

Beiträge zur Biologie und Physiologie von *Arum maculatum*.

Von Th. Schmucker, Göttingen.

Mit 1 Abbildung im Text.

Die nachfolgenden Mitteilungen bezwecken, die Kenntnis der vielbesprochenen Blüteneinrichtungen von *Arum maculatum* vor allem auf experimenteller Grundlage zu fördern und nach Möglichkeit den Mechanismus des „Wärmephänomens“ aufzuklären. Letzteres gelang nur zum Teil, doch ergaben sich durch die Beobachtung mehrerer Tausend von Pflanzen einige sonstige Verhältnisse, die mit angeführt seien. Auf die vorliegende Literatur wird nur in beschränktem Umfang eingegangen, zumal Engler und Leick diesbezügliche Übersichten bereits gaben. Vorausgeschickt sei, daß unter Blüte in folgendem der ganze Blütenstand verstanden wird.

Das Material wurde in einem Umkreis von 20 km um Göttingen gesammelt, wo *Arum* besonders im Buchenwald auf Muschelkalk ziemlich reichlich vorkommt. Die Verteilung auf die beiden Untergruppen der *f. vulgare* Engl. *immaculata* und *maculata* erwies sich als undurchführbar. Bezüglich der Blattfleckung kommen alle Übergänge vor, die bei Ascherson-Graebner als unterscheidend angegebenen Blütenstandsmerkmale ebenfalls reichlich in allen Kombinationen. Auffallend waren Formen (besonders aus der Gegend des Hünstollen), bei denen sich der häufige schwarzrote Anflug der Spatharänder bis zu völlig düster-purpurner Färbung der ganzen Spathainnenseite steigerte, und zwar bei gefleckten wie ungefleckten Pflanzen. Bei beiden kann der Spadix dunkelrot oder hell-wachsgelb sein, letzteres auch bei sonst sehr anthozyanreichen Formen, wie andererseits gerade bei stark gefärbter Fahne der rote Ring an der Kesselninnenseite oft fast verschwindet, obwohl er bei lichter gefärbten Exemplaren oft als letzter Rest von Anthozyanfärbung auftritt usw. Nimmt man hinzu, daß der Spadix nach Form (zylindrisch-keulig bis ausgesprochen gestielt-kopfig) und Größe (in ganz kleinen Blüten oft größer als in dreifach größeren) außerordentlich und unabhängig von den sonstigen Merkmalen variiert, so ergibt

sich schon auf so kleinem Gebiete eine Mannigfaltigkeit, die auch bemerkenswert bleibt, wenn man bedenkt, daß es sich um einen Blütenstand, keine Einzelblüte, handelt.

Irgendein Zusammenhang zwischen Rasse und Standortsverhältnissen ergab sich nicht, ungeflechte Formen überwogen im Ganzen wie 7:3. Ob es sich etwa um Bastardaufspaltung handelt, läßt sich einstweilen nicht sagen, doch würde man hier gewissermaßen an der Arealgrenze der Hauptverbreitung beider Unterarten (vgl. Ascherson-Graebner) wohl daran denken können. Das oft gruppenweise, zuweilen auch über größere Strecken hin ausschließliche Vorkommen einer ganz bestimmten Form spricht bei der nachgewiesenen lokalen Samenvermehrung jedenfalls nicht dafür; das Vererbungsexperiment wird sehr lange Zeit beanspruchen.

Einige weitere Beobachtungen seien ganz kurz zusammengestellt. Zuweilen war die Fleckung mit auffälliger Unebenheit der Lamina verbunden, indem die dann gewöhnlich außerordentlich anthozyanreichen Stellen der Blätter und Spatha stark vorgewölbt und unregelmäßig verbogen, ja geradezu zerknittert waren. Pilzinfektion oder dergleichen wurde nicht festgestellt. Beachtenswert bleibt die Vereinigung von lokaler Wachstumssteigerung und Anthozyangehalt. Die Erscheinung war zum Teil sehr auffällig, alle braunen Flecken und nur diese waren dann derart buckelig. In der „Lebensgeschichte der Pflanzen Mitteleuropas“ gibt Hoeck an, der Blütenstand enthielte keine Raphiden und werde deshalb von Schnecken gefressen. Ersteres ist unrichtig. Spatha und Spadix (auch der blütentragende Kolbenteil) enthalten ziemlich reichlich Raphidenbündel bis zur Epidermis heran und trotzdem findet sich besonders am Spadix zuweilen Schneckenfraß (auch direkt beobachtet), der an Blättern sehr selten. Ein relativer Schutz durch Raphiden und Saponin, dessen hohe Giftigkeit Lewin nachwies, ist offensichtlich. Die zunächst kaum glaubliche Angabe, die frisch entsetzlich schmeckenden Knollen, seien geröstet eßbar, fand sich bestätigt: stark geröstete Knollenscheiben sind genießbar, das Toxin ist offenbar zerstört, die Raphiden wohl infolge Koagulation und Verhärtung des sonstigen Zellinhalts etwas abgedeckt. Geröstete und dann aufgeweichte Knollenscheiben, die also die Raphiden noch enthalten, wurden von Schnecken kaum angenommen.

Die erreichten Dimensionen sind weitgehendst vom Wassergehalt des Bodens abhängig. An einer vom Grundwasserstrom bis zum Sommer bis zur Erdoberfläche reichlichst durchströmten Stelle mit sehr tiefer Erdschicht fanden sich ausgesprochene Gigas-Formen (Chromosomensatz aber doch normal) mit folgenden Maßen: Spathalänge 26 cm; Breite

9,2 cm, Appendix 109 mm lang, 11,0 mm Durchmesser. Tiefenstufe des Rhizoms 20—25 cm gegen normal 8—15 cm. Auch an dieser wasserreichen Örtlichkeit waren die Wurzeln reichlich verpilzt nach Art einer Plasmoptysen-Endomykorrhiza, während eine solche nach Stahl bei den ausgesprochenen Wasseraraceen *Acorus* und *Calla* fehlt. Schutz durch Schnee- bzw. Laubdecke scheint für *Arum* besonders im Frühjahr wichtig, nach Entfernung derselben erlagen Kulturpflanzen, die noch im März gesunde, bis mehr zur Oberfläche reichende Triebe besaßen, dem scharfen Frost.

Sind auch die Triebe schon im Herbst fast ausgebildet, die Blütenknospen schon zum Teil 2—4 cm lang, so verstreicht doch zwischen Blattentfaltung und Blütezeit ein langer Zeitraum (1924 von letzter Märzwoche bis Mitte und Ende Mai bei allerdings ungünstigem Wetter). Wenn die Blätter entfaltet sind, enthält die im Vorjahr gebildete Knolle nur noch wenig Stärke, aber sehr reichlich Zucker; z. B.: Frischgewicht einer Knolle 5,54 g; Trockengewicht 0,981 g = 17,7%; Glukose 0,356 g = 36,3% Trockengewicht. Diese Reservestoffe kommen ebenso wie die neuen Assimilate in erster Linie dem neu zu bildenden Rhizomsystem zugute, da die Blütenentwicklung, die offenbar höhere Wärmeansprüche stellt, nur sehr langsam weitergeht. Ein direktes Überströmen von einer Reservestoffbehältergeneration zur nächsten habe ich schon früher bei *Adoxa* gefunden. Der gerade bei einer Aracee naheliegende Versuch, Blütenentfaltung ohne Blätter zu erreichen, mißlang. Auch relativ weit vorgeschrittene Blütenknospen gingen im Dunklen, bei Entfernung der Blätter oder deren Inaktivierung durch Kakaobutter langsam zugrunde. Bei *Pinellia ternata* ist das ganz anders; hier glückt das Experiment nicht nur leicht, sondern selbst in natura blüht sie sehr oft in sonst blattlosem Zustand.

Was die Entwicklungsgeschichte betrifft, so erfolgen im Spadix, wenn derselbe einen oder wenige Zentimeter lang ist und die Blüten selbst schon völlig fertig, die Tetradenteilungen vollzogen sind, auf der ganzen Länge noch lebhaft Zellteilungen. Der Spadix besteht dann aus einem sehr lockeren, stärkereichen, die Hälfte des Querschnitts einnehmenden Mark, und einem Mantel von niedrigen embryonalen, aber bereits ziemlich stärkereichen Parenchymzellen, in denen zahlreiche Mitosen zu bemerken sind, und zwar von auffällig unregelmäßiger Richtung. Äquatorialplatten- und Spindelfaserbilder waren oft in einem Gesichtsfeld zu mehreren vorhanden, auch direkt benachbart. Die diploide Chromosamenzahl beträgt annähernd 32 (an vegetativem Material schwer sicher zu ermitteln). Wenn man die Keule rein

verständlich, der anatomische Bau der Fahne liefert, etwa in der relativen Lage der Gefäßstränge, keine ausgesprochenen Einrichtungen dazu.

Wenn man die so bestimmte Aufblühstunde nicht auf reine Autonomie zurückführen will, die hier gänzlich unverständlich, wird man im Tageswechsel von Licht, Wärme, Feuchtigkeit usw. die Ursachen zu suchen haben. Die genaue Entscheidung wird durch die Empfindlichkeit des Materials erschwert. Zunächst ergeben schon die Anzuchten von mehreren Hundert Blüten in einem hellen Keller nahezu konstanter Temperatur ($12^{\circ} \pm 0,5^{\circ}$), daß der Wärmegang nicht entscheidend; die Aufblühzeit wurde mindestens ebenso genau innegehalten wie im Freien. Versuche mit Übertragung in höhere Temperatur lieferten das gleiche Resultat. Abgeschnittene, weit vorgeschrittene Knospen reagieren etwas schlechter als Topfpflanzen. Da in dem Keller auch die Feuchtigkeit konstant, so kam auch sie nicht direkt in Betracht, wenn natürlich sie wie Wärme usw. insofern von Bedeutung ist, daß die Blüten nicht etwa durch extreme Trockenheit geschädigt werden. So bleibt von vornherein wahrscheinlich das Licht als Ursache.

1. Dauerdunkel. $T. = 15^{\circ}$. Abgeschnittene Knospen in Wasser. Topfpflanzen 8—12 Tage vor dem mutmaßlichen Aufgehen. Resultat ungünstig, Knospen leiden, entfalten sich zum großen Teil nicht.
2. Dauerlicht. $T. = 15,5^{\circ}$. $\frac{1}{2}$ Watt-Wotanlampe 1 m senkrecht von oben. Direkte Erwärmung durch Wasserschicht möglichst verhindert. Je 10 Topfpflanzen und 20 Knospen 2—3 Tage vor Entfaltung. 2 Versuche. Von einer Öffnung zu bestimmter Tageszeit ist kaum etwas zu bemerken. Von 51 bis zum Schluß gesunden Blüten öffnen sich 22 in der Zeit von 12^h nachts — 12^h mittags, 29 in der zweiten Tageshälfte.
3. Inverse Lichtperiode. Mit obiger Apparatur von abends 6^h bis morgens 9^h beleuchtet, sonst verdunkelt. Je 8 Topfpflanzen und 16 Knospen. 2 Versuche. Von 42 brauchbaren 35 in der ersten, 7 in der zweiten Tageshälfte. (Kontrolliert 1^h nachts und von 6^h morgens an). Die meisten öffnen sich in den frühen Morgenstunden bis 10^h vormittags, die später sich ganz öffnenden sind vormittags schon \pm gelockert.

Die Versuche wurden in einem geräumigen Dunkelzimmer ausgeführt. Bei Verdunkelung in Holzkisten usw. leiden die Blüten. Auch die zum Teil erhebliche relative Verspätung in Versuch 3 dürfte auf gesunkene Aktivität infolge schwacher Schädigung unter den Versuchsbedingungen beruhen.

Nebenbei wurde versucht (normaler Lichtwechsel, konstante Temperatur), ob etwa elektrische Schwankungserscheinungen eine Rolle spielen. (3 > 3 Pflanzen in Töpfen auf Porzellantellern und dreifacher Glasschicht mit Korkfüßen dazwischen mit oder ohne Zinksturz). Positive Anhaltspunkte ergab dieser Orientierungsversuch nicht, die Pflanzen verhielten sich normal.

Als Resultat kann festgestellt werden, daß der tagesperiodische Lichtwechsel in erster Linie als Bedingung für die Konstanz der Aufblühzeit in Betracht kommt, wobei aber auch individuelle Differenzen auftreten. Ob es sich um eine späte Folge des Übergangsreizes am Morgen oder Perzeption einer bestimmten Lichtmenge (eventuell Beleuchtungsdauer) handelt, konnte nicht mehr untersucht werden, auch nicht, ob etwa der Einfluß mehr indirekt erfolgt.

Die übliche Annahme stellt *Arum* zu den protogynen Kesselfallenblüten, wobei die oberen „Sperrhaare“ als nur einseitig durchgängige Reuse (1. Stadium nach Delpino) wirken, während *Spatha* und *Spadix* vermöge Form und Farbe, letzterer auch durch Wärmeproduktion und Geruch zur Anlockung dienen. Im Einklang mit früheren Angaben wurden im Kessel z. Z. der Narbenfunktion in nicht eben erblühten Ständen zumeist ziemlich zahlreiche Tiere gefunden. Von Insekten in der Regel höchstens 25—30 Stück (von ganz kleinen abgesehen) meist weniger. Regelmäßig und dominierend fanden sich Staphyliniden, besonders kleine, aus den Formenkreisen *Oxytelus*, *Atheta* und *Anthobium*, zahlreiche kleine Psychodiden und Diptera acalypterae, seltener Empiden (und kleine Nacktschnecken). Die direkte Beobachtung voll erblühter, stark duftender Blüten am natürlichen Standort, die wiederholt stundenlang und mit allen Vorsichtsmaßnahmen geschah (Bewegungslosigkeit, $1\frac{1}{2}$ —2 m Entfernung, Stellung unter dem Winde, keine Beschattung) ergab, daß sich die vielerlei zahlreich herumtreibenden Insekten, besonders alle größeren, um die angeblich so lockenden Blüten wenig kümmerten. Am ehesten schienen noch kleine Fliegen an dem *Spathainnenraum* Gefallen zu finden, denn sie, die überall reichlich in der Nähe des Bodens umherstrichen, waren hier relativ zahlreicher als etwa auf den Blättern. Doch kommt die Ansammlung im Kessel wohl in erster Linie durch die gute Funktion der oberen Sperrhaare zustande, die die mehr oder minder zufällig eindringenden Gäste am Entweichen hindern. Sie reichen zwar gewöhnlich nicht ganz bis zur Kesselwand, doch wird der Raum für ein Entkommen durch Fliegen zu eng. Aber auch das noch mögliche Herausklettern wird durch die senkrechte bzw. überhängende Richtung der Kessel-

innenflächen, die mit Papillen und sehr glatter Kutikula bedeckt, sehr erschwert, wie man leicht beobachten kann. An der Mittelsäule wirken die ebenfalls glätten, abwärtsgerichteten Sperrhaare im gleichen Sinn. Übrigens scheint das Fluchtbestreben auch nicht allzu groß, denn durch ein vorsichtig geschnittenes Loch entweichen die Gefangenen nur sehr langsam.

Wenn auch die Tatsache eines relativ guten Besuchs durch bestimmte Insektengruppen sicher ist und ebenso das Funktionieren der Gesamteinrichtung im Dienste der Kreuzbestäubung (guter Samenanatz trotz Selbsterilität und sehr kurzer Zeit des befruchtungsfähigen Stadiums), so wuchsen doch die Zweifel an der Wirksamkeit der zum Teil so sonderbaren „Anlockungsvorrichtungen“ und wurden noch vermehrt durch folgendes. Wie direkt festgestellt, erfolgt guter Fruchtansatz bei Formen mit allen möglichen Variationen (vgl. oben) von Spatha und Spadix nach Form und Farbe, desgleichen bei Pflanzen, bei denen infolge nicht günstiger Witterung (Temperatur), Wärme und Geruch kaum merkbar waren. Bei der so kostspieligen Wärmeproduktion kann es sich ohnehin nicht um irgend erhebliche Fernwirkung handeln, höchstens um ein Festhalten im Innenraum der Fahne, außerdem unterbleibt sie gerade dann, wenn sie wohl am wirksamsten wäre, bei niedriger Außentemperatur, weitgehend oder ganz. Bezüglich des Geruchs ist zu bemerken, daß er vom Anfange des 1. Stadiums durchaus nicht immer urinös oder aasartig, sondern \pm schwach fruchteterartig ist. Doch dürfte ihm zur Anlockung noch die größte Bedeutung zukommen, bei tropischen Arten noch mehr.

Für sichere weitere Schlüsse war die Frage der Selbststerilität zu prüfen. Unter 150 speziell untersuchten Blüten war keine, die zur Zeit des beginnenden Pollenstäubens noch funktionsfähige Narben hatte, unter 24 isoliert unter verschiedenen Bedingungen gehaltenen Pflanzen war keine, die Samen gebildet hätte. Die Unmöglichkeit der Befruchtung innerhalb eines Blütenstandes wurde damit bestätigt. Die Frage einer Selbststerilität im eigentlichen Sinne konnte nicht einwandfrei entschieden werden, da es nicht gelang, künstlich den Kolben zur Zeit der Narbenreife derselben Pflanze wirklich reif zu bekommen. Für Selbststerilität im eigentlichen Sinne sprach 1. daß ein künstlich vorgereifter Pollen zwar auf einer anderen Pflanze schwache Samenbildung induzierte, nicht auf der eigenen bei noch frischen Narben. 2. daß von drei im Freien gefundenen Knospen, die nach Sachlage zweifellos drei vegetativ voneinander abstammenden Pflanzen angehörten und die auf mindestens 300 m Umkreis die einzigen Arum-Blüten waren,

keine Samen produzierte (zwei künstliche Kreuzbestäubungen vorgenommen).

Nun wurde in der letzten Maiwoche 1924 bei relativ günstiger Witterung folgender Versuch in Gang gebracht. An drei Stellen (Nordhang Plesse, Billingshäuserschlucht, Göschelgrund), wo *Arum* reichlich blühte, wurde auf kleinem Raum eine Anzahl Pflanzen, doch nie mehr als höchstens $\frac{1}{5}$ aller im gleichen Stadium vorhandenen, in nachfolgender Weise amputiert, mit Bindfaden bezeichnet, topographisch festgelegt und sich selbst überlassen. Fortlaufend kontrolliert, wurde das Endergebnis in der 3. Juliwoche festgestellt.

Spalte a: Zahl d. Versuchspflanzen,
Spalte b: Zahl der bis zum Absterben bzw. sicherem Fruchtansatz kontrollierten,

Spalte c: Anzahl der Fruchttragenden,

Gruppe 1: Nur bezeichnet.

Gruppe 2: Spatha an der Einschnürung entfernt.

Gruppe 3: Spadix herausgeschnitten.

Spalte d: Prozentsatz von c von b,

Spalte e: Gesamtzahl der Beeren,

Spalte f: durchschnittliche Zahl der Beeren (Minimum — Maximum),

Gruppe 4: Spatha und Spadix entfernt.

Gruppe 5: Wie 4, aber noch die oberen Sperrhaare möglichst entfernt.

Die Operation wurde durchweg an Knospen vorgenommen, die kurz vor dem Aufblühen standen. Bei Gruppe 3 wurden bei b nur solche Exemplare aufgenommen, deren Spatha sich normal öffnete, was infolge der Verletzung nicht immer der Fall war.

	a	b	c	d	e	f
Gruppe 1	50	47	18	38 %	267.	15 (8—24)
„ 2	36	31	10	32 %	126	12 (4—19)
„ 3	50	33	14	43 %	201	14 (8—21)
„ 4	50	43	11	26 %	110	10 (2—17)
„ 5	36	29	5	17 %	24	5 (3—10)

Aus dem Resultat kann geschlossen werden, wenn auch ein größeres, unter den gegebenen Umständen nicht leicht zu beschaffendes Zahlenmaterial erwünscht wäre, daß weder Verlust von Spatha noch Spadix einen wesentlich schlechteren Bestäubungserfolg verursachen, daß also ihre Wirksamkeit eine recht geringe ist. Daß die Entfernung der Spatha einige Wirkung hat, ist wohl ohne weiteres verständlich

durch Verringerung der den herumstreifenden Insekten sich anbietenden Fläche. Wenn auch der Verlust des Spadix keine Beeinträchtigung bewirkt, obwohl er doch Hauptsitz von Wärme- und Geruchsbildung ist, so zeigt das, wie gering der wirkliche Wert selbst solch hochkomplizierter und angeblich überaus zweckmäßiger Gebilde ist, ganz abgesehen von dem Materialverbrauch dafür (vgl. oben). Bei Gruppe 5 kommt neben dem Verlust der wichtigen Sperrhaare die starke Verwundung in nächster Nähe der Samenanlagen für den ungünstigen Erfolg in Betracht.

Anfänglich schien sich noch ein Argument für die eben vertretene Ansicht zu bieten, der Vergleich mit *Pinellia ternata*, die zwar nicht bei uns einheimisch, doch in ausgezeichneter Weise bei uns im Freien sich erhält und reichlichst vermehrt, wie z. B. auch im Göttinger Garten. Über die Blüteneinrichtungen haben sich W. Breitenbach und H. Müller geäußert, ebenso A. Engler. Für uns ist hier wesentlich, daß *Pinellia* mit ihren sonderbar geformten Blüten sowohl der äußeren Auffälligkeit (abgesehen von der Form selbst und etwa dem kurzen dunkelroten Spathastück in der Spathaöffnung) als auch der Geruchs- und Wärmeproduktion entbehrt, also der wesentlichen „Anlockungsmittel von *Arum*“. Auch die Nektarproduktion ist minimal. Da außerdem männlicher und weiblicher Teil des Innenraums bis auf etwa 1 qmm große Öffnung getrennt sind, so wäre die beobachtete, sehr reichliche Fruchtbildung, wenn auch hier, wie überall angegeben, auf Xenogamie beruhend, ein Beweis, wie selbst bei dieser gegenüber *Arum* doch gewiß den Raumverhältnissen nach viel ungünstigeren Blüten der Insektenbesuch auch ohne Aufwand großer Anlockungsmittel gesichert ist.

Zunächst ergab sich, daß der Blütenbesuch durch kleine Fliegen (und zahlreiche winzige Insekten) mäßig reichlich ist, spärlicher als bei *Arum*, wie ja nach obigem noch dazu bei einer nicht einheimischen Art ohne weiteres verständlich. Die Behauptung von Breitenbach, die Insekten kröchen aus visuellen Gründen durch die Zwischenöffnung nur abwärts, nie aufwärts, ist auch der Begründung nach falsch, wie schon Engler angibt. Man kann sich bei einiger Geduld leicht überzeugen, daß kleine Fliegen sowohl durch die obere, wie die später entstehende untere Öffnung entweichen können. Und doch ist der Einwand von H. Müller gegen Breitenbach, der letztere konstruiere eine Einrichtung zur Sicherung der Geitonogamie (man könnte fast sagen Autogamie) nicht ganz berechtigt, schon deshalb nicht, weil Breitenbach nicht direkt behauptet, daß die vor den Antheren reifen Narben auch vor dem Stäuben absterben. Klar sind allerdings seine

Ansichten nicht. Tatsächlich sind sehr oft, vielleicht immer, die Narben zur Zeit der Pollenstreuung noch frisch (die Pollenausstreuung erfolgt hier erst mehrere Tage nach Blütenöffnung), der sehr reichliche Pollen sammelt sich auf der Scheidewand, fällt auch in ansehnlicher Menge durch das Loch hinab auf die Narben und wird natürlich durch Insekten aller Art, auch kleinste, noch weit reichlicher nach unten geschafft. Die im unteren Kessel gefundenen Fliegen waren meist dicht mit Pollen bedeckt. Der Versuch mit isolierten Pflanzen ergab zuweilen relativ guten Samenansatz mit Pollen der gleichen Pflanze nicht nur bei entsprechender künstlicher Bestäubung, sondern auch bei deren Unterlassung, auch noch nach Ausschluß aller Insekten¹⁾. Apogamie wurde nicht beobachtet. Unter diesen Umständen wird der reichliche Fruchtausatz verständlich (bis 50% der Stände trugen reichlich Beeren). Zum Vergleich mit *Arum* aber bleibt nur die Tatsache, daß auch hier Insektenbesuch in schwer zugänglichen Blüten ohne auffallende Anlockung reichlich stattfindet. Ob hier wie auch bei *Arum* eine wenigstens zeitweise Neigung der Insekten sich in geschützte Hohlräume zu verkriechen, erheblich mitspielt, vermag ich nicht zu entscheiden, halte es aber nach Modellversuchen für wahrscheinlich. Natürlich ist auch bei *Pinellia* durch partielle Protogynie Xenogamie begünstigt. Übrigens dürfte sich der abenteuerlich lange, chlorophyllreiche Spadix von *Pinellia*, in dem nie große Stärkemengen gespeichert werden, schon deshalb nicht gerade als Leitstange eignen, weil abwärts kriechende Insekten durch die Umfassung durch das Spathaende geradezu auf die Spathaaußenseite gedrängt werden. Nach der Blütezeit trocknet er rasch aus, während die grüne Spatha an fruchtenden Exemplaren besonders im unteren Teil noch lange bis zur schon nach ca. 3 Wochen erfolgenden Samenreife frisch bleibt und jedenfalls reichlich Assimilate erzeugt (Blätter dann oft fehlend). An nicht samentragenden Exemplaren erfolgt Verfall des ganzen Blütenstandes viel rascher. Die werdenden Früchte üben also hier auf den ganzen Blütenstand eine ähnliche belebende Wirkung aus, wie sonst so oft auf einzelne Blütenteile. Von einigem Interesse ist, daß bei *Pinellia* zuweilen eine völlige Verwachsung der Thekæ benachbarter Blüten eintritt.

Wir haben also in den Blüten von *Arum maculatum* Einrichtungen komplizierter und anspruchsvoller Art gegeben, die sich zwar teleo-

1) Doch ergaben weitere im Sommer angestellte Versuche, daß Geitonogamie wohl nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt; Nachuntersuchung der unklaren Sachlage ist nötig.

logisch-theoretisch zunächst deuten lassen. Daß sie relativ zweckentsprechend sind, lehrt der Erfolg derselben, daß sie aber nicht direkt nötig, mehr Luxusausstattungen vom ökonomischen Standpunkt aus, die sich die Art eben leisten kann, zeigt das Experiment. Es geht so, es ginge aber auch anders und einfacher, pflegt Goebel in derartigen Fällen, deren er so viele aufgedeckt, zu sagen. Sein großes Verdienst ist es unzweifelhaft, durch seine Skepsis in teleologischen Angelegenheiten einen frisch anregenden Impuls gegen eine allzu konstruktiv-teleologische Richtung gegeben zu haben. Das wird auch der zugeben müssen, der die Skepsis Goebels nicht bis zum Ende mitmachen will, und das sind vor allem jene, die der darin enthaltene Verzicht nicht zur Befriedigung führen kann. Leick hat im Falle der Araceen-Blüten z. B. die Besonderheiten des Wärmephänomens selbst bis in Einzelheiten auf Grund des Blütenbaus usw. teleologisch zu erklären versucht (er bezeichnet seine Folgerungen selbst ausdrücklich als hypothetisch) und meint abschließend, daß sie sehr wohl als Anlockungsmittel für Insekten aufgefaßt werden können. Seinen morphologisch-blütenbiologischen Parallelreihen liegt zunächst nur zugrunde, daß sich innerhalb der Araceen Reduktionsreihen derart aufstellen lassen, daß sich erst die männlichen und dann die anspruchsvolleren weiblichen Blüten bzw. Organe vom Ende der blütentragenden Säule immer mehr zurückziehen. Die trotzdem sich dortselbst oft reichlichst ansammelnden Reservestoffe werden dann aus unbekannter Ursache plötzlich „verbrannt“. Auffällig dabei ist, daß Teile, in denen eine Weiterdifferenzierung so früh unterbleibt, die also in diesem Sinne als rückgebildet bezeichnet werden können, doch so große Anziehung auf den Nährstoffstrom ausüben und daß die gesammelten Stoffe dann aktiv vernichtet werden. Eine Zweckmäßigkeit deutung liegt da natürlich nur allzu nahe, aber mir scheint, daß sie gerade für eine ausgesprochen tropische Familie erst zu beweisen wäre. Außerdem dürfte man dann Eigenheiten, wie z. B. das Zusammenfallen der stärksten Selbsterwärmung mit der wärmsten Tageszeit, wie es bei manchen Arten festgestellt oder die doch sicher nicht günstige kurze Dauer der Befruchtungsfähigkeit, z. B. bei *Arum maculatum*, nicht totschrweigen. Was sich auf Grund unserer Ansicht bezüglich der Genesis derartiger Organe (Selektionswert usw.) ergibt, braucht nicht näher ausgeführt zu werden.

Das Erwärmungsphänomen.

Über *Arum maculatum* bzw. *italicum* hat G. Kraus umfassende Angaben gemacht, alle übrige Literatur ist bei Leick 1910 zu finden.

Für unsere Zwecke kommen noch besonders die beiden weniger bekannten Arbeiten von M. Hahn und Th. Weevers in Betracht.

Daß es sich um eine höchst energische Verbrennung im wesentlichen von Stärke handelt, ist einwandfrei längst bewiesen und insbesondere Kraus zeigte, daß die Oxydation sehr vollkommen bis zum Endprodukt CO_2 verläuft. Er fand ferner, daß in H_2 - bzw. CO_2 -Atmosphäre die Erwärmung fast völlig unterbleibt. Ersteren Versuch hatte schon Erikson mit gleichem Erfolg angestellt. Kraus betont ferner die Notwendigkeit einer intakten Papillenoberfläche des Spadix und legt auch besonderen Wert darauf, daß das ursprünglich fein granuliertes Plasma der Papillen nach der Erwärmung homogen und stark lichtbrechend geworden sei. Bei *A. maculatum* sah ich diese Erscheinung zwar ebenfalls, allein viel weniger ausgeprägt. Die Versuche, durch partielles Bestreichen der Keulenoberfläche mit Glyzerin, Alkohol, Öl usw. eine lokale Hemmung der Oxydation zu erzielen, ergaben annähernd das gleiche Resultat wie bei Kraus, d. h. die Stärke blieb hier weitgehend erhalten. Stärkere Verletzungen, auch lokale Zerstörung der Oberfläche mit einem schwach glühenden Platindraht, oder heißem Glasstab, bewirken Unterdrückung der Oxydation in der ganzen Keule. Im übrigen wurden mikroskopisch keine Veränderungen nachgewiesen, die zweifelsfrei mit dem physiologischen Phänomen zusammenhängen, denn die (alkalische) Blaufärbung und klumpige Ausfällung des Anthozyans trat dazu viel zu unregelmäßig auf. Jedenfalls spielt der rote Farbstoff als solcher keine direkte Rolle, denn auch in hellgelben Keulen findet die Oxydation statt, wie das auch bei *Arum italicum* der Fall ist.

Es wurde nun der Einfluß von Anästhetika und einigen anderen Gasen untersucht. Die frischen, warmen Keulen (d. h. die ganzen Blütenstände) kamen in 3,2 l fassende, dicht schließende Zylindergläser und standen in einem kleinen Wassergefäß. Die Thermometer ragten von oben herein und waren zweifach mit Wolle dicht an der Keule mit ihren zylindrischen Quecksilbergefaßen befestigt. Das Chloroform usw. wurde immer erst nach einiger Zeit, nachdem der Thermometerstand genügend konstant war, ohne sonstige Störung durch ein Röhrchen im Deckel zugefügt, an dessen unterem, inneren Ende sich ein kleiner Wattebauschen befand, von dem aus die Verdampfung sehr rasch erfolgt. In ähnlicher Weise wurde HCN bzw. SO_2 erst innerhalb des Versuchsgefäßes entwickelt. Die Temperatur während eines Versuches schwankte nur wenig, höchstens $0,3^\circ$. Kontrollen ohne Zusatz von Gasen ergaben Brauchbarkeit der Anordnung, das Phänomen verlief

normal, etwa 3^h lang, dann machten sich zuweilen Störungen geltend. Die eigentlichen Versuche wurden deshalb nie zu lange ausgedehnt. Die Kürze der in Frage kommenden Zeit erlaubte nur eine relativ geringe Anzahl von Versuchen, doch sind die folgend erwähnten, jeweils unter mindestens 3 analog verlaufenden herausgegriffen. Resultate mit Chloroform und Äther gibt folgendes Diagramm.

Es bedeutet *a* die Zufuhr von 0,5 ccm Chloroform in das 3,2-l-Gefäß; *b* die von 0,2 ccm Chloroform; *c* die von 0,5 ccm Äther; *F* die Überführung der sonst unberührten Pflanze in ein gleiches Gefäß mit reiner Luft nach kurzfristigem ($\frac{1}{2}$ —1 min.) Verweilen in der freien

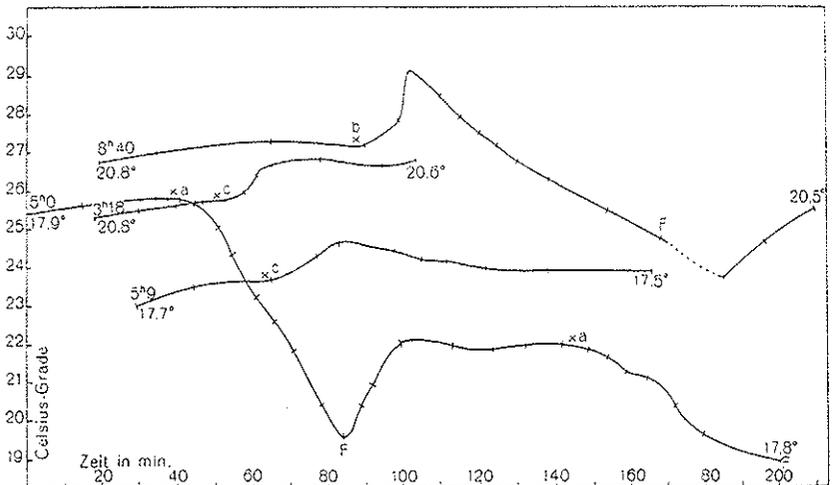


Fig. 1.

Luft. Die punktierte Linie in einem Fall bezeichnet die nicht berücksichtigte Abkühlung während dieser Manipulation. Die Zahlen am Anfang der Kurven geben die Zeit des Versuchsbeginns bzw. die Außentemperatur an, die am Ende ebenfalls die Außentemperatur.

Man erkennt, daß schon geringer Chloroformgehalt der Luft die physiologische Verbrennung weitgehend hindert, daß aber bei noch geringerer Menge (0,2 ccm pro 3,2 l) eine rasch vorübergehende Stimulation (Endkonzentration des diffundierenden Chloroforms wohl nicht sofort erreicht!) auftritt. Die Ätherkurven zeigen, daß Äther in weit höherer Konzentration stimulierend wirkt. In anderen Fällen waren 0,5 ccm Äther wirkungslos, auch noch 1 ccm und erst 2—3 ccm verursachen langsamen Temperaturabfall. Weiter wurden unter sonst gleichen Bedingungen verwendet 0,5 ccm konz. Ammoniak, in welcher

Atmosphäre erst nach 10—15 Minuten, nachdem der Spadix bereits weitgehend verfärbt war und zahlreiche Wassertröpfchen auspreßte, Temperaturrückgang einsetzte. SO_2 aus 0,5 g Na_2SO_3 entwickelt, erzielte schon nach 5 Minuten langsamen Temperaturrückgang, der aber selbst nach $\frac{1}{2}$ Stunde erst 1—2° betrug, und ähnlich gering war der Erfolg von 0,5 oder 1 ccm Eisessig. Sehr rasch dagegen wirkte Blausäure (aus 100 mg KCN); der schon nach 1 Minute einsetzende Rückgang ließ z. B. in einem Fall die Temperatur innerhalb von 11 Minuten von 32,2° auf 25,8° sinken. Guajakol und Nelkenöl in Konzentrationen, die bereits intensivst riechende Atmosphären schafften, erwiesen sich als wenig wirksam, doch konnten diese Orientierungsversuche nicht mehr weiter verfolgt werden. Im ganzen ergibt sich, daß die Blausäure die intensivste Wirkung zukommt, dann folgen die typischen Anästhetika, wobei Chloroform wesentlich stärker wirkt als Äther. Die ausgesprochen sauren bzw. basischen Agentien hingegen wirken schwächer, auch das so ausgesprochen reduzierende SO_2 , doch ließ sich in allen Fällen, abgesehen von schwacher Narkose, auch nach Überführung in Frischluft eine neuerliche wesentliche Temperaturerhöhung nicht feststellen. Man sieht, die Resultate weisen auf typische „vitale“ Vorgänge hin, wobei vorläufig der Versuch etwa einer kolloidtheoretischen Deutung noch unterlassen werden soll.

Es wurde zur Orientierung das Verhalten ganzer Pflanzen in Chloroformatmosphäre untersucht. Topfpflanzen mit noch nicht vollentwickelten Knospen (etwa 6—8 Tage vor dem Aufblühen) kamen in dichten Glasglocken in Atmosphären, die pro l 0,1, 0,2, 0,5 und 1 ccm Chloroform (gerechnet als Flüssigkeit) enthielten. In der schwächsten Konzentration erfolgte das Aufblühen zwar stark verzögert, aber regelmäßig bis zum Ende, in der folgenden langsamer und unvollkommener, bei 0,5 ccm blieben die Pflanzen zwar wochenlang am Leben, entwickelten sich aber kaum weiter (nach 1 Woche zeigten z. B. die Papillenzellen ihre Lebendigkeit durch Plasmolyse mit HNO_3), 1 ccm pro l schädigte von Anfang an schwer. In allen Fällen verbrannten die Keulen ihre Stärke kaum oder gar nicht. Abgeschnittene Blüten verhielten sich ähnlich. Alle diese Ergebnisse ließen ungünstige Resultate der nun folgenden Enzymversuche erwarten.

Nebenbei wurde eine Anzahl Blüten bzw. Keulen kurz vor der Erwärmung in Stickstoffatmosphäre gebracht. Wie zu erwarten, unterblieb die Erwärmung, die Stärke blieb weitgehend erhalten, doch wiesen die Keulen nach 1 Woche (waren im übrigen frisch) intensiven Butter-säuregeruch auf.

Über die Enzyme in der Keule soll hier nur vorläufig und summarisch berichtet werden. Der ganz schwach saure Preßsaft reduziert sehr stark KMnO_4 , wobei es auffällt, daß bereits eingetretene starke Rötung rasch wieder verschwindet, was noch mehrmals nacheinander beobachtet werden kann. Ähnliches fand schon Hahn bezüglich Jodentfärbung. Er reduziert ferner ammoniakalische Silberlösung und dreiwertiges Eisen. Er enthält ferner:

1. eine stark wirkende Diastase von normalem Verhalten. Ph=Optimum bei ca. 5,0. Schwach beeinträchtigt durch Chloroform, stark durch Sublimat und Blausäure, schwach gefördert durch FeSO_4 und $\text{KH}_2\text{PO}_4 + \text{K}_2\text{HPO}_4$, sehr kräftig durch MnSO_4 . Durch absoluten Alkohol fällbar. Keulen aus Knospen, die noch ca. 3 Tage vor der Entfaltung standen, lieferten wenig wirksame Präparate. Dies ist der einzige Hinweis auf den Grund des Eintretens der Oxydation, der weiter untersucht werden soll. Auffällig war die geringe Wirksamkeit auf nicht „gelöste“ Stärkekörner;
2. eine Invertase (vgl. Hahn);
3. eine Katalase von starker Aktivität. Im Trockenpräparat wesentlich geschwächt. Wässerige Auszüge davon entwickeln aus verd. H_2O_2 nur langsam O_2 . Zusatz von fein gepulverter Blutkohle, die für sich allein H_2O_2 -Lösung langsam zersetzte, rief in H_2O_2 -Lösung, die von dem Arum-Trockenpräparatauszug eine geringe Menge enthielt, stürmische Zersetzung hervor. Kurzes Kochen schwächt die Katalase-Wirkung nur wenig;
4. eine Oxydase. Legt man Schnitte von der Keule so in Methyleneblaulösung, die durch Hydrosulfit entfärbt wurde, unter Deckglas, daß die Grenze von Flüssigkeitsschicht und Luft auch an den Rändern der Schnitte vorbeigeht, so tritt sofort an diesen und nur an diesen Schnitträndern intensive Bläuung ein;
5. ein proteolytisches Enzym, wie es schon Hahn fand;
6. ein Enzym, das Glukose wenigstens teilweise oxydiert. Nach dem Verfahren von Weevers wurde schwache CO_2 -Entwicklung und Ansäuerung festgestellt, doch lange nicht so kräftig wie bei diesem Forscher, der mit *Sauromatum* arbeitete.

Die Versuche, auf direktem Wege aus dem wässrigen Auszug oder auf dem Umweg über Alkoholfällung oder mittels Glycerinauszug zu einem haltbaren, stark aktiven Trockenpräparat oder über-

haupt Dauerpräparat zu gelangen, sind bisher, abgesehen von der diastatischen Wirkung, gescheitert. Die zuckeroxydierende Wirkung ließ sich nur nach dem Verfahren von Hahn, aber äußerst geschwächt, länger erhalten. Im allgemeinen fiel stets die außerordentliche Labilität bzw. kurze Dauer der Wirkung auf. Vielleicht handelt es sich auch hier im wesentlichen um „gebundene“ Enzyme bzw. Enzym-Kombination, deren Wirksamkeit mehr oder minder eng an das lebende Protoplasma geknüpft ist (vgl. auch Benecke in „Pflanzenphysiologie“, S. 357). Die oben mitgeteilten Versuche mit Anästheticis sprechen wohl dafür. Doch soll mit dieser Mutmaßung natürlich nicht das letzte verzichtende Wort gesprochen sein.

Literatur.

- Breitenbach, W., Über die Blüteneinrichtungen von *Arum ternatum*. Bot. Zeitschr. 1879. Entgegnung dazu von H. Müller, ebenda.
- Engler, A., Das Pflanzenreich. Araceae. Leipzig 1905—20.
- Goebel, K., Organographie und Ergänzungsband. 2. Aufl. Jena 1913—1920.
- Hahn, M., Chemische Vorgänge im zellfreien Gewebssaft von *Arum maculatum*. Ber. deutsche chem. Ges. 33/1900, Bd. 3.
- Leick, E., Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Diss. Greifswald 1910. Die Erwärmungstypen der Araceen. Ber. deutsche bot. Ges. 1915.
- Weevers, Th., De werking der ademhalingsenzymen van *Sauromatum venosum* Versl. K. Ak. Wet. Amsterdam, XX, Juni 1912.
-