© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

# Ueber die morphologische Wertigkeit des Nektariums der Blüten des Pelargonium zonale.

Von Dr. phil. **Gilbert Japp,** Wien.

(Hiezu die Tafeln V und VI.)

---

Die Verwandtschaft der Tropaeolaceen mit den Geraniaceen ist schon seit langer Zeit bekannt. Bei der Frage, ob jene als Familie abzutrennen sind oder nicht, ob die Familie der Tropaeolaceen der der Geraniaceen zunächst steht oder nicht, hat immer die Deutung des Blütenspornes von Tropaeolum und die Deutung ähnlicher Bildungen bei einzelnen Geraniaceen, nämlich bei den Pelargonium-Arten, eine große Rolle gespielt. Der Bau des Tropaeolum-Spornes ist seit Buchenaus Arbeiten über die Tropaeolaceen klargestellt, da er den sicheren Nachweis erbracht hat, daß derselbe eine Diskusbildung sei. Bei Pelargonium findet sich bekanntlich vor dem rückwärtigen Kelchblatte ein am Blütenstiel herablaufender hohler Honigsporn, der scheinbar mit dem Stiele verwachsen ist. Die Deutung dieser Bildung war bisher eine recht verschiedene. Eichler faßt dieses Gebilde in seinen Blütendiagrammen *) als einen dem Blütenstiel angewachsenen Kelchsporn auf. Die Auffassung Eichlers, daß es sich um einen angewachsenen Kelchsporn handle, wird außerdem noch von vielen anderen Morphologen vertreten. Eine zweite Anschauung, die gleichsam eine Mittelstellung zwischen der erstgenannten Eichlerschen und der gleich zu erwähnenden dritten einnimmt, wurde von Payer in seinem berühmten Werke „Traité d'organogenie comparée de la fleur" (p. 58 ff) ausgesprochen. Payer behauptet, daß dieses von den deskriptiven Botanikern „éperon soudé" genannte Nektarium durch eine Aushöhlung des Receptaculums an der Basis des 2. Sepalums zustandekomme. Diese so entstandene Grube (fossette) besäße das 2. Sepalum zur Außenwand und das Receptaculum zur Innenwand. Es würde demnach der Sporn halb axiler, halb sepaloider Natur sein. Die dritte Ansicht findet sich abgesehen von vielen anderen Autoren unter anderem auch

*) (2.) II. B. S. 290 f.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



im Geraniaceenabschnitt von Engler-Prantls Natürlichen Pflanzenfamilien, der von K. Reiche bearbeitet wurde. (Bd. $III_4$, S. 3.) Hier wird mit Sicherheit der Satz ausgesprochen: „Die Pelargoniumblüten haben hinter dem hinteren Kelchblatte einen Sporn, der aber nicht diesem angehört, sondern ein Gebilde der Achse ist.“ Irgendeine Begründung oder ein Beweis für die axile Natur des Spornes fehlt jedoch. Dieselbe Anschauung wird, wie schon seit längerer Zeit, von Fr. Buchenau auch neuerdings in seiner Bearbeitung der Tropaeolaceen in Englers Pflanzenreich (10. Heft, IV. 131) vom Jahre 1902 vertreten. Selbst in der neuesten Literatur finden wir die verschiedensten Auffassungen des Spornes und demgemäß auch verschiedene Anschauungen über die Verwandtschaft der Tropaeolaceen mit den Geraniaceen. So z. B. spricht Warming in seinem bekannten Handbuche der systematischen Botanik (2. Auflage 1902 der deutschen Ausgabe von Knoblauch) S. 316 von einem Sporn von Pelargonium, „der durch eine röhrenförmige Vertiefung im Blütenstiele entstanden ist,“ auf derselben Seite von einem spornartig verlängertem Kelchblatte bei Tropaeolum. Giesenhagen nimmt (Lehrbuch der Botanik 3. Aufl. 1903) für Pelargonium und Tropaeolum Kelchsporne an. Bonnier und Leclerc du Sablon (Cours de Botanique 1905. S. 824) sagen von Pelargonium „le sépale supérieur est prolongé en un éperon qui est soudé au pédoncule de la fleur“ und zeichnet p. 823 das Diagramm von Pelargonium mit einem gespornten Kelchblatte; ebenso gibt er für Tropaeolum (p. 827) an, „le sépale postérieur se prolonge en un éperon nectarifère.“ Pax (Prantl, Lehrbuch der Botanik 12. Aufl. 1904) gibt (S. 382) für Pelargonium einen der Achse angewachsenen Kelchsporn, für Tropaeolum einen Achsensporn an. In dem kürzlich (Oktober 1907) erschienenen 2. Teile des II. Bandes von Wettsteins Handbuch der systematischen Botanik wird S. 325 sowohl der Pelargonium- als auch der Tropaeolumsporn als Achsengebilde aufgefaßt. Wegen dieser verschiedenen einander widersprechenden, nirgends eingehender begründeten Anschauungen über den Pelargoniumsporn und auch wegen der infolgedessen schwankenden Auffassung der systematischen Beziehungen der Pelargonien erschien eine eingehendere, namentlich entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Spornes der Pelargonienblüten am Platze.

Die Untersuchungen wurden an Pelargonium zonale angestellt und zwar an einer bestimmten, einfach blühenden feuerroten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Kulturspielart, die unter dem Gärtnernamen „Meteor“ bekannt ist. Bei äußerlicher Betrachtung der dichtblütigen, aus mehreren Blütenwickeln zusammengesetzten, doldenartigen Infloreszenzen ergeben sich folgende Verhältnisse. Auf dem oben etwas verbreiteten, mit einer Hochblatthülle versehenen Infloreszenzstiel erheben sich die zahlreichen dichtgedrängten Blüten. Nach kurzem, gleichmäßigem Verlaufe über ein Stück von kreisrundem Querschnitt, das ungefähr $^1/_4$ oder $^1/_5$ seiner Länge entspricht, verbreitert sich der Blütenstiel. Diese Verbreiterung ist im allgemeinen keine erhebliche. Doch fällt es sofort auf, daß dieselbe auf der Außenseite des Blütenstieles eine fast unmerkliche ist, während sie auf der Innenseite deutlich in die Augen springt, was umsomehr der Fall ist, als sich dort eine knie- oder kropfförmige Hervorwölbung befindet. Oberhalb dieser verläuft die verbreiterte Partie dieses stielartigen Teiles in allseitig gleicher Breitenausdehnung bis zur Ansatzstelle der Kelchblätter. Der Querschnitt dieses $^3/_4$—$^4/_5$ der ganzen Stiellänge betragenden Teiles hat sich jedoch gegenüber dem des ersten Viertels oder Fünftels geändert, er ist nämlich ein ungefähr eiförmiger geworden mit einer leichten Einschnürung im ersten Drittel der schmäleren Partie. Dies erklärt sich daraus, daß die Verbreiterung nur eine einseitige ist, nämlich nur in der Richtung der Medianebene erfolgt, und daß von der Hervorwölbung an auf beiden Seiten je eine ganz seichte, rinnenartige Vertiefung bis in die Nähe des Kelches verläuft. Dadurch gewinnt diese ganze seitlich verschmälerte Partie das Aussehen, als ob hier eine Verschmelzung oder Verwachsung eines langen, röhrenförmigen Spornes, sei es im Laufe der onto- oder phylogenetischen Entwicklung, vor sich gegangen wäre. Dies erscheint um so augenscheinlicher, als dieses spornartige Gebilde äußerlich ganz allmählich nur mit einer ganz leisen, fast unmerklichen Schwellung in das hintere verbreiterte Kelchblatt übergeht, so daß eine sich scharf absetzende Ansatzstelle des Kelchblattes gar nicht nachweisbar ist, während die Ansatzstellen der übrigen Kelchblätter durch eine viel stärkere und entschiedenere Wölbung ausgezeichnet sind. Es erscheinen also wenigstens vom rein deskriptiven Standpunkte die vorher erwähnten Bezeichnungen „angewachsener Kelchsporn“ von Eichler oder „éperon soudé“ der französischen deskriptiven Botaniker einigermaßen berechtigt. Diese monosymmetrische Ausbildung eines spornartigen Gebildes, welches als Nektarium fungiert, trägt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



zur deutlichen Zygomorphie der ganzen Blüte bei. Betrachtet man nämlich die Blüte von oben, so sieht man das röhrenartige Nektarium mit einer halbkreisförmigen Oeffnung am Grunde des hinteren Kelchblattes münden, welches an Breite alle übrigen Kelchblätter fast um das Doppelte übertrifft. Auch in der Blumenkrone kommt die monosymmetrische Ausbildung zur Geltung. Die 5 mit Kelchblättern alternierenden Kronblätter sind so gestaltet, daß die 2 hinteren, welche zu beiden Seiten der Nektarienöffnung inseriert sind, sich schräg nach aufwärts richten; sie überdachen gleichsam die Oeffnung und sind bei den meisten Pelargonien mit einem Saftmal versehen, welches den Eingang zum Nektarium weist, und unterscheiden sich durch ihre gewöhnlich schmälere und kleinere Form von den 3 vorderen breiteren, nach abwärts geneigten.

Durch den engen Zusammenschluß und die divergente Lage der 2 oberen und der 3 unteren Kronblätter wird eine Zweilippigkeit der Blumenkrone angedeutet. Am allerdeutlichsten ist die Zygomorphie im Androeceum ausgeprägt. Es sind 10 Staubgefäße vorhanden, welche in 2 Kreisen obdiplostemon angeordnet sind und verschiedenartige Ausbildung aufweisen. Die vier vorderen, gleich langen Staubgefäße des inneren Kreises sind länger als alle übrigen und legen ihre introrsen Antheren aneinander. Das 5. und hinterste Staubgefäß des Innenkreises ist etwas kürzer und wendet seine Anthere schräg nach aufwärts. Noch etwas weiter rückwärts, ganz nahe der Nektarienöffnung erheben sich noch 2 viel kürzere Staubgefäße, nämlich die beiden rückwärtigsten des äußeren Kreises. Diese stehen in geringer Entfernung voneinander, bilden mit den einander zugekehrten und parallelen Staubseiten ihrer Antheren gleichsam die Seitenwände der so verschmälerten Eingangspforte zum Nektarium, in der notwendig jedes Insekt beim Nektarsaugen mit Pollen beladen werden muß. Die 3 vorderen, epipetalen Staubgefäße des Außenkreises sind zu Staminodien rückgebildet. Die Filamente aller 10 Staubgefäße sind am Grunde miteinander verwachsen und bilden so eine häutige Scheide um den Fruchtknoten. Das Gynäceum ist nicht mehr zygomorph und zeigt dieselbe fünfzählige Ausbildung wie bei Geranium.

Was nun die innere Gestaltung des Nektariums anlangt, so stellt es, wie schon erwähnt, eine lange Hohlröhre von kreisrundem Lumen dar, welche nach längerem, gleichmäßigem Verlaufe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



von der halbkreisförmigen Mündung zwischen Fruchtknoten und hinterem Kelchblatte unten in einem knieförmig verdickten Teile blind endigt. Faßt man dann die anatomischen Verhätnisse ins Auge, so ergeben sich auf einem im unteren Teil geführten Querschnitte folgende histologische Befunde, welche vielfach mit denen des Tropaeolum - Spornes übereinstimmen. Der Sporn, der als der breitere Abschnitt des ovoiden Querschnittes erscheint, wird auf der Außenseite von einer dickwandigen, stark kutikularisierten Epidermis bedeckt, die sich aus dicht aneinander schließenden, mehr ovalen Zellen zusammensetzt. Auf diesen befinden sich von Stelle zu Stelle die bekannten mehrzelligen, gestielten Knöpfchendrüsenhaare. An die Epidermis schließt sich über den Querschnitt gleichmäßig verteilt ein Grundparenchym mit dünnwandigeren, rundlichen Zellen, die 3- oder 4seitige Intercellulargänge zwischen einander frei lassen. Die einzelnen Zellen besitzen wandständiges Protoplasma und zahlreiche Chlorophyllkörner. Die überall gleiche Gestaltung von Haut- und Grundgewebe ergibt hier also keinen Anhaltspunkt für die Annahme einer Verwachsung eines Kelchspornes mit dem Blütenstiel. Auch der Gefäßbündelverlauf tut dies nicht. Es verlaufen nämlich im Grundgewebe 5 im Durchschnitte kreisrunde Gefäßbündel, welche sich symmetrisch um die Spornhöhlung gruppieren. Wie auf Längsschnitten ersichtlich ist, zweigen diese im alleruntersten Teil des Spornes noch vor dem blinden Ende der Höhlung vom Gefäßbündelring des Blütenstieles ab und verlaufen dann ganz gesondert von diesem, welcher die schmälere Partie im Querschnitte einnimmt, durch den ganzen übrigen Teil. Ebenso wie bei Tropaeolum folgt auf die konzentrische Anordnung von Epidermis und Grundparenchym, als ein schmaler Ring die Spornhöhlung in sich schließend, das Nektariumgewebe. Dieses ist beträchtlich kleinzelliger als das anschließende Grundparenchym und setzt sich aus lauter kleinen, dicht gefügten, sehr dünnwandigen, rundlichen Elementen zusammen, welche mit einem feinkörnigen Plasma erfüllt sind. Die äußerste, direkt die Höhlung begrenzende Schichte besteht jedoch aus lauter papillös vorgewölbten Zellen. Diese Papillen zeigen nun eine merkwürdig weitgehende Uebereinstimmung mit denjenigen der Spornhöhlung von Tropaeolum, welche wegen der Verwandtschaft der Geraniaceen mit den Tropaeolaceen vielleicht vom Standpunkte der phylogenetischen Pflanzenhistologie Interesse beanspruchen dürfte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Sie sind wie bei Tropaeolum kegelförmige, nur unten etwas dickbauchigere, mit einer deutlichen Cuticula bedeckte Epidermiszellen. Sie übertreffen an Größe bedeutend, fast um das Drei- bis Vierfache die darunter liegenden Nektargewebezellen und sind an ihren freien Außenwänden dickwandig. Sie führen Protoplasma und zeigen in ihrer abgerundeten Spitze, geradeso wie bei Tropaeolum, einen grauen, rundlichen oder linsenartigen, feinkörnigen Körper, der wahrscheinlich aus Schleim besteht und vielleicht mit der Nektarsekretion im Zusammenhange steht. Auf Längsschnitten jedoch sieht man, daß diese kegelförmigen Zellen bei ihrem weiteren Verlaufe gegen die Mündung des Nektariums hin sich immer mehr in die Länge strecken, immer flacher und niedriger werden, daß ihre Spitzen immer kleiner werden und im Bereiche der Spornöffnung endlich ganz verschwinden. Die soeben dargelegten anatomischen Verhältnisse bieten also, wie auch schon vorher erwähnt, keinen Beweisgrund für die Eichler'sche Annahme der Verwachsung eines Kelchspornes mit dem Blütenstiel. Ja, der Verlauf der Gefäßbündel, die doch bei allen möglichen Organumwandlungen ihre ursprüngliche Lage mit großer Zähigkeit behalten, beweist geradezu die Unmöglichkeit dieser Annahme. Wäre nämlich das Nektarium wirklich ursprünglich ein freier Kelchsporn gewesen, so hätte doch bei seiner damals noch vom Blütenstiele ganz gesonderten Existenz die Versorgung mit Gefäßbündeln nur an der Verbindungsstelle mit der Achse, der Kelchinsertionsstelle, also am inneren Rande der Hohlröhrenmündung, erfolgen können und es müßten sich dort auch heute noch Abzweigungen von Gefäßbündeln wenigstens in Rudimenten nachweisen lassen. Allein davon findet sich gar keine Spur, sondern die Gefäßbündelabzweigung erfolgt nur an einer Stelle, nämlich im untersten Teile der spornartigen Aussackung vom Gefäßbündelring des stielrunden Blütenstengels her. Es kommen darnach nur mehr die zweite und dritte Auffassung in Betracht. Nach der zweiten, das ist nach der von Payer vertretenen Ansicht, wird nur die Außenwand der Höhlung vom Kelche gebildet. Es müßte also die Insertionsstelle des 2. oder hintersten Kelchblattes sehr tief unterhalb derjenigen der anderen Kelchblätter liegen, an welcher Stelle dann auch die Abzweigung der Gefäßbündel stattfinden müßte. Dies ist, wie gerade erwähnt, auch tatsächlich der Fall. Es inserieren jedoch die beiden rückwärtigen Blumenkronblätter auf dem oberen Rande der Sporn-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



höhlung zu beiden Seiten ihrer Mündung, das ist in derselben Höhe wie die übrigen Kelch- und Blumenblätter, in der Weise, daß bei Voraussetzung der Payer'schen Annahme der Fall vorläge, daß Blumenblätter im obersten Teil eines außerordentlich verlängerten Kelchblattes inserierten. Schon an und für sich muß eine solche Annahme als unwahrscheinlich erscheinen, besonders aber in einer Familie, bei der ähnliches nicht vorkommt. Dadurch allein schon gewinnt die dritte Ansicht an Wahrscheinlichkeit, nach der das ganze spornartige Nektarium ein Achsengebilde ist. Die Richtigkeit dieser Anschauung wird namentlich durch die jetzt darzulegende Entwickelungsgeschichte dieses Gebildes gestützt und bewiesen. Vor allem ist es von Wichtigkeit darauf hinzuweisen, daß die Knospenentwickelung von den frühesten Stadien angefangen bis zum Auftreten des Pistils in jeder Hinsicht und in Bezug auf alle Organe vollständig regelmäßig und gleichmäßig erfolgt. Einen solchen noch fast ganz actinomorphen Zustand der Knospe zeigt Fig. 1, doch ist schon hier eine Andeutung der Zygomorphie vorhanden, denn schon ist die Stempelanlage vorhanden und mit ihr die erste leise Andeutung der späteren Höhlung (h). Die kleine, 2 mm lange Knospe stellt eine ziemlich hohe Entwicklungsstufe dar, da in ihr schon sämtliche Blütenorgane vertreten sind, wenn sich auch manche noch in ziemlich unentwickeltem Zustande befinden. Die Knospe, deren Längsschnitt dargestellt ist, zeigt einen fast actinomorphen Bau mit regelmäßiger Anordnung der Organe. Von allen Organen sind die Kelchblätter (k) am mächtigsten entwickelt, sie sind nämlich in ihrer Entwicklung allen anderen vorangeeilt; oben und seitlich dicht aneinanderschließend und übereinandergreifend bilden sie eine schützende Hülle über die anderen noch viel unentwickelteren Organe. An sie schließen sich nach innen zu die Blumenkronblätter (c) als kleine, ungestielte plumpe Blattanlagen an, welche dem Blütenboden aufsitzen. Diese Verbindung mit dem Receptaculum ist jedoch leider auf dem abgebildeten Schnitte nicht zu sehen, weil die Mitte des Blumenblattes nicht getroffen wurde. Wie bei vielen anderen Pflanzen bleibt auch hier die Korolle in der Entwicklung lange Zeit zurück und erfährt erst kurze Zeit vor der Anthese ein verstärktes Wachstum. Dann folgen die schon viel weiter entwickelten Staubgefäße (a) mit ihren dicken, kurzen Staubfäden, welche in der Mitte eine bauchige Anschwellung zeigen. In der Mitte der Knospe endlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



erhebt sich ganz deutlich die schon zum Teile differenzierte Anlage des Stempels (g). Wie schon vorausgeschickt wurde, beginnt mit dem Auftreten des Gynaeceums die Knospe unregelmäßig zu werden. Die ersten Spuren dieser allmählich immer stärker hervortretenden Unsymmetrie zeigen sich denn auch schon hier. Schon äußerlich erkennt man auf der rechten Seite des Bildes an der Kelchansatzstelle beim Uebergange vom Stiel in den Kelch eine schwache Verdickung, welche auch noch das Kelchblatt in seiner unteren Partie betrifft. Zwischen der Ansatzstelle dieses Kelchblattes und des weiter nach innen gelegenen Staubblattes ist eine leichte Konkavität des Blütenbodens als ein kleines, seichtes Grübchen wahrnehmbar, die nur in geringem Maße sowohl in Bezug auf Tiefe als auch Breite stärker ausgeprägt ist als die auf der anderen Seite. Diese Stelle zeichnet sich schon bei schwacher Vergrößerung bei den tingierten Schnitten durch eine intensivere Färbung des umliegenden Gewebes aus, weshalb sie auch auf dem Bilde geschummert ist. Diese Partie hat im Längsschnitte ungefähr die Form eines Halbmondes und erstreckt sich bis in die Nähe der darunter verlaufenden Gefäßbündel, welche infolge der gleich unterhalb erfolgenden Gabelung eines starken Gefäßbündels in 2 Arme, die ganze Stelle von unten, von rechts und links umgreifen. Die dunklere Färbung dieser Partie erklärt sich daraus, daß hier vermehrte Zellteilungen eingetreten sind, welche im weiteren Verlaufe der Entwickelung zur Bildung eines kleinzelligen, meristematischen Gewebes führten, welches weiter unten noch ausführlicher beschrieben werden soll. Mit dem Auftreten dieser Gewebepartie ist auch der erste Anfang der Höhlungs- und damit auch der Spornbildung gegeben. Interessant ist es, schon jetzt darauf hinzuweisen, daß die Ansatzstelle des dargestellten rechten Blumenkronblattes nicht außerhalb dieser Partie liegt, sondern ihr noch angehört und zwar ihren äußersten, rechten Abschnitt darstellt, welcher als eine sanfte Erhabenheit über den vertieften Torus am Grunde des Kelchblattes vorspringt. Figur 2 zeigt den Längsschnitt einer etwas älteren Knospe, welche schon eine stärkere einseitige Aushöhlung des Receptaculums aufweist. Das Grübchen ist deutlich tiefer geworden und auch das umliegende, intensiver gefärbte Gewebe hat an Mächtigkeit und Ausdehnung zugenommen. Die Vertiefung im Receptaculum ist keine regelmäßige Aushöhlung mit parallelen Wänden und halbkreisförmigem, blindem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Ende wie im erwachsenen Zustande, sondern sie stellt eine Versenkung dar, deren Wände zuerst fast senkrecht, gegen den Grund hin viel weniger steil abfallen und deren Boden eine kleine hügelartige Erhebung zeigt. Die äußere Begrenzung der Höhle erfolgt durch dicht aneinandergefügte dünnwandige Zellen von meist mehr rechteckigem bis fast quadratischem Längsschnitte, die in einer lückenlosen Reihe angeordnet sind und sich vielfach im Teilungsstadium befinden. Auf der Seite des Kelchblattes wölbt sich diese Zellreihe etwas vor und stellt mit ihrer am meisten über die Seitenwand vorgewölbten Partie die Insertionsstelle des Blumenkronblattes dar. Die oberen Wände des Grübchens setzen sich aus mehreren parallelen Reihen verschiedengestaltiger Zellen zusammen, die aber nicht mehr so eng gedrängt sind und so lückenlos aneinanderschließen wie die vorerwähnten, sondern deutlich die Tendenz der Längsstreckung zeigen. Am Grund der Höhlung aber verschwindet die früher parallele Anordnung der Zellreihen und geht in ein scheinbar regelloses Haufwerk von unzähligen kleinen, sehr dicht gelagerten Zellen über. Der Boden der Höhlung wird also durch ein kleinzelliges Meristem gebildet, dessen Elemente die typischen Eigenschaften der Meristemzellen zeigen. Sie sind teilungsfähig, denn man sieht sie vielfach in Teilung begriffen, meistens nahezu isodiametrisch, sehr zartwandig, ganz mit Protoplasma erfüllt, welches einen im Verhältnisse zum kleinen Zellleibe sehr großen Kern führt, und schließen im natürlichen Zustande dicht aneinander. Nach innen zu wird, wie schon erwähnt wurde, die ganze Gewebepartie von den beiden Aesten eines sich gerade unterhalb gabelnden Gefäßbündels begrenzt. Aus der Beschreibung dieses Gewebes und seiner Elemente geht auch die Entstehungsweise der Höhlung hervor. Die Höhlung entsteht nämlich ganz passiv dadurch, daß sich auf einer bestimmten, engbegrenzten Stelle des Blütenbodens, gerade am Grunde des rückwärtigen Kelchblattes, durch fortwährende Zellteilungen das eben beschriebene kleinzellige Meristem bildet, dessen Zellen sich jedoch bei den fortgesetzten Teilungen nicht durch Streckung vergrößern, sondern klein bleiben. Die Zellen der umliegenden Gewebepartien dagegen wachsen nach der Teilung immer beträchtlicher heran und dehnen sich namentlich in die Länge aus, so daß durch das dadurch erfolgende Emporwachsen der umliegenden Knospenteile dieser Teil des Receptaculums immer mehr in die Tiefe sinken muß.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Je älter also die Knospe wird, desto tiefer wird die Höhlung, wie es die fortlaufende Reihe der nachfolgenden Abbildungen zeigt:

Figur 3 zeigt ein etwas älteres Knospenstadium als Figur 2. Das Bild zeigt bei sonst ziemlich gleichen Verhältnissen das Tieferwerden der Höhlung. Man sieht ferner, daß die Strecke vom Ansatzpunkte des Kronblattes (c) bis zum Boden, der auch hier wieder hügelig emporgewölbt ist, eine längere geworden ist, während das kleinzellige Meristem dieselbe Ausdehnung wie früher besitzt. Trotz dieses förmlichen Emporschiebens des Kronblattes liegt dieses doch noch fast in der Höhlung versteckt, und bedeutend tiefer als das Kronblatt auf der anderen Seite der Knospe (c'), welches auch wie die anderen Organe etwas länger geworden ist.

Figur 4 stellt ein weiteres, wieder etwas älteres Entwicklungsstadium dar. Der Schnitt ist etwas schief ausgefallen, daher die scheinbar fast gleiche Höhe der Blumenkronblätter auf beiden Seiten. Beachtenswert ist die interessante Ausbildung des linken Blumenblattes, welches hier einmal der ganzen Länge nach samt Ansatzstelle median durchschnitten ist. Im Gegensatze zum rechten, welches den normalen Längsschnitt eines kleinen jungen Blättchens zeigt, ist bei ihm mehr als das untere Drittel plötzlich mächtig aufgetrieben und das keilförmig zugespitzte Ende ist in eine kleine Einsenkung der gewölbt vorspringenden Seitenwand eingelassen.

Figur 5 zeigt wiederum ein älteres Knospenstadium, bei derselben Vergrößerung. Die merkwürdig unregelmäßige Form des Gynaeceums rührt daher, daß dasselbe nicht median, sondern seitlich vom Schnitte getroffen wurde.

Figur 6 stellt einen Längsschnitt durch eine noch ältere Knospe dar. Derselbe ist ungefähr median geführt. Die Höhlung besitzt schon eine mächtige Tiefe und an ihrer Seitenwand ist das untere knollig verdickte Blumenblatt (c) schon hoch hinaufgerückt. Dieses hat jetzt eine beträchtlichere Länge, welche schon, wie dies das gegenüberliegende Kronblatt (c') noch besser zeigt, ungefähr ein Drittel der des Kelchblattes beträgt. Der Boden der Höhlung ist stark emporgetrieben, breit kegelförmig vorgewölbt, was in diesem Stadium zum letzenmale der Fall ist.

Figur 7 zeigt schon eine fast zum Aufblühen reife Knospe. Die Höhlung ist tief, aber ziemlich enge und wird im oberen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Teile durch die polsterförmige Verdickung der Ansatzstelle des Kronblattes (c) sichtlich verengt, welch' letzteres in diesem Stadium die allerstärkste Verdickung im unteren Teile aufweist und sowie die anderen schon die halbe Länge der Kelchblätter erreicht. Der Boden der Höhlung ist bedeutend flacher geworden und das darunter liegende Gewebe nimmt an Ausdehnung ab. Die Hohlraumbildung im Innern gibt sich auch schon äußerlich durch die spornartige Aussackung der stielartigen Achse zu erkennen.

Figur 8 zeigt eine reife Knospe im Beginne der Anthese. Vor allem hat die Höhlung ihre endgiltige Länge und ihre regelmäßige Gestalt mit parallelen Wänden und schön gerundetem blindem Ende erreicht. Das kleinzellige Gewebe am Grunde hat an Tiefenausdehnung beträchtlich abgenommen und breitet sich als das früher beschriebene Nektargewebe in schmaler Schichte um die Höhlung herum aus. Der Endteil der Höhlung ist etwas nach außen gebogen und ragt mit seinem regelmäßig konkaven Grunde in eine äußerlich buckelartig vorspringende Austreibung der Achse hinein. Das früher noch zum Teile in der Höhle befindliche Kronblatt (c) steht jetzt auf der schon früher beschriebenen kissenförmigen Wandverdickung am obersten Rande der Höhlung und zwar fast genau in derselben Höhe wie die anderen Kronblätter, welche nun alle schon ungefähr dieselbe Länge erreicht haben wie die Kelchblätter. Hiemit sind also im wesentlichen dieselben Verhältnisse erreicht wie in der vollkommen entwickelten Blüte.

Aus der soeben besprochenen Entwicklungsgeschichte des Spornes als passive Blütenbodenaushöhlung und aus den früher schon angeführten Gründen folgt mit Notwendigkeit, daß in jedem Falle die unterhalb der Insertionsstellen der Kronblätter gelegene Wandpartie der Achse angehören muß. Infolgedessen ist im entwickelten Zustande bei der nunmehr regulierten Lage der beiden hinteren Blumenblätter die ganze Seiten- oder Außenwandung des Hohlspornes Achse und somit wegen der unzweifelhaften Achsennatur der Innenwand der ganze Sporn ein Achsengebilde. Wegen dieser seiner charakteristischen axillären Ausbildung wäre es vielleicht an dieser Stelle angebracht, durch einen diese bestimmte Art von Spornen kennzeichnenden Namen auch gleichzeitig seine morphologische Wertigkeit zum Ausdrucke zu bringen. Da nun der Pelargoniumsporn nicht bloß ein Achsengebilde im allgemeinen darstellt, sondern immer nur einem ganz speziellen Teile der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Achse, nämlich dem Blütenboden, seine Entstehung durch passive Aushöhlung verdankt, so muß auch der ganze ziemlich lange Achsenteil, längs welchem sich der ausgebildete Sporn erstreckt und welcher äußerlich wie ein langer zylindrischer unterständiger Kelchteil aussieht, noch zur Blüte gehören und wegen seiner axilen Natur Receptaculum sein. Denn der Sporn ist ja nicht durch ein immer weiter fortschreitendes aktives Aushöhlen der darunterliegenden Achse, sondern nur durch das Emporwachsen der Wände eines ursprünglich (in Figur 1) noch ganz seichten Grübchens im Receptaculum, also durch eine enorme Streckung des umliegenden Blütenbodens selbst entstanden. Da nun ein ausgehöhlter Blütenboden Hypanthium heißt, so scheint es berechtigt zu sein, diesen Sporn sowohl in Betracht seiner Achsennatur als auch wegen seiner Zugehörigkeit zur Blüte „Hypanthialsporn" zu nennen. Weil der Pelargoniumsporn ferner wegen seiner Nektarsekretion von den Blütenbiologen zu den Honigspornen gerechnet wird, so könnte man vielleicht sowohl seine morphologische als auch biologische Natur mit der Bezeichnung „Hypanthialhonigsporn" auf einmal ausdrücken.

Ist nun also die Entstehungsweise dieses Spornes von rein morphologischem Standpunkte durch Darlegung seiner Ontogenie erklärt, so erübrigt noch, seine Bildung auch in physiologischer und biologischer Hinsicht zu begründen. Physiologisch ist die Höhlenbildung durch den frühzeitigen Funktionswechsel einer beschränkten Partie des Blütenbodens bedingt. Das Gewebe dieser Partie paßte sich frühzeitig seiner neuen Funktion, nämlich der Nektarproduktion, dadurch an, daß es sich durch besonders zahlreiche Zellteilungen in ein kleinzelliges, aber dafür an Protoplasma und anderen Inhaltsstoffen reiches Gewebe, also in ein charakteristisches Nektariumgewebe umbildete. Wegen dieser von dem anderen Blütenbodengewebe verschiedenen Aufgabe mußte es im Wachstum zurückbleiben und damit auch notwendigerweise durch die sich stark streckenden umliegenden Partien immer tiefer versenkt werden. Anderseits stellt sich vom biologischen Standpunkte das geradezu enorme in die Längewachsen des Blütenbodens und die dadurch bedingte beträchtliche Länge der Nektariumhöhlung als eine weitgehende Anpassung an die langrüsseligen honigsaugenden und zugleich blütenbestäubenden Bienen dar.

Im Anschluße an die vorstehende Darlegung dürfte es vielleicht auch von Interesse sein, auf die in gewissen Fällen vor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



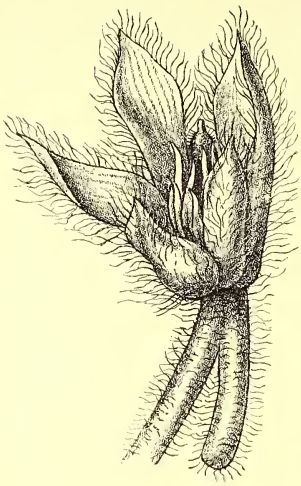
kommende Nichtausbildung des Honigspornes bei Pelargonium zonale hinzuweisen. Vor allem fehlt derselbe immer bei einer konstant gefüllt blühenden, außerordentlich häufig kultivierten Gartenform, welche unter dem Gärtnernamen „Gloire de Nancy" in den Handel kommt. Das Fehlen eines honigerzeugenden Spornes erscheint hier bei stets gefüllten, also sterilen Blüten biologisch ganz verständlich, denn eine Insektenanlockung mit Hilfe von Nektar wäre für die Pflanze sinnlos. Dennoch kann dieses Fehlen wohl nicht ohne weiters als mit der Sterilisation der Blüten in Zusammenhang stehend angesehen werden. Dabei ist der Sporn nicht etwa, wie man annehmen möchte, durch allmähliche Rückbildung verloren gegangen, denn in diesem Falle müßten wenigstens Rudimente da sein, was aber nicht der Fall ist. Ja, es läßt sich nicht einmal durch den Gefäßbündelverlauf sein früheres Vorhandensein nachweisen, denn von den 5 Gefäßbündeln, welche sich unterhalb vom Gefäßbündelzylinder des Blütenstieles abzweigen und dann in regelmäßiger Verteilung dicht an der Höhlung entlanglaufen, läßt sich nicht die geringste Spur konstatieren. Vielleicht ist das Fehlen des Spornes bei gefüllt blühenden Formen eher mit den durch die Vermehrung der Blattorgane bedingten Veränderungen der Blütenachse in Zusammenhang zu bringen und als eine Korrelationserscheinung zu deuten. Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß das Vorhandensein des Spornes nicht einmal bei einfachblühenden Varietäten ein ganz konstantes ist, da es mir bei einer solchen einmal gelungen ist, in einem und demselben Blütenstande alle möglichen Ausbildungsarten des Spornes von der stärksten bis zur schwächsten, ja sogar sein vollständiges Fehlen zu beobachten.

Aus dem Vorstehenden hat sich ergeben, daß der „Sporn" von Pelargonium morphologisch ganz gleichwertig ist dem Sporn von Tropaeolum, wenngleich letzterer infolge des Umstandes, daß er vom Blütenstiele frei absteht, ganz wesentlich anders aussieht. Im Hinblick auf diese morphologischen Homologien und die unleugbare Verwandtschaft von Tropaeolum mit Pelargonium erscheint mir schließlich ein Fall von besonderem Interesse, den ich noch zu beschreiben habe.

Es gelang mir nämlich einmal eine Pelargoniumblüte mit einem freien Sporn zu finden. Dieselbe gehörte, wie nachstehende Figur zeigt, der Infloreszenz einer Varietät von Pelargonium zonale an, die sich durch besonders starkes Varieren in der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at





Ausbildung des Spornes auszeichnete. Der Sporn dieser Blüte hatte zwar nur geringe Länge und war sehr schmal, doch hob er sich in seiner basalen Hälfte, die noch mit dem Blütenstiel verbunden war, scharf von diesem ab, während die äußere Hälfte bogenförmig sich seitwärtskrümmend frei in die Luft ragte. Die anderen Blüten derselben Infloreszenz zeigten alle Übergänge vom ganz angewachsenen bis zum eben beschriebenen halbfreien Sporn. Diese Variationen illustrieren sehr schön das allmähliche Freierwerden des Spornes im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der Geraniaceen zu den Tropaeolaceen.

Zusammenfassung:

1. Der Honigsporn von Pelargonium ist ein Achsengebilde, welches dadurch entsteht, daß in der vollständig aktinomorph angelegten Blütenknospe eine Stelle der Achse frühzeitig in nektarbildendes Gewebe überführt wird, welches durch die Längsstreckung der umliegenden Achsenpartien allmählich in den Grund einer Aushöhlung derselben versenkt wird.

2. Mit Rücksicht auf seine morphologische Wertigkeit und seine Funktion kann das Organ als Hypanthialhonigsporn bezeichnet werden.

3. Bei gefüllt blühenden Formen von Pelargonium zonale fehlt der Sporn.

4. Gelegentlich kann die den Hypanthialsporn bildende Partie der Blütenachse in einen freien Sporn auswachsen, der den Achsenspornen anderer Blüten vollkommen gleicht.

5. Aus den erwähnten Tatsachen ergibt sich die große Übereinstimmung des Blütenbaues von Pelargonium mit dem von Tropaeolum, wodurch die nahe Verwandschaft der beiden Gattungen neuerdings bestätigt wird.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. v. Wettstein, meinen innigsten Dank für die Verleihung des Themas und freundliche Unter-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



stützung in Rat und Tat bei der Arbeit auszusprechen. Auch seinem Assistenten, Herrn Privatdozenten Dr. O. Porsch, fühle ich mich wegen zahlreicher Unterweisungen und Ratschläge zu Dank verpflichtet.

## Literatur.

1. Bonnier G. et Leclerc du Sablon, Cours de Botanique, 1905.

2. Eichler, A. W., Blütendiagramme, 2. B. 1875.

3. Engler, Pflanzenreich, 10. Heft (IV. 131): Buchenau Fr., Tropaeolaceae, 1902.

4. Engler - Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. III. 4: Reiche K., Geraniaceae, 1896.

5. Giesenhagen K., Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., 1903.

6. Payer J., Organogénie comparée de la fleur, 1854—57.

7. Prantl, Lehrbuch der Botanik (neu bearbeitet von Pax F.), 12. Aufl., 1904.

8. Warming E., Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., 1902 (deutsche Ausgabe von Knoblauch).

9. Wettstein R. v., Handbuch der systematischen Botanik, Bd. II. 2. Teil. 1907.

## Erklärung der Figuren auf Tafel V und VI.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein junges, noch fast aktinomorphes Knospenstadium mit der ersten schwachen Andeutung einer einseitigen Aushöhlung des Receptaculums. *h* Höhlung im Receptaculum, *k* Kelchblätter, *c* Blumenkronblätter, *a* Staubgefäße, *g* Stengel; Vergrößerung: Reichert: Okular Nr. 4, Objektiv Nr. 3.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine etwas ältere Knospe mit stärkerer einseitiger Höhlung im Receptaculum. Bezeichnung wie vorher. Vergrößerung wie früher.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine wieder etwas ältere Knospe mit stärkerer Aushöhlung des Blütenbodens. Bezeichnungen wie früher. Vergrößerung: Reichert: Okular Nr. 4, Objektiv Nr. 2.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Fig. 4. Längsschnitt durch ein noch älteres Knospenstadium. Bezeichnungen wie vorher. Vergrößerung wie früher.

Fig. 5. Längsschnitt durch eine noch ältere Knospe. Bezeichnungen wie vorher. Vergrößerung wie früher.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine noch ältere Knospe mit viel stärker entwickelter Receptacularhöhlung. Bezeichnungen wie vorher. Vergrößerung wie früher.

Fig. 7. Längsschnitt durch eine fast ganz entwickelte Knospe kurz vor der Anthese mit fast vollkommener Ausbildung der Spornhöhle. Bezeichnungen wie vorher. Vergrößerung wie früher.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine ganz reife Knospe im Beginne der Anthese mit vollständig entwickelter Spornhöhlung. Bezeichnungen wie vorher. Vergrößerung wie früher, jedoch in der halben Höhe der Mikroskopröhre gezeichnet.

---

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



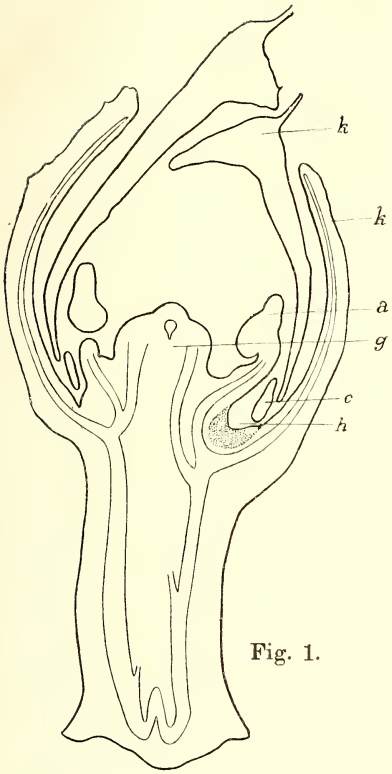



Fig. 1.

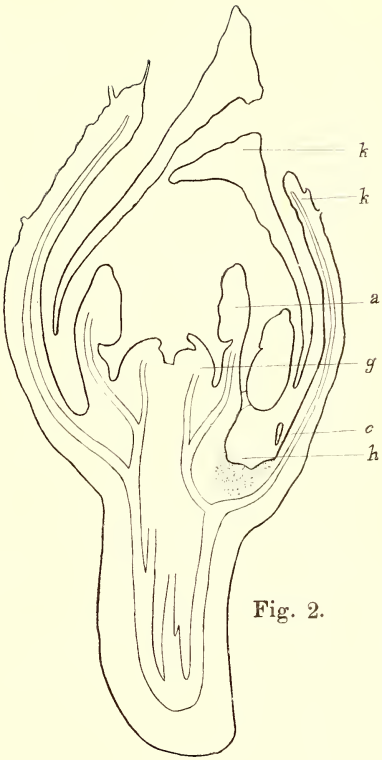



Fig. 2.

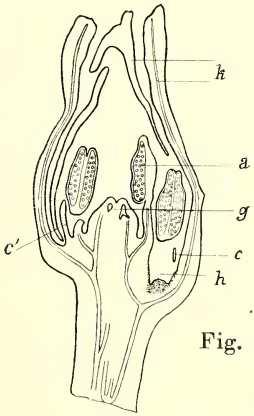



Fig. 3.

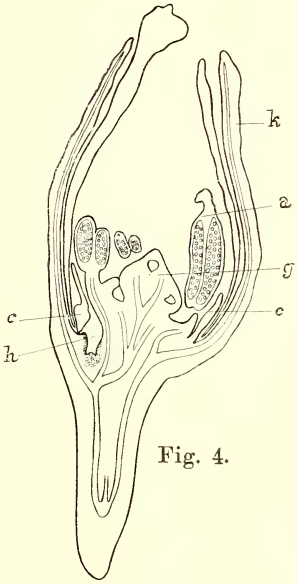



Fig. 4.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



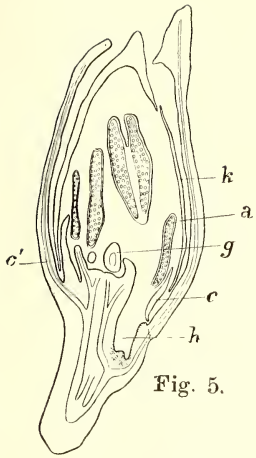



Fig. 5.

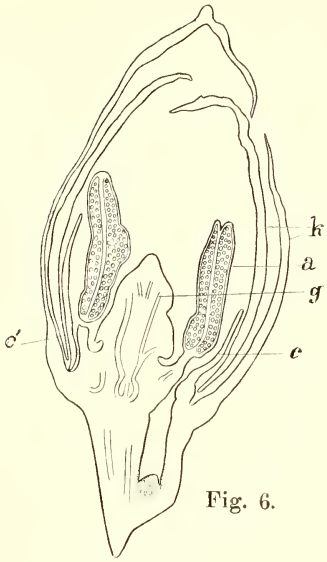



Fig. 6.

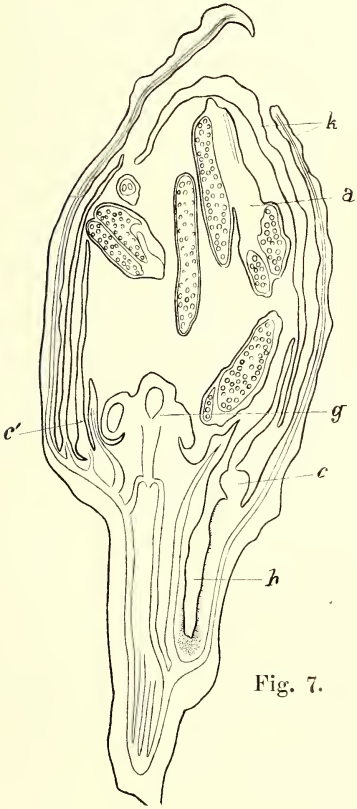



Fig. 7.

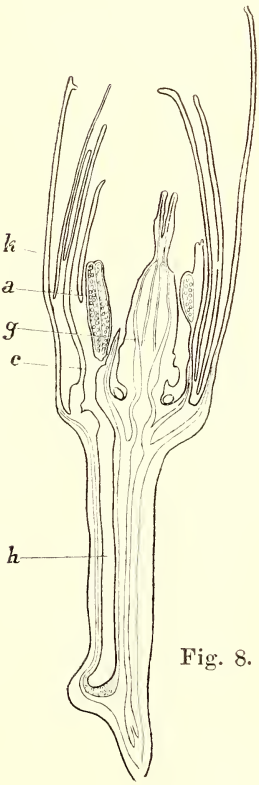



Fig. 8.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 47

Autor(en)/Author(s): Japp Gilbert

Artikel/Article: Ueber die morphologische Wertigkeit des Nektariums der Blüten des Pelargonium zonale 201-216