. Zwischen 12—2 Uhr nachts setzt die Phase

der offenen Blüte ein, während der Beginn der Einfaltungsphase zwischen 6—8 vormittag stattfindet. Die Dauer einzelner Phasen ist mit annähernd 8 Stunden zu vermerken und die ganze Floration nimmt im Freilande unter normalen Verhältnissen 22—24 Stunden in Anspruch.

5) Jede Phase der Floration ist durch besondere Bewegungen charakterisiert, welche von dem oberen Teile der sympetalen Blumenkrone unter besonderer Mitwirkung der Mittelrippenpartien ausgeführt werden und bei allen gleichaltrigen Blüten gleichmässig verlaufen.

b) Das Licht, das natürliche wie das elektrische, übt an und für sich keinen Einfluss weder auf den Eintritt noch auf den Verlauf der Floration aus. Die Floration verläuft gleichmässig, ob die Knospen natürlichem Tageslichtwechsel, konstanter Dunkelheit oder künstlicher Dauerbelichtung ausgesetzt sind.

7) Temperaturverhältnisse und im geringeren Masse auch Luftfeuchtigkeitsverhältnisse verlängern, bzw. verkürzen die Dauer einzelner Phasen der Floration. Die Reihenfolge der Phasen wird erst bei extremer Veränderung dieser Verhältnisse gestört, wobei jedoch auch ein rasch einsetzendes Welken und Absterben der Blüten erfolgt.

8) Die Einfaltungsphase erheischt ebenso wie die Entfaltungsphase die aktive Anteilnahme der lebenden Blütenkrone. Bei welkenden wie auch chloroformierten Blüten findet weder ein normaler Verlauf der Entfaltungsphase noch der Einfaltungsphase statt.

9) Anatomische Untersuchungen liessen keine besondere Gewebeformation erkennen, welche ausschliesslich der Ausföhrung der Florationsbewegungen dienen würden. Doch dürften diese durch das Mesophyll der Blütenkrone, welches als Sternparenchym mit sehr grossen Interzellularräumen ausgebildet und besonders an den Mittelrippenpartien reichlich vorhanden ist, wie auch durch die auffallend hervorgewölbte, jedoch nicht zahlreiche Spaltöffnungen vermittelt werden.

10) Obwohl festgestellt wurde, dass die Floration der Ipomaeablüte unbeeinflusst von etwaiger Befruchtung verläuft, lässt Verf. doch die Möglichkeit zu, dass sie in Verbindung mit der Entwicklung der Fruktifikationsorgane vor sich geht, was aber eingehende weitere Untersuchungen erheischt.

11) Da die Florationsbewegungen nicht allein auf Turgorveränderungen zurückföhrbar sind, Wachstumserscheinungen aber bis in fortgeschrittene Stadien der Entfaltungsphase verfolgt werden konnten, ist Verf. der Ansicht, dass diese Bewegungen eine Kombination der Nutations- und Variationsbewegungen darstellen.

12) Im allgemeinen wird die Floration als ein durch die Organisation der Blüte bedingter und bei günstiger Aussenfaktorenkonstellation sich auswirkender Vorgang aufgefasst.

ZITIERTE LITERATUR:

- Benecke-Jost: Pflanzenphysiologie. IV Aufl. Bd. II, 1923.
- Czech, H. et Kann, S.: Note sur la périodicité des mouvements diurnes d'ouverture et de fermeture des *Potentilla atrosanguinea* et *P. argentea*. — Bull. Soc. Bot. Genève, 1930/31, 23, 436—440. Ref. Bot. Zentralbl. N. F. Bd. 22, p. 204.
- Czech, H.: Quelques observations sur les mouvements floraux du *Gentiana Freyniana*. — Bull. Soc. Bot. Genève, 1930/31, 23, 441—445. Ref. Bot. Zentralbl. N. F. Bd. 22, p. 204.
- Dutrochet: Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux. — 1824. Zitiert nach Goebel.
- Dutrochet: Du reveil et du sommeil des plantes — Ann. d. sc. nat., II Ser. t. 6 (1837). Zitiert nach Goebel.
- Goebel, K.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. II. Aufl. 1924.
- Hervey, W. E.: Honey-guides of night bloomers. *Rhodora* I, 1899, p. 222—223. Ref. in Just: Bot. Jahresber. 27 (1899) II Abt. p. 447.
- Holzling-Berstett, M.: Das Aufblühen einer *Ipomaea*. — Gartenschönheit 1931, p. 199—200.
- Kraus, C.: Beitrag zur Kenntnis der Bewegungen wachsender Laub- und Blütenblätter. — Flora 62, 1879.
- Knuth, P.: Handbuch der Blütenbiologie. III Bd. 2 T. p. 53—57.
- Peter, A.: Convolvucaceae. In Engler-Prantl: Natürliche Pflanzenfamilien IV T. Ab. 3 a.
- Pringsheim, E. G.: Reizbewegungen der Pflanzen, 1912.
- Solender, H.: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. — 1899 p. 635—650; Ergänzungsbd. 1908, p. 233—237.
- Virville, A. D. et Obaton, F.: Observations et expériences sur les fleurs éphémères. — C. R. Acad. Sc. Paris, 1922, 175, 637—640. Ref. Bot. Zentralbl. N. F. Bd. 2, p. 359.
- Virville, A. D. et Obaton, F.: Sur l'ouverture et la fermeture des fleurs météorique persistantes. — C. R. Acad. Sc. Paris. 1922, 175, 841—843. Ref. Bot. Zentralbl. N. F. Bd. 2, p. 358—359.
-