

Beiträge zur biologischen Blütenanatomie.

Von **Reinhold Lange**¹⁾.

Mit 26 Figuren im Text, 2 Tabellen und Tafel VII, VIII.

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung einer Reihe von Anpassungen, die die Blüten zweier Gattungen an Insektenbestäubung zeigen. Der leitende Gesichtspunkt ist der einer „biologischen Blütenanatomie“. Solche Untersuchungen hat schon Correns im Jahre 1891 veröffentlicht (Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochiablüte, zur Biologie und Anatomie der Salvienblüte, zur Biologie und Anatomie der Calceolarieblüte). Hier ist zum erstenmal von „biologischer Anatomie“ die Rede. Im Jahre 1905 erschien dann eine Arbeit von O. Porsch, der unter dem Namen „Beiträge zur histologischen Blütenbiologie“ zwei neue Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte eingehend anatomisch beschreibt. In der Einleitung zu dieser Arbeit legt der Verfasser den Begriff der „histologischen Blütenbiologie“ als einer besonderen Disziplin dar, deren weitgehende Bearbeitung er eindringlich empfiehlt, weil sie nach seiner Überzeugung „eine wesentliche Vertiefung unserer Einsicht in die Komplikation der Anpassungseinrichtungen der Blüte zur Sicherung der Fremdbestäubung und damit der Blütenbiologie überhaupt verspricht“.

Bei den folgenden anatomischen und biologischen Untersuchungen über die Veilchen- und Veronicablüte ist der Begriff der

¹⁾ Diese Arbeit ist von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Münster i. W. als Dissertation angenommen worden, und der Verfasser hat auch Ende Juni 1914 das Doktorexamen m. e. l. bestanden. Seit Kriegsausbruch im Heeresdienst, wurde er seit September 1914 vermisst, und Ende Dezember erhielten die Angehörigen die Gewissheit, daß er gefallen sei. So liegt mir die Pflicht ob, die Arbeit eines hoffnungsvollen Schülers zum Druck zu geben.
Correns.

„Biologischen Blütenanatomie“ etwa in dem Sinne gebraucht, den Correns mit demselben, Porsch mit einem ähnlichen Begriffe verbinden, so daß wir die Aufgaben dieser Disziplin etwa so formulieren können:

Ausgehend von einer genauen anatomischen Untersuchung der Blüte, betrachten wir den anatomischen Bau der einzelnen Blütenteile vom Gesichtspunkt der uns durch Beobachtung bekannten biologischen Funktion und versuchen, den inneren Zusammenhang zwischen anatomischem Bau und biologischer Funktion der angepaßten Blütenteile aufzudecken. Falls wir diese nicht kennen, suchen wir durch die Kenntnis des anatomischen Baues einen Fingerzeig zum Verständnis der biologischen Funktion zu bekommen. Die so gefundene Deutung ist dann nach Möglichkeit durch Experiment zu belegen.

I. Teil. *Viola*.

A. Einleitung.

Im Jahre 1867 beschrieb Fr. Hildebrand in der Blüte von *Viola tricolor* eine Einrichtung, die ihm für das Zustandekommen der Kreuzbefruchtung von wesentlicher Bedeutung zu sein schien. Er deutete so einen lippenförmigen Anhang an der Unterseite der Narbenöffnung dieser Pflanze¹⁾). Da uns im folgenden dieses Gebilde näher beschäftigen soll, will ich zum leichteren Verständnis eine kurze Beschreibung der Veilchenblüte vorausschicken. Die Blüte besitzt fünf Kelchblätter und damit abwechselnd fünf Kronblätter, die beim Gartenstiefmütterchen, das wir unserer Beschreibung zugrunde legen, eine fast vertikale Schaufläche bilden. Das unterste der Kronblätter ist das größte und trägt einen Sporn; die Blütenachse ist durch eine starke Krümmung des Blütenstieles schräg abwärts gerichtet. In der

¹⁾ Wittrock (1897, S. 18) zitiert zwei Stellen in der Literatur, an denen schon vorher dies Gebilde erwähnt wurde, die aber auf denselben Verfasser zurückgehen. Zum erstenmal erwähnt wird die Lippe in einer mir unzugänglichen Abhandlung vom Jahre 1823: F. de Gingins, Mémoires sur la famille des Violées. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève (Tom. II, Prem. Part. Genéve 1823) und dann im Jahre 1824 in De Candolle, Prodr. Syst. nat. regni veget. Tome I pag. 301, wo der Griffel der Sektion Melanium als mit einer „apertura magna inferne labello munita“ charakterisiert wird.

Mitte der Blüte, ganz vom Grunde der drei unteren Kronblätter umschlossen, liegen die Geschlechtsorgane. Eine große Zahl papillenförmiger, dicht beieinander stehender Haare am Grunde der Spreite der seitlichen Kronblätter verschließen den Eingang bis auf eine kleine Stelle über dem unteren Kronblatt. Aus diesem Grunde sieht man, wenn man von vorn auf die Blüte schaut, von den Geschlechtsorganen nur den Narbenkopf. Das ist eine kopfartige Anschwellung des kurzen, in seinem ganzen Verlauf hohlen Griffels, der mit einem knieförmigen Gelenk dem oberständigen, einfächerigen Fruchtknoten aufsitzt. Dieser Narbenkopf trägt eine nach vorne und gegen das untere Kronblatt zeigende Öffnung, die Narbenöffnung. An deren basalem Ende befindet sich „eine lippenartige Klappe, welche nach unten umgebogen und mit Papillen bedeckt ist“. (Hildebrand, S. 55.) Mit ihrem unteren Rande liegt sie dem unteren Kronblatt auf. Die fünf Staubblätter, die sich nach innen öffnen, sind durch kleine Härtchen seitlich verfilzt und umschließen den Fruchtknoten vollkommen. Die Connective sind in dreieckige, braune, elastische Lappen verlängert, die, teilweise sich deckend, nach vorn konvergierend, den Griffel derart umgeben, daß nur der Narbenkopf daraus hervorragt. Der Pollen fällt von selbst oder bei Erschütterung der Blume durch Wind oder Insekten in den vorderen Kegelraum, der durch die Connective gebildet wird und von dort durch eine Lücke zwischen den beiden unteren Connectiven in eine Rille des unteren Kronblattes, die mit zahlreichen Papillen bestanden ist. Diese Rille, „Pollenmagazin“ nach Wittrock, ist, bevor ein Insekt die Blüte besucht hat, oft mit Pollen überreich angefüllt.

Unter normalen Umständen (siehe später S. 237 u. f.) kann nun dieser Pollen nicht in die Narbenhöhle gelangen und dadurch Selbstbefruchtung herbeiführen. Daran hindert ihn die lippenförmige Klappe. Doch hat diese noch einen anderen Zweck. Denn, „wenn nun ein Insekt den Rüssel in die Blüte steckt, um zum Sporn zu gelangen, in welchem aus den Spornen der hinteren (unteren) Antheren der Honigsaft abgeschieden wird, so geschieht dies an der Stelle, wo die Narbenlippe dem unteren Blumenblatt aufliegt; diese wird durch den Stoß des Insekts noch weiter nach dem Sporn der Blüte zu umgebogen, außerdem wird zugleich der ganze Narbenkopf wegen einer eigentümlichen Befestigung des Griffels an dem Fruchtknoten nach oben gedrückt. Der Insektenrüssel streift nun durch die Rinne des unteren Blumenblattes hindurch, in welcher der Pollen, aus den Antheren gefallen, liegt, und erhält so einen Teil davon angestrichen. Zieht das Insekt darauf, nachdem es den Blütensporn vom Honigsaft entleert, seinen Rüssel zurück, so wird dadurch die Lippe des Narbenkopfes nach oben gedrückt, und zwar so, daß die Öffnung zur Narbenhöhle damit

zum Teil verdeckt wird, wenigstens derartig, daß von dem am Rüssel haftenden Pollen nichts in diese Narbenhöhle hineingelangen kann. Fliegt nun das Insekt zu einer folgenden Blüte, so verursacht es dort dieselben Bewegungen in allen Teilen, aber durch dieselben nunmehr die Bestäubung der Narbe: Beim Eintritt des Rüssels in die Blüte wird der an ihm haftende Pollen gegen die Lippe des Narbenkopfes gestrichen und bleibt an dessen Papillen hängen, bei dem Rückzuge des Rüssels darauf wird die Lippe nun in die Höhe gedrückt und so der daran haftende Pollen in die Narbenhöhle hineingepreßt, in welcher er sehr leicht durch die darin befindliche klebrige Flüssigkeit festgehalten wird.“ (Hildebrand 1867, S. 55.)

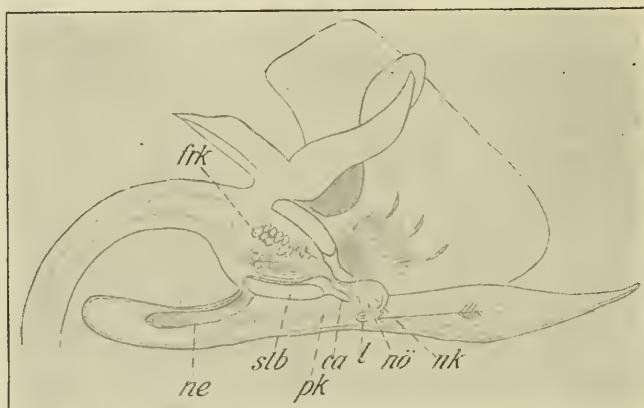


Fig. 1. Längsschnitt durch eine Blüte von *Viola tricolor vulgaris*; frk Fruchtknoten, nk Narbenkopf, nö Narbenöffnung, l Lippe, ca Konnektivanhänger, stb Staubbeutel, pk Pollenkammer, ne Nektarium; der Pfeil zeigt die Richtung des in die Blüte gestoßenen Insektenrüssels an.

Fig. 1 stellt einen Längsschnitt durch eine Blüte von *Viola tricolor* var. *vulgaris* dar und möge die geschilderten Verhältnisse erläutern (siehe Figurenerklärung).

Diese Darstellung Hildebrands ist dann in alle blütenbiologischen Schilderungen von *Viola tricolor* übergegangen und findet sich u. a. bei H. Müller 1873, 1881; Kerner 1891; Krämer 1897; Knuth 1898; Ludwig 1895. Sprengel, der im übrigen den Bestäubungsvorgang der Veilchenblüte richtig erkannte und beschrieb, hat die Lippe übersehen.

Im Jahre 1897 hat V. B. Wittrock bei Gelegenheit seiner „*Viola-Studien*“ diesen lippenförmigen Anhang genauer untersucht und beschrieben. Mit folgendem Resultat (S. 18/19): „Der Lappen ist ein epidermaler Auswuchs aus der unteren Kante der Narbenhöhle

von fächerförmiger Gestalt. Er hat eine Länge von 1—1,3 mm und eine Breite von ca. $\frac{1}{3}$ mm und ist solchergestalt so klein, daß er für das bloße Auge kaum sichtbar wird. Er wird gebildet von nahezu keulenförmigen ziemlich steifen Zellen, welche aus dem Teil der Oberhaut stammen, der die Kanten der Narbenöffnung bekleidet.“ Nach eingehender Beschreibung des Aussehens, der Länge und der Zahl der Zellen, auf die ich später noch eingehen werde, kommt er zur Besprechung der biologischen Bedeutung der Lippe: „Schon aus dem geschilderten Bau der Narbenlappen geht hervor, daß er nicht die Beweglichkeit haben kann, die ihm Hildebrand, Sachs (Lehrb. f. Bot. 1874, S. 806) und H. Müller zuschreiben. Direkte Versuche, die wiederholte Male angestellt wurden, haben gleichfalls bekräftigt, daß sie nicht irgend einen nennenswerten Grad von Biegungssamkeit besitzen. Von einem Zuschließen der Narbenöffnung durch den Lappen, wenn ein Insekt, nachdem es Honig sangte, seinen Rüssel zurückzieht, kann deshalb nicht die Rede sein, ebensowenig wie von dem Einpressen des an dem Lappen befindlichen Blütenstaubes. Daß der eigene Blütenstaub der Blumen beim Insektenbesuch nicht in die Narbenöffnung gelangt, beruht im wesentlichen auf der Existenz des Gelenkes am unteren Teil des Griffels (das auch z. B. Hildebrand schon beschrieb, siehe oben). Indem die Insekten bei ihrem Besuch ihren Kopf, um Honig zu gewinnen, in die Mitte der Blüte einführen, treffen sie auf den unteren niedrigsten Teil des Narbenkopfes. Der sehr mäßige Druck auf diesen Teil des Stempels . . . verursacht, daß der Stempel sich im Gelenk so stark aufwärts bewegt, daß er eine fast aufrechte Stellung einnimmt.“ Dieser Druck wird nun nach Wittrock von den Insekten ausgeübt, wodurch dann „Narbenöffnung und Lappen, die ja am unteren Teil des Stempelkopfes angebracht sind, so weit in die Höhe gehoben werden, daß sie vermeiden, mit den Pollen in Berührung zu kommen, so daß der Rüssel des Insekts damit behaftet wird, indem er auf dem Wege zum und vom oberen Teil des Spornes die Pollenkammer der Blüte passiert. Daß der Lappen — ohne daß er als Zuschließklappe für die Narbenhöhle dient — doch bei der Aufrechtstellung des Stempels schon durch seine Form und seine Lage in seiner Weise beiträgt zur Verhinderung der Selbstbestäubung, ist begreiflich“.

Zwei einander widersprechende Ansichten stehen sich so gegenüber: F. Hildebrand sieht in der Lippe ein für das Zustandekommen der Kreuzbefruchtung wesentliches Organ. Wittrock leugnet jede besondere biologische Bedeutung derselben.

Auf Anregung von Herrn Professor Correns habe ich nun versucht, durch eine möglichst genaue anatomische und experimentelle Untersuchung die richtige biologische Bedeutung zu finden. Schon

gelegentlich seiner Untersuchungen über die biologische Anatomie einiger Blüten (1891) hatte Correns auch begonnen, Bau und Funktion des lippenförmigen Anhangs an der Narbenöffnung von *Viola* zu studieren. Er war jedoch damals wegen anderer Arbeiten mit diesen Untersuchungen nicht zum Abschluß gekommen.

Die Wiederaufnahme der Arbeiten war für mich um so interessanter, als mittlerweile die Arbeit Wittrocks erschienen war, der, wie berichtet, die bisherige Dentung des Organs ablehnt und somit dies unscheinbare und doch, wie wir sehen werden, so interessante Organ zum Gegenstand einer Streitfrage machte.

Ich habe im fünften Heft der Berichte der Deutschen Bot. Ges. von 1913 in einer „vorläufigen Mitteilung“ die ersten Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen niedergelegt. Die vorliegende Arbeit enthält nun die damals angekündigte ausführlichere Darlegung. Sie erstreckt sich außer auf *Viola tricolor* noch auf eine Reihe anderer Arten aus möglichst allen Sektionen der Gattung und bezieht sich, von Einzelheiten abgesehen, ganz allgemein auf Bau, Entwickelungsgeschichte und biologische Funktion von Griffel und Narbe bei der Gattung *Viola*, sowie deren Beziehungen zu den übrigen Blüten- teilen.

Systematisch ordnen sich die untersuchten Arten wie folgt an¹⁾:

Nominum:

- a) Rostellatae: *V. hirta*, *V. odorata*, *V. Riviniana*.
- b) Patellaria: *V. palustris*, *V. Jooi*, *V. cucullata*.

Dischidium: *V. biflora*.

Melanum: *V. declinata*, *V. gracilis*, *V. cornuta*, *V. tricolor* mit var. *alpestris*, *dunensis*, *arvensis*, *vulgaris* und das Pensée.

Leptidium: *V. hederacea*.

Über die systematische Stellung von *Viola Rydbergii*, die ich außerdem untersuchte, habe ich in der mir zugänglichen Literatur keine Auskunft erlangen können. Im Bau des Griffels zeigt die Art sehr viel Ähnlichkeit mit *V. biflora*.

Aus dem Freien stammen die Arten *V. hirta*, *V. Riviniana* (bei Hagen i. W.), *V. odorata*, *V. palustris* (bei Warstein i. W.), *V. arvensis*, *V. tric. vulgaris* (bei Münster i. W.), *V. tric. sabulosa* resp. *dunensis* (Juist 1912), *V. tric. alpestris* (Julier 1913). Die beiden letzten Arten verdanke ich Herrn Professor Correns, der mir das selbst gesammelte Alkoholmaterial freundlichst überließ. Aus dem Bota-

¹⁾ Nach Reiche und Taubert in Engler-Prantl, III. Teil, 6. Abt., S. 322 u. f.

nischen Garten zu Münster stammen: *V. cornuta*, *V. odorata* und das Pensée.

Herrn Professor Bitter in Bremen danke ich auch an dieser Stelle für die freundliche Überlassung lebenden Materials von *V. declinata*, *V. Rydbergii*, *V. hederacea*. Die übrigen Arten: *V. Jooi*, *V. cucullata*, *V. biflora*, *V. gracilis* bezog ich von Haage und Schmidt-Erfurt; ich habe sie bis auf *biflora* und *gracilis* nicht nachbestimmen können, kann daher nicht für die Richtigkeit der Bestimmung garantieren.

B. Technik.

Bei Einbettung über Xylol in Paraffin werden alle kutinisierten Teile sehr spröde, so daß die Lippe, die, wie wir sehen werden, ausschließlich aus kutinisierter Membran besteht, beim Schneiden anfangs immer bis auf kümmerliche Reste zertrümmert wurde. Das ist auch wohl der Grund, warum H. Krämer (1897), der einen sagittalen Längsschnitt durch den Griffel von *Viola tricolor* abgebildet hat, eine inbezug auf den Narbenrand unzulängliche Darstellung gibt. Bessere Erfolge erzielte ich erst mit der Celloidin-Einbettung, mit der ich relativ leicht Schnitte von 20—25 μ Dicke erhielt, die auch den Bau der Lippe deutlich erkennen ließen. Endlich habe ich auch noch die von Hugo Fischer in der Zeitschrift für wiss. Mikr. 1913 empfohlene Methode der unvollständigen Entwässerung bei Benutzung von Chloroform als Übergangsmittel versucht, ohne jedoch dadurch eine wesentlich geringere Sprödigkeit des Materials zu erzielen. Meist benutzte ich dann Paraffin vom Schmelzpunkt 58° mit Xylol als Übergangsmittel. Durch sehr schnelles Abkühlen des Paraffins erhielt ich denn auch Blöcke, die gelegentlich Schnitte lieferten, an denen die Lippe vollständig erhalten war.

Der Bau der kutinisierten Membran wurde meist bei Chlorzinkjod-Färbung, daneben unter Anwendung von Sudan III studiert. Im übrigen benutzte ich zum Färben meist ein Gemisch von gleichen Teilen einer konzentrierten Lösung von wässrigem und alkoholischem Safranin unter Zugabe von etwas Anilinwasser nach Angabe von Babes in Strasburger, Bot. Prakt. Ließ ich dann die Schnitte zweimal 24 Stunden in der Lösung, so färbte sich alles kutinisierte Gewebe und die Kutikula hellgelb, die Zellwände hell- und der Zellinhalt dunkelorange. — Die Zeichnungen sind, wenn nicht anderes bemerkt, mit dem Zeichenapparat hergestellt.

C. Spezieller Teil.

Nach der Ausbildung des Griffelendes, insbesondere der Narbenöffnung, habe ich die untersuchten Arten in vier Gruppen eingeteilt,

die ich nach ihren charakteristischen Vertretern benannt habe. Ich unterscheide den:

1. *Tricolor*-Typ,
2. *Rydbergii*-Typ,
3. *Odorata*-Typ,
4. *Hederacea*-Typ;

bis auf den *Rydbergii*-Typ entsprechen die Gruppen systematischen Einheiten.

I. *Tricolor*-Typ.

a) Anatomie.

1. *Viola tricolor*, einschl. *Pensée*.

Von den zur Sammelart *tricolor* gehörigen Unterarten untersuchte ich die wichtigsten: Die gewöhnliche großblättrige Form, var. *vulgaris*, die gemeine Ackerform, var. *arvensis*, die Dünenform, var. *dunensis* und die Alpenform var. *alpestris*; außerdem das systematisch nicht ganz hierher gehörige Gartenstiefmütterchen.

Diese gut charakterisierten Unterarten weichen von einander in der Ausbildung des Stempels mehr oder weniger ab, und zwar in Größe und Form des Griffels sowie der Narbenöffnung, in der Lage derselben zum unteren Kronblatt, endlich in der Gestalt und Größe der Lippe. Diese Unterschiede sind zum größten Teil schon bekannt und in ihrer biologischen Bedeutung schon gewürdigt worden. Soweit das nicht der Fall ist, werde ich sie meiner Darstellung einreihen.

Anders ist es mit der anatomischen Ausbildung des Griffels und speziell der Lippe, die bisher noch keine eingehende Würdigung in der Literatur gefunden haben.

Die Lagebezeichnung der einzelnen Organe und Organteile richtet sich nach den Verhältnissen in der fertigen Blüte. Unten ist das, was dem gespornten Kronblatt zugewandt liegt, vorn resp. apikal das, was am Ende bzw. in der Richtung der Verlängerung der Blütenachse liegt. Danach sind die übrigen Ausdrücke, basal und oben, bestimmt.

Zu Beginn der Knospenentwicklung legt sich der Stempel in Gestalt eines Ringwalles an (Payer 1857), der sich nach einiger Zeit nach oben verengt, dadurch den Fruchtknoten bildet und als enges Rohr zunächst weiterwächst. In diesem Stadium erscheint das vordere Ende des Griffels schräg abgeschnitten, so, daß die längere Seite die morphologisch untere ist. In solchem Zustand erscheint dann dieser untere Rand etwas dicker als der obere. Ein sagittaler Längsschnitt durch eine Knospe von diesem Alter gibt uns Auskunft über die Ursache jener Anschwellung. Taf. VII, Fig. 1 zeigt einen solchen vertikalen Längsschnitt durch die Zellen des unteren Randes bei *Viola tricolor*

var. *dunensis*. Die obersten Zellen der äußeren Epidermis haben sich in die Länge gestreckt, und zwar die obersten weniger, die darauf folgenden stärker, die weiter basalwärts gelegenen ablaufend schwächer. In den Zellen ist der Kern stark vergrößert, das Plasma reich an Vakuolen. Deutlicher werden diese Verhältnisse auf einem etwas älteren Stadium, wie es Taf. VII, Fig. 2 zeigt. Die betreffenden Epidermiszellen haben sich stark schlauchförmig verlängert, die Veränderungen in Kern und Plasma sind noch größer geworden; der Zellleib hat sich, jedenfalls durch die Vorbehandlung, die durch das Einbetten in Paraffin nötig wurde, etwas von den Wänden zurückgezogen. Die Kutikula ist etwas stärker geworden.

Unterdessen hat die obere Seite des Griffelendes ein allseitiges starkes Wachstum erfahren. Die Folge davon ist, daß hier der Griffel stark kopfartig anschwillt, und zugleich, daß dadurch die Öffnung, die bisher nach vorne zeigte, mehr und mehr gegen die Unterseite des entstehenden Narbenkopfes gedrängt wird.

In den nun folgenden Entwicklungsstadien erleidet das ganze Zellgewebe des unteren Randes der Narbenöffnung weitgehende Veränderungen (Taf. VII, Fig. 3). Wir werden später sehen, daß auch der gesamte übrige Rand der Öffnung von ähnlichen, aber lange nicht so weitgehenden Änderungen getroffen wird. Die Kutikula der Schlauchzellen und der nach abwärts folgenden Zellen ist stark verdickt (Taf. VII, ael Fig. 3). Die Verdickung erstreckt sich jedoch nicht nur auf die Außenwände der Epidermiszellen, auch ihre Seitenwände haben sich durch Einlagerung kutinisierter Substanz verstärkt, und zwar in höchst eigenartiger Weise. Die Kutinisierung schreitet nämlich nicht an allen Stellen gleich stark nach innen fort, sondern eilt dort etwas voraus, wo die Zellen aneinander stoßen und ist auch dort am stärksten. Nach innen zu wird diese kutinisierte Eckenverdickung immer geringer und geringer und läuft schließlich in eine Art Borste aus, deren Spitze vielfach sehr scharf ist (Taf. VII, b Fig. 3). Taf. VII, Fig. 6 zeigt einen Querschnitt durch mehrere solcher Borsten. Das Bild erinnert stark an Eckenkollenchym. Bei Chlorzinkjod-Behandlung heben sich die Kanten infolge ihrer Kutinisierung als fast schwarzbraune Streifen deutlich hervor. In Taf. VII, Fig. 3 sieht man bei nwc die nicht verdickten Enden der Seitenwände und die unverdickten Innenwände als dünne, sich mit Chlorzinkjod blau färbende Linien. Die kutinisierten Außenwände haben kleine Ausstülpungen in Gestalt von zahlreichen Runzeln und Höckern bekommen (Taf. VII, h Fig. 3 und 5). Wittrock hat diese Auswüchse der Lippenzellenaußenwand schon beschrieben und abgebildet (l. e. Taf. I, Fig. 19 und 20).

Gleichzeitig ist mit den angrenzenden Zellen, die die Innenseite des Griffelrandes bilden, eine andere Veränderung vor sich gegangen.

In Chlorzinkjod erscheint diese ganze Partie jetzt auffallend blau, deshalb, weil das Plasma im Innern der betreffenden Zellen in Degeneration begriffen ist, und dafür die blaue Färbung der zu gleicher Zeit verquellenden Membranen deutlich hervortritt. Dies ist der Anfang einer Verschleimung, die die gesamten Zellen hinter der Lippe und weiter herab trifft. Die Grenze zwischen degenerierendem und normalem Gewebe ist dabei äußerst scharf. Besonders schön ist

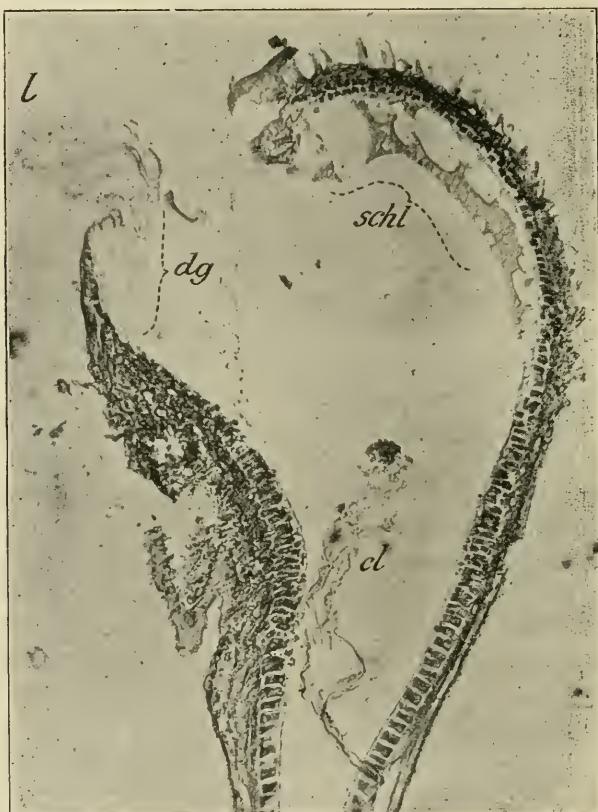


Fig. 2. *Viola gracilis*, Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels.
L Lippe, dg degeneriertes Gewebe, schl Schleim, der von der Innenepidermis des Griffelkopfes gebildet wurde, cl abgehobene Innenikutikula, Vergr. ca. 80.

das in Textfig. 2 zu sehen, die eine photographische Wiedergabe eines Schnittes durch den Stempel von *Viola gracilis* darstellt. Der Schnitt ist vorher mit Safranin gefärbt worden. Ebenfalls deutlich sieht man diese Grenze in Taf. VII, Fig. 3; hier hat der Schnitt vor der Färbung mit Chorzinkjod in verdünnter Eau de Javelle gelegen, die das Plasma der degenerierten Zellen zum Teil zerstört hat.

Unterdessen hat auch der übrige, nicht von der Lippe eingenommene Teil des Narbenrandes eine gewisse ähnliche Veränderung durchgemacht. Eine — in einem bestimmten Falle sieben Zellen breite — Partie der Außenepidermis in unmittelbarer Nähe des Narbenrandes hat ganz ähnliche Verdickungen der Kutikula an den Außen- und Seitenwänden erfahren, wie ich sie für den unteren Rand beschrieben habe. In derselben Weise wie am unteren Rand, degenerieren auch die unter der verdickten Partie liegenden Zellen des übrigen Randes. Taf. VII, Fig. 7 gibt uns ein Bild dieser Vorgänge. Das weitere Schicksal des Randes der Narbenöffnung, den wir jetzt als Ganzes ins Auge fassen wollen, ist leicht zu beschreiben. Die gesamte degenerierte Partie des Narbenrandes verschleimt vollständig. Die erste und für uns zunächst wichtigste Folge dieser Verschleimung ist die, daß die kutinisierte Partie des Narbenrandes frei wird. Taf. VII, Fig. 5 stellt einen Schnitt durch den unteren Rand in solchem fertigen Stadium dar. Von den Zellen der Epidermis ist nichts mehr als die kutinisierten Teile zu sehen. Auffällig sind die scharfen Borsten, die durch die kutinisierten Ecken entstanden sind. Bei genauerer Betrachtung von Taf. VII, Fig. 5 sieht man, wie sich bei e die Einbuchtung zwischen zwei Borsten in eine feine Linie fortsetzt. Sie entstand so, daß beim Übergreifen der Kutinialisierung auf die Seitenwände ein schmaler Streifen, eventuell eine Reihe inselförmiger Flecke, längs der Mitte nicht kutinisiert wurde. Diese Linien findet man am besten bei Schnitten durch ältere Knospen; bei befruchteten Blüten ist meist die kutinisierte Wand längs dieser „Aufrißlinie“ aufgerissen.

Das Ganze läßt sich ungezwungen mit einem Instrument vergleichen, das zum Kratzen bestimmt ist. Wir werden weiter unten im biologischen Teil noch einmal auf diese Möglichkeit zu sprechen kommen. Die Gesamtmenge der ehemaligen Schlauchzellen hängt, wie aus Taf. VII, Fig. 6 ersichtlich, nur an einer dünnen Kutinlamelle c, die durch die erhalten bleibenden stark kutinisierten äußeren Wände der Epidermiszellen gebildet wird, die unterhalb der Schlauchzellen liegen. Diese Kutinhaut ist auf der Innenseite von ebenfalls kutinisierten Leisten bedeckt, die, von unten nach oben allmählich höher werdend, sich an den Stellen, wo ehemals mehrere Zellen aneinander stießen, zu einem spitzen Höcker zusammenschließen, um so allmählich in die Borsten überzugehen, die von den ehemaligen Schlauchzellen allein noch übrig geblieben sind. Die Gesamtheit nun der kutinisierten Reste der ehemaligen Schlauchzellen bildet den lippenförmigen Anhang am unteren Rande der Narbenöffnung, die „Lippe“ F. Hildebrands.

Am übrigen, nicht der Lippe zugehörigen Rande der Narbenöffnung hat die Verschleimung zur Folge, daß der dadurch frei werdende Streifen kutinisierter Membran kragenartig den Rand umgibt. Man

kann sich vorstellen, daß durch weitergehende Anpassung aus einem Stück solchen Kragens die Lippe entstanden ist.

Ein Gebilde ähnlicher Entwicklung ist mir bei Blütenpflanzen nicht bekannt. Es erinnert aber stark an das Peristom der Laubmooße und könnte auch so genannt werden.

Die Degeneration der Gewebepartie bringt außer dem Freiwerden der kntinisierten Membran noch etwas anderes mit sich: Sowohl sie selbst wie die Epidermiszellen des weiter innen liegenden normalen Gewebes bilden reichlich Schleim. Das hat zweierlei zur Folge: einmal bildet sich am Rand der Narbenöffnung ein deutlich sichtbarer Schleimring, der die Öffnung um ein ziemliches kleiner macht und an frischem wie konserviertem Material leicht zu sehen ist. Zum anderen wird durch diese Schleimabsonderung im Innern des Griffels die Kutikula in ihrer ganzen Ausdehnung abgehoben. In einer befruchteten Blüte, z. B. vom Pensée, liegt sie dann als zusammengedrückter Schlauch im Griffellumen. (Taf. VII, cf Fig. 4.) Auffällig an der Innenkutikula ist, daß sie an der Stelle, wo der Griffel dem Fruchtknoten aufgesetzt ist, plötzlich viel zarter wird. Es ist dies eine Einrichtung, die ich bei allen untersuchten Arten gefunden habe, die vermutlich als vorgebildete Durchbruchsstelle der herabwachsenden Pollenschläuche anzusehen ist, da diese zunächst außerhalb des Innenkutikulaschlauches auskeimten und sich entwickeln. Jedenfalls war in älteren, befruchteten Blüten die Kutikula des Griffellinnern an dieser Stelle meist von der äußerst zarten, das Fruchtknoteninnere auskleidenden Kutikula losgerissen.

Fig. 3, S. 233 stellt einen Narbenkopf vom Stiefmütterchen dar in einer Ansicht, in der man senkrecht in die Öffnung hinein und die Lippe von oben sieht. Bei auffallendem Licht hebt sich die Lippe leuchtend weiß gegen den grüngelben Narbenkopf ab. Das Bild gleicht sehr dem, das Wittrock von der Lippe abbildet. Die Breite der Lippe schwankt auch bei einer Art ziemlich, beträgt aber im Durchschnitt 1 mm. Die Zahl der Zellen, die den Rand der Lippe der Breite nach bilden, hält beim Stiefmütterchen etwa die Mitte zwischen 20 und 30, kann aber auch etwas größer als 30 werden. Von innen nach außen folgen sich beim Pensée meist etwa fünf Zellen aufeinander. Bei Ansicht von oben (Fig. 3) sind, wie auch Wittrock angibt, die Zellen der obersten und untersten Schicht ganz kurz, die zweitobersten und zweituntersten bedeutend länger und die mittleren fast noch mehr in die Länge gestreckt. (Wittrock, S. 19, Fig. 19 und 20, Taf. 1.) Die wirklichen Zellengrößen kann man aber nur bei Schnitten, wie z. B. Taf. VII, Fig. 3, erkennen. Danach müssen allerdings die beiden obersten Zellen (1, 2) kurz erscheinen, aber nicht so sehr, weil sie kurz sind, als weil sie von oben gesehen sind und deshalb verkürzt

erscheinen. Die folgenden (3) erscheinen länger, weil man sie, so weit sie nicht verdeckt sind, von der Seite sieht, die unterste Zelle (4) erscheint aber nur deshalb kurz, weil sie von 3 verdeckt wird, in Wirklichkeit ist sie die längste. (Taf. VII, Fig. 3.) Bei Textfig. 3 sieht man innerhalb des kutinisierten Kragens den Schleimring. Seiner Entstehung nach muß er auch über die Borsten der Lippe hinweggehen, wenigstens solange, als nicht ein Insektenrüssel ihn zerstört hat. Das ist der Grund, warum Wittrock, der die Lippe genau zeichnete, nichts von den Borsten entdeckte. Sehr schön sind die Borsten fibrigens an alten, schon befruchteten Blüten zu sehen. Dort ist der Schleim, der den Pollenkörnern, wie wir noch sehen werden, zum Keimbett dient, verschwunden, und die Borsten treten frei zutage. Man kann die Borsten aber auch an jüngeren Blüten gut sehen, wenn man die Lippe von innen betrachtet, nachdem der Schleim zuvor mit einer Nadel entfernt wurde. Zu dem Zweck schneidet man die Oberseite des Narbenkopfes weg. Man sieht dann sehr gut sowohl die Borsten wie auch die Membranlamelle, an der die Lippe hängt, mit ihren leistenförmigen Verdickungen.

Mit der Bildung der Anschwellung ist aber die Ausbildung des Narbenkopfes noch nicht beendet. Bei allen Arten des *Tricolor*-Typs, außerdem bei *Viola Rydbergii*, bilden sich basalwärts von der Narbenöffnung zu beiden Seiten zwei stark behaarte Wülste aus (siehe Textfig. 4). Sie entstehen dadurch, daß sich die Epidermis an diesen Stellen infolge stärkeren Wachstums vom Grundgewebe abhebt. Durch diese processus maxillares, wie Wittrock sie nennt, setzt sich der Kopf scharf

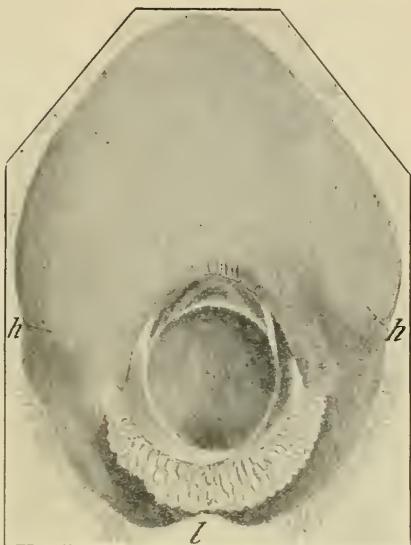


Fig. 3. Narbenkopf vom Pensée von vorn; h Höcker zu beiden Seiten der Narbenöffnung, l Lippe. Vergr. ca. 50.

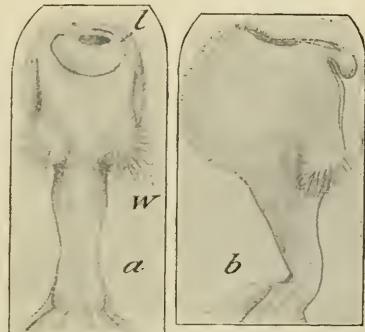


Fig. 4. *Viola cornuta*, Griffel mit Narbenkopf. a von unten, b von der Seite, W die seitlichen Wülste („processus maxillares“). Vergr. 16.

gegen den übrigen Griffel ab. Da aber dieser von den Konnektivfortsätzen eng umschlossen wird, so ruht der ganze Kopf mit seinen

„Kinnbacken“ wie auf einem „Vatermörder“ der Biedermeierzeit (Fig. 5). Der Zweck dieser Einrichtung, wie des Kopfes überhaupt, ist nach H. Müller (1881, S. 151, 152) der, das Hineingleiten des Griffelendes in den Konnektivkegel und damit Selbstbestäubung zu verhindern. (Siehe aber S. 245.)

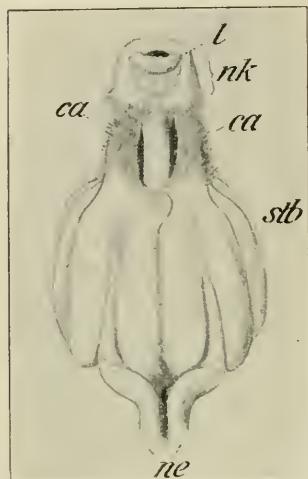


Fig. 5. *Viola olympica*. Geschlechtsorgane von unten; durch die Lücke zwischen den beiden unteren Konnektivlappen ca gelangt der Pollen in die Pollenkammer. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 1.

absonderung mit dem Bau zusammenhang stehen, wie ja bei Drüsen, Nektarien usw. eine epithelartige Anordnung der Sekretzellen häufig zu treffen ist. Welchen Zweck diese reiche Schleimabsonderung für die Pflanze hat, werden wir weiter unten bei der Besprechung der biologischen Verhältnisse zu untersuchen hahen.

Von den morphologischen Unterschieden im Bau des Griffels bei den einzelnen Unterarten der Sammelart *tricolor* ist biologisch wichtig vor allem der in der Lage der Narbenöffnung zum unteren Kronblatt und damit zusammenhängend in der Größe der Lippe, während die übrigen Unterschiede, z. B. in der Größe der Narbenöffnung, nicht ohne weiteres teleologisch zu deuten sind. Die Zusammensetzung in Fig. 6 lässt die beiden genannten Faktoren leicht zur Geltung kommen. Die größte Lippe, absolut und relativ, finden wir beim *Pensée*. Da liegt auch die Öffnung am weitesten gegen die Kuppe des Narbenkopfes. Am kleinsten ist die Lippe bei *arvensis*, wo sie in seitlicher Ansicht kaum noch als kleiner Höcker zu erkennen ist. Hier liegt die Öffnung am meisten dem unteren Kronblatt zu. Die beiden übrigen Formen, *alpestris* und *dunensis*, liegen zwischen

diesen beiden Extremen, und zwar so, daß *alpestris* mehr dem Stiefmütterchen, *dunensis* mehr der *Arvensis*-form nahe kommt. Die Narbenöffnung ist oval bis kreisrund.

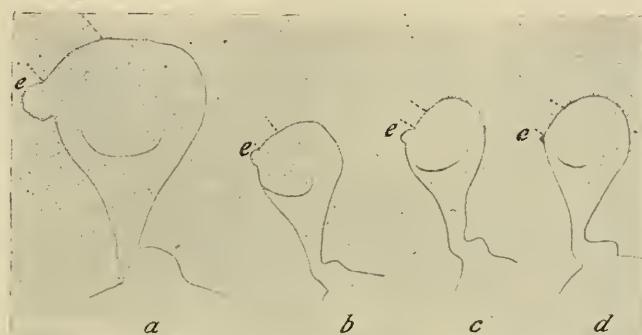


Fig. 6. Vier verschiedene Griffelformen von der Seite: a *Pensée*, b *V. tric. alpestris*, c *V. tric. dunensis*, d *V. tric. arvensis*, 1 Lippe; die gestrichelten Linien deuten die Richtung an, in die die Öffnung zeigt. Vergr. 8.

In Textfig. 3 (S. 233) liegen rechts und links von der Öffnung zwei wulstförmige Höcker *h*. Besser noch sieht man sie, wenn man auf das Scheitelende des Kopfes, und zwar gerade über das Loch hinweg, auf die Lippe sieht. Die Ausbildung dieser Höcker schwankt ziemlich, ist aber immer sehr deutlich. Wir finden sie wieder bei *V. tric. dunensis* und *alpestris*, aber wesentlich schwächer; bei *V. tric. arvensis* fehlen sie vollkommen. Der Zweck dieser Vorrichtung dürfte der sein, die Narbenöffnung vor dem eigenen Pollen noch mehr zu schützen. Hierzu würde gut übereinstimmen, daß *arvensis*, deren Narbenöffnung nicht von solchen Höckern geschützt ist, sich selbst befruchtet.

2. *Viola cornuta*.

Den Griffel dieser Art beschreibt Wittrock wie folgt: *Caput pistilli elongatum, processibus maxillaribus valde hirsutis, orificio stigmatis subparvo prorsum vergente*. Fig. 4 (S. 233) möge das erläutern. Der Narbenkopf ist stark seitlich zusammengedrückt. Ein sagittaler Längsschnitt zeigt aber, daß die Öffnung nicht klein, sondern im Verhältnis zum Narbenkopf groß ist. Biologisch wichtig ist, daß die Öffnung fast vollständig nach vorne gelegen ist, insofern, als dadurch wirksam verhindert wird, daß eigener Pollen in sie gelangt. Auffallend ist an dieser Art die Ausdehnung der Partie degenerierenden Gewebes, die sich von der Lippe nach abwärts erstreckt. Von außen ist diese Partie als ein durchscheinender und deshalb dunkler Fleck

dicht basalwärts der Lippe zu sehen¹⁾). Durch den Schleim wird die Kutikula der Innenfläche in ihrer ganzen Ausdehnung auch hier abgehoben. Im übrigen gleicht *V. cornuta*, was den Bau des Stempels anbetrifft, den Tricolorformen sehr.

3. *Viola gracilis*.

Nach dem Bau der Blüte, den ich allein verglichen habe, paßt die unter diesem Namen von Haage und Schmidt, Erfurt, bezogene Art gut zu der Beschreibung, die Becker für *Viola gracilis* gibt, so daß ich annehme, daß es sich bei der untersuchten Art wirklich um *V. gracilis* oder eine ihr sehr nahe stehende Art handelt. Interessant an dieser Art ist besonders zweierlei. Die Narbenöffnung, die ziemlich klein und queroval bis bohnenförmig ist, liegt ganz am vorderen

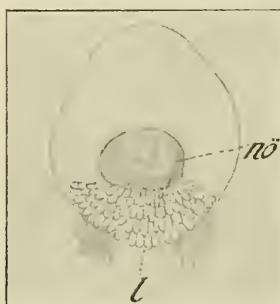


Fig. 7. Narbenkopf von *Viola gracilis* von vorn; man sieht im Grunde der Narbenöffnung die abgehobene Innen-
kutikula.

Ende des Narbenkopfes und zeigt in der Blüte infolgedessen ganz nach vorn. Man sieht deshalb direkt in die Öffnung, wenn man von vorn in die Blüte schaut. Die Art hat ferner von allen untersuchten die längste Lippe; sie ist ausgesprochen fächerförmig (Fig. 7). Bei seitlicher Ansicht ragt sie weit über die Oberfläche des Narbenkopfes hervor. In einem bestimmten Fall war das Verhältnis der Breite der Lippe und des Kopfes bei Ansicht von der Seite gleich 25 zu 45''. Fig. 2 (S. 230) gibt einen Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels, gemacht durch eine noch nicht geöffnete Blüte. Interessant ist der

Schleim, der hier besonders am oberen Rande schon reichlich gebildet ist. Durch die Behandlung mit Alk. abs. ist er natürlich stark geschrumpft und hat wabige Struktur angenommen. Auffällig scharf ist hier infolge der Safraninfärbung die Grenze zwischen degenerierendem und normalem Gewebe zu sehen. Die Lippe, die sich nur schwach färbte, erscheint deshalb auch nur angedeutet. Man kann aber ihre wesentlichen Umrisse und auch die Membranlamelle, an der sie hängt, gut sehen. Die Innenkutikula ist schon abgehoben und liegt im unteren Teil des Griffels. Auffallend ist hier die epithelartige Ausbildung der Innenepidermis.

¹⁾ Das ist nicht der z. B. beim Gartenstiefmütterchen vorkommende „triangelförmige Fleck“ Wittrocks (S. 18). Der erstreckt sich an der Unterseite des Griffels meist von der Höhe der seitlichen Vorsprünge — processus maxillares — basalwärts bis etwa zur Mitte des Griffels und besteht aus Epidermiszellen, deren Inhalt mit einem blauvioletten Pigment versehen ist.

4. *Viola declinata*.

Die Art zeigt im Bau des Griffels in den in Betracht kommenden Merkmalen keinerlei Besonderheiten vor den besprochenen, so daß wir uns mit diesem Hinweis begnügen können.

Alles in allem zeigen die beschriebenen Arten so viele Ähnlichkeiten im Bau des Griffels, daß wir berechtigt sind, die biologischen Verhältnisse des *Tricolor*-Typs zusammen zu betrachten.

b) Biologie.

Angesichts der oben gegebenen Beschreibung des Baues der Lippe wird es uns nicht schwer, anzunehmen, daß sie die Bedeutung, die Hildebrand ihr zuerst zuschrieb, wirklich hat. Versuche sollen unsere Annahme belegen. Schon Correns war gelegentlich seiner Versuche mit *Viola tricolor* zu der Überzeugung gekommen, daß die von Hildebrand gegebene Deutung richtig sei. Auch er hatte bei Versuchen mit fremden Pollen (*Verbascum spec.*) direkt geschen, wie die Lippe von der Oberfläche eines eingeführten Haares die Pollenkörner abkratzt, und wenigstens zum Teil beim Zurückziehen der Borste in die Narbenöffnung hineinbefördert. Ich selbst stellte nun zunächst denselben Versuch an, und zwar ebenfalls am Gartenstiefmütterchen. Zur genaueren Beobachtung hatte ich durch großes Halbieren die Blüte so geöffnet, daß der Stempel mit den ihn umhüllenden Staubfäden einseitig frei lag. Das untere Kronblatt wurde nur soweit weggenommen, daß die Rinne noch unverletzt blieb. So konnte man genau die natürliche Lage der Teile erhalten und hatte dabei die Möglichkeit, ihr Funktionieren genau zu beobachten. Führte ich in eine so vorbereitete Blüte in Nachahmung eines Insektenrüssels ein vorn angespitztes Roßhaar ein, so konnte ich leicht unter dem Binokularmikroskop beobachten, wie die Lippe sich eng an das Haar anschmiegt und es dadurch an seiner Oberfläche mit Schleim beschmiert, der, wie oben beschrieben, auf den Borsten der Lippe liegt. Gelangt dann das so präparierte Haar in die „Pollenkammer“, so wird es über und über mit Pollen bedeckt, auch an den Stellen, wo sich kein Schleim befindet. Das Haar wurde dann bis auf den Grund des Sporns geführt, bedeckte sich dabei natürlich weiter mit klebriger Substanz und auf dem Rückwege mit Pollen. Durch das Zurückziehen wurde nun jedesmal die Lippe gegen die Öffnung gedrückt. Der anhaftende Pollen blieb aber, wohl durch die Bestreichung mit Schleim, zum größten Teil am Haare haften. Einen solchen mit Pollen beladenen künstlichen Rüssel führte ich in eine andere unbestäubte Blüte ein, die ich dabei unter dem Binokular von vorne betrachtete. Hier sah ich deutlich, wie sich die Lippe beinahe von drei

Seiten um den „Rüssel“ legte und fast sämtlichen oben anhaftenden Pollen abkratzte. Bestünde die Lippe nicht aus Borsten, sondern nur aus beweglichen Papillen, so würde gerade wie beim Herausziehen auch beim Hereinführen des Rüssels nur wenig Pollen abgekratzt werden.

Wir haben oben (S. 231) beschrieben, wie bei der Entwicklung der Bürste zwischen den einzelnen Borsten jedesmal eine besondere als „Aufrißlinie“ bezeichnete Reihe inselähnlicher Flecke oder eine zusammenhängende dünne Linie auf den Seitenwänden der Zellen von der Kutinisierung frei bleibt. Um einen Anhalt für die biologische Deutung dieser Einrichtung zu gewinnen, wollen wir uns die einzelnen Phasen des Bestäubungsvorganges vergegenwärtigen: Beim Ansetzen des Insektenrüssels an die Lippe befinden sich die Borsten noch in der durch die Größe der ursprünglichen Zellen bedingten Entfernung voneinander, stehen untereinander parallel und zeigen \pm gegen das Innere der Narbenhöhle. Wenn nun der Rüssel beginnt sich an der Lippe vorbeizuschieben, so biegt sich die Lippe in ihrer Gesamtheit so nach außen um, daß jetzt die Borsten sich mehr oder weniger dem Rüssel zuwenden. Dabei dient die biegsame Kutinlamelle unter der Lippe als Gelenk. Unterstützt wird dieser Vorgang dadurch, daß die Zellen der Lippe durch kleine Ausstülpungen ranh sind (siehe S. 229). Die Folge dieser Umbiegung wird sein, daß zunächst die äußerste Borstenreihe an dem Rüssel ansetzt. Da die Borsten bei ihrer Dicke nur in geringem Maße biegsam sind, werden sie ziemlich scharf beim weiteren Vordringen des Rüssels an diesem vorbeikratzen. Durch den starken Zug reißen endlich die Kutinlamellen zwischen den Borsten der ersten und zweiten Reihe in den Aufrißlinien und die erste Reihe kann weiter nachgeben. Mittlerweile berührt der Rüssel die zweite Borstenreihe, sie wird dieselben Prozesse durchmachen wie die erste, und so fort bis zur letzten. Ist dann der Rüssel soweit hineingeschoben, daß auch die letzten Borsten ihn berühren, so hat, wie man bei Versuchen unter dem Binokular leicht sehen kann, die Lippe durch den erweiterten Borstenzwischenraum eine wesentlich größere wirksame, d. h. kratzende Fläche als zuvor. Der Nutzen dieser Einrichtung scheint mir im folgenden zu liegen:

Durch die anfänglich geringere Schmiegsamkeit der Bürste ist ein scharfes Ansetzen derselben an den Rüssel garantiert. Das ist um so notwendiger, je weiter der Weg ist, den die Biene mit ihrem mit Pollen beklebten Rüssel von einer Blüte zur anderen zurücklegt, da dann leicht der Pollen durch Eintrocknen des Schleimes sehr fest an dem Rüssel haftet. Durch die nachträgliche Erweiterung des Zwischenraumes zwischen den Borsten ist aber eine größere Schmiegsamkeit des Ganzen gegeben und damit die wirksame Fläche ver-

größert. Ich kann der Lippe keinen „kaum nennenswerten Grad“ von Schmiegsamkeit zuschreiben, habe vielmehr in allen Fällen gefunden, daß sie höchst schmiegsam ist. Nach der oben gegebenen anatomischen Beschreibung ist das ja auch verständlich.

Durch mehrmaliges Aus- und Einschieben des Rüssels kann man, wie schon Hildebrand beschrieben, die Narbenöffnung ganz mit Pollen anfüllen. In der Natur kommt ein solches mehrmaliges Ein- und Ausschieben desselben Rüssels nur ausnahmsweise vor, da die bestäubenden Insekten im allgemeinen ihn nur einmal in dieselbe Blüte stecken (Hildebrand, S. 56 Anm.). Wir werden weiter unten sehen, daß ein einmaliges Hineinstecken des pollenbeladenen Rüssels auch zur Befruchtung genügt. Bringt man einen Griffel durch Druck von unten aus seiner Ruhelage, so gelangt er nach Aufhören des Druckes sogleich wieder in dieselbe. Der Sitz dieser Elastizität liegt nach Wittrock in dem Gelenk. Neben diesem Gelenk scheint mir aber auch die Elastizität des Konnektivkegels dazu beizutragen, den Griffel wieder in die Ruhelage zu bringen. Es ist leicht einzusehen, daß die Federwirkung der elastischen Konnektivlappen die kratzende Wirkung der Lippe verstärken kann. Bedingt wird diese Federwirkung der aus einer Zellschicht bestehenden Konnektivlappen durch die allseitige Verkorkung ihrer Membranen und durch besondere Versteifungen derselben.

Beim Herausziehen des Rüssels aus der Blüte wird die Lippe mit dem vorher darauf abgelagerten Pollen gegen den Schleimring gepreßt. Betrachtet man eine solche Blüte einige Zeit nachher, so sieht man den Pollen vollständig von der Schleimmasse aufgenommen. Diese hat natürlich dadurch eine entsprechende Volumzunahme erfahren und füllt so fast die ganze Öffnung aus. In dem Schleim, der als Keimbett dient, keimen die Pollenkörner alsbald aus, so daß man sie auf Schnitten leicht in allen Keimungsstadien finden kann (siehe auch Hildebrand, S. 55).

Über die biologische Funktion der Lippe habe ich folgende Versuche angestellt: Am 29. 5. 13 wurden 19 Blütenknospen von 15 verschiedenen Pflanzen des Gartenstiefmütterchens durch Gazesäcke abgeschlossen. Am 2. 6. 13 wurden sieben davon durch je einmaliges Einführen eines mit Pollen beladenen Haares bestäubt. (Es wurde dabei so verfahren, daß der beim Herausziehen des „Rüssels“ an demselben haftende Pollen zur Befruchtung der nächsten Blüte benutzt wurde.) Da es in der Zeit häufig sehr stark regnete, lagen bald die Blüten mit ihren Gazesäcken am Boden. Am 6. 6. 13 wurden alle Blüten entblättert. Die künstlich bestäubten Blüten hatten alle sehr deutlich Frucht angesetzt, die sich selbst überlassenen hatten das ebenfalls alle getan, aber die meisten nur schwach, und keine so

stark wie die bestäubten. Der Versuch wurde wiederholt. Diesmal wurden die umhüllten Knospen an daneben gesteckten Stäben befestigt. Am 9. 6. 13 wurden 19 Knospen eingehüllt und am 13. 6. 13 davon sieben Blüten bestäubt wie beim ersten Versuch. Am 16. 7. 13 wurden alle abgeschlossenen Blüten geerntet. Die sieben bestäubten Blüten hatten alle Frucht angesetzt und zeigten in bereits trockenem Perikarp 35, 27, 23, 11 (vertrocknet), 43, 11 und 41 große braune Samen. Von den 12 nicht bestäubten Blüten hatte keine Frucht angesetzt. Aus den Versuchen geht hervor, daß ein einmaliges Einführen eines mit Pollen beladenen „Rüssels“ eine Blüte vom Gartenstiefmütterchen befruchten kann, und daß die Blüte im allgemeinen, d. h. wenn nicht starke Erschütterungen und Deformationen sie treffen, nicht imstande ist, sich selbst zu bestäuben.

In derselben Weise wie beim Gartenstiefmütterchen wurden auch mit *Viola tricolor vulgaris*, *V. gracilis*, *V. cornuta* Versuche mit künstlicher Bestäubung gemacht. Zunächst an abgeschnittenen Blüten. In allen Fällen konnte man unter dem Binokular deutlich die Wirksamkeit der Lippe beobachten. Dann wurden, wie beim Stiefmütterchen, auch bei *V. cornuta* Blütenknospen an der Pflanze umhüllt und später zum Teil künstlich in der beschriebenen Weise bestäubt. Der Erfolg war derselbe: Von fünf Blüten waren zwei bestäubt worden; sie waren die einzigen, die Frucht angesetzt hatten; nach 32 Tagen waren die reifen Kapseln bereits aufgesprungen, während bei den drei übrigen Blüten der Fruchtknoten noch genau so klein war wie bei den anderen noch unbefruchteten Blüten. Daß vor Insektenbesuch geschützte Blüten vom Stiefmütterchen und *V. cornuta* nicht ansetzen, hat schon H. Müller nachgewiesen (1897). Für die kleinblütige Form *V. tricolor arvensis* fand er jedoch trotz Absperrung Fruchtbildung. Derselbe Verfasser machte auch schon darauf aufmerksam, daß dieses Verhalten der verschiedenen Formen auf der verschiedenen Größe der Lippe¹⁾ und der Lage der Narbenöffnung zum unteren Kronblatt beruhe.

Wert bekommen diese Versuche erst durch den Gegenversuch. Er wurde aus technischen Gründen nur am Stiefmütterchen gemacht: Vermittels einer Lanzettnadel operierte man an einer frisch gepflückten Blüte die Lippe weg. Nach einiger Zeit, nachdem alle Blütenteile sich wieder in ihrer normalen Lage befanden, wurde die Blüte durch eine mit Pollen beladene Borste „bestäubt“, und zwar wurde die Borste zweimal nacheinander eingeführt. Nach dem Prozeß befanden sich nur am äußersten Rande der Öffnung einige Pollenkörner, hingegen

¹⁾ H. Müller nahm an, daß die kleinblütige Arvensisform keine Lippe habe, was aber schon von H. Krämer (1897) richtiggestellt wurde.

nicht auf dem Schleimring. Angesichts nun der für alle großlippigen Arten des *Tricolor*-Typs durch direkte Beobachtung festgestellten Kratzwirkung der Lippe werden wir nicht fehlgehen, wenn wir das Ergebnis des obigen Versuches, daß nämlich beim Fehlen der Lippe der untere Narbenrand von Pensée keine nennenswerte Kratzwirkung ausübt, auch auf die übrigen nicht daraufhin untersuchten großlippigen Arten übertragen. Nun haben wir aber oben gesehen, daß nicht die Existenz einer beweglichen Klappe allein das Abkratzen des fremden Pollens garantiert — denn beim Zurückziehen des Rüssels wurde kaum Pollen von ihm abgelöst. Es ist vielmehr eine ausgesprochene Kratzwirkung der Klappe dazu nötig. Das biologische Experiment hat somit das bestätigt, was wir auf Grund des anatomischen Befundes vermutet haben: Die lippenartige Klappe am unteren Rande der Narbenöffnung bei den Arten des *Tricolor*-Typs ist nicht nur von wesentlichem Einfluß für das Zustandekommen der Kreuzbefruchtung, vielmehr wegen ihrer durch die oben beschriebenen Borsten ermöglichten Kratzwirkung für diesen Zweck unentbehrlich. Die Arten aber, die auf Fremdbestäubung angewiesen sind — eben die großlippigen Arten — verdanken dieser Kratzwirkung ihre ausreichende Befruchtung überhaupt (siehe S. 240). Damit ist die im Anfang aufgeworfene Frage in dem Sinne beantwortet, daß die von Hildebrand zuerst gegebene Deutung der Veilchenlippe die richtige ist.

II. *Rydbergii*-Typ.

Im äußeren Bau der Blüte unterscheiden sich die Arten des *Rydbergii*-Typs von den besprochenen dadurch, daß hier die Blütenblätter die Geschlechtsorgane nicht so eng umschließen wie bei jenem. Die Narbenöffnung liegt daher nicht so nahe dem unteren Kronblatt wie bei *V. tricolor*. Deshalb ist auch die Bildung einer allseitig geschlossenen Pollenkammer nicht möglich. *V. Rydbergii* ist imstande, den Pollen vor Insektenbesuch zu entlassen, weil hier ein Teil der Konnektivklappen der unteren Staubblätter zurückgeschlagen und dadurch der Konnektivkegel eröffnet ist. Bei *V. biflora*, deren Blüteneinrichtung sonst ähnlich ist, deren Narbenkopf aber noch freier zutage tritt, fehlt diese Möglichkeit.

5. *Viola Rydbergii*.

Die Art hat ziemlich große weiße Blüten mit blauen Streifen und Flecken. Der Griffel gleicht dem der *Melanum*arten so, daß man ihn auf den ersten Blick dem *Tricolor*-Typ zuordnen möchte. Bei seitlicher Betrachtung (Fig. 8) geht der Narbenkopf allmählich in den Griffel über, so daß dieser erst im „Gelenk“ seine dünnste Stelle

erreicht, um sich dann mit breiter Basis dem dicht behaarten Fruchtknoten aufzusetzen. Bei Ansicht von unten (Fig. 8) erscheint der

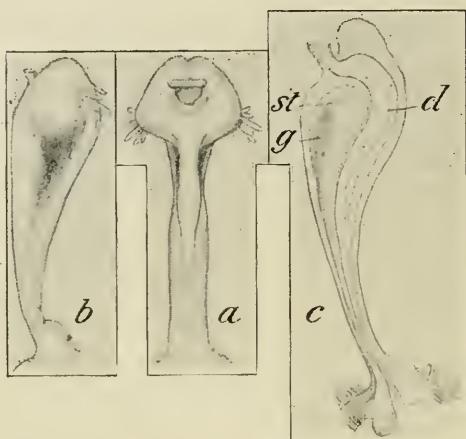


Fig. 8. *Viola Rydbergii*. Griffel mit Narbenkopf, a von unten, b von der Seite. Vergr. 16. c Längsschnitt durch den Griffel in der Symmetrieebene, c1 Innenkutikula, g verbreitertes Ende des Gefäßbündels, st (schräffiert) stärkeführende Region. Vergr. 20.

Kopf gegen den Griffel scharf abgesetzt; er ist gerundet dreieckig und trägt an der oben liegenden Ecke eine schwache Kerbe. In der Mitte des Kopfes bemerken wir bei derselben Ansicht einen halbkugeligen Vorsprung, der nach oben glatt abgeschnitten erscheint, umgeben von einer schmalen durchscheinenden dunklen Zone, wie wir sie beim *Tricolor*-Typ unter der Lippe kennen gelernt haben. Von einer Öffnung ist bei dieser Stellung nichts zu sehen. Erst wenn man das Ganze von vorn sieht, bemerkt man an der oberen

Seite des Vorsprunges die Narbenöffnung. Die beiden basalen in gleicher Höhe liegenden Ecken des dreieckigen Kopfes tragen einzellige steife Haare, ähnlich wie bei *V. tricolor*, und sind hohl. Dicht unter dem Kopf ist der Griffel stark seitlich zusammengedrückt, wird dann basalwärts etwas breiter und verläuft in gleicher Breite bis zum Fruchtknoten, so daß er von unten gesehen am Gelenk mehr als doppelt so breit ist als bei seitlicher Ansicht. Einen Längsschnitt durch einen erwachsenen Griffel in der Symmetrieebene stellt Fig. 8c dar. Der halbkugelartige Vorsprung entpuppt sich jetzt als Röhre, die nach oben offen ist und die vordere Öffnung des Griffelkanals darstellt, der sich, enger werdend, in den Fruchtknoten hineinzieht. Eine eigentliche Narbenhöhle, wie bei *V. tricolor*, ist also hier nicht vorhanden. In Taf. VIII, Fig. 1 sehen wir das vordere Ende des Kanals stärker vergrößert. Schon auf den ersten Blick finden wir eine Ähnlichkeit mit Bildern, die wir vom *Tricolor*-Typ her kennen. Auch hier sind Wände von Epidermiszellen in der charakteristischen Weise verdickt. Die Kutinisierung erstreckt sich auf die Seitenwände; die Stellen, an denen mehrere Zellen zusammenstoßen, sind auch hier am stärksten verkorkt. Doch ist die Größe und Anordnung der Zellen eine andere. Schon die Epidermiszellen, die direkt unter der Röhre und über normalem Gewebe liegen, sind charakteristisch verdickt und

senkrecht zur Oberfläche verlängert. Darauf folgen in der Richtung auf die Öffnung einige Zellen — entsprechend dem Gelenk der Lippe —, die länger und flacher sind, darauf in zunehmender Größe kutinisierte Schlauchzellen, ähnlich denen der Lippe von *V. tricolor*. Auch hier entstehen durch Degenerieren der nicht verkorkten Zellenwände borstenähnliche Bildungen. Ganzt ähnlich verhält sich der übrige Narbenrand. Ein Unterschied liegt nur darin, daß nach dem oberen Rand zu die Gelenzkellen fehlen, so daß die Zellen der Epidermis hier ohne Übergang zu Zellen der Röhre werden; auch hier wie am unteren Rand sind die Zellen der Epidermis über dem normalen Gewebe ein Stück weit senkrecht zur Oberfläche verlängert und stark kutinisiert. Der Innendurchmesser dieser Röhre beträgt in der Symmetrieebene nur etwa $35\text{ }\mu$, ist dagegen etwas länger in lateraler Richtung, so daß eine Ellipse entsteht. Degenerierendes Gewebe haben wir auch hier; es ist in der Figur schraffiert. Die Folge der Degeneration, vielleicht auch einer besonderen Schleimabsonderung vor derselben, ist eine Ausfüllung des Röhreninneren und der angrenzenden Partie des Griffelhohlraumes mit Schleim. Es ist gut möglich, daß diese Röhre dieselbe Funktion hat wie die Lippe des *Tricolor*-Typs. Sie ist elastisch gebaut und daher wohl imstande, mit den Borsten Pollen vom Insektenrüssel abzukratzen. Versuche hierüber habe ich nicht gemacht.

Die Innenkutikula (cf. Fig. 8c) ist auch hier in ihrer ganzen Ausdehnung abgelöst und zeigt beim Übergang in den Fruchtknoten die charakteristische Verdünnung. Wie bei den besprochenen Arten geht auch bei der *V. Rydbergii* ein Gefäßbündel in der unteren Wand des Griffels nach vorn (g Fig. 8c). Doch teilt es sich bei dieser und den folgenden Arten nicht an seinem oberen Ende wie das Krämer für *V. tricolor* nachgewiesen hat. In seinem ganzen Verlauf, besonders an seinem gespreizten Ende, ist es von Zellen umgeben, die eine auffällige Menge von Stärkekörnern enthalten (st Fig. 8c), soweit, daß bis auf die Zellen der beiderseitigen Epidermen alle Stärke führen. Es ist gut möglich, daß diese Anhäufung von Stärke bei der Bildung des Schleimes verbrancht wird, in dem die Pollenkörner keimen, und der die Abhebung der Innenkutikula besorgt. Nachgewiesen habe ich den Schleim außer an der Öffnung nicht. Es ist aber möglich, daß er durch die Vorbehandlung verschwunden ist. Im Einklang mit der Schleimbildung steht die Tatsache, daß die Zellen der Innenepidermis im Kopf stark epithelartig ausgebildet sind. Basalwärts erfahren die betreffenden Zellen eine immer stärker werdende Streckung in Richtung der Griffelachse, um schließlich ca. dreimal länger als hoch zu sein.

6. *Viola biflora*.

Die andere hierher gehörige Art ist *V. biflora*. In seitlicher Ansicht (Fig. 9a) gleicht der Umriß ihres Stempels sehr dem der soeben beschriebenen Art. Auch hier erscheint der Griffel nach vorn keulig angeschwollen und sitzt nach einer knieförmigen Biegung mit breiter Basis auf dem hier kahlen Fruchtknoten. Die Ansicht von unten (Fig. 9b) zeigt hingegen eine wesentliche Abweichung gegenüber *V. Rydbergii*. Der Narbenkopf ist hier flach zweiläppig ausgezogen und mit einer Wölbung versehen, die dadurch zustande kommt, daß die Lappen nach vorn und unten etwas umgebogen sind, so, daß der Grund des dadurch entstehenden Sattels vorn tiefer liegt als hinten. Die Narbenöffnung (n Fig. 9) liegt am unteren Rande dieser handtellerförmigen Fläche, ist aber hier so klein, daß sie mit bloßem Auge schwer sichtbar ist.

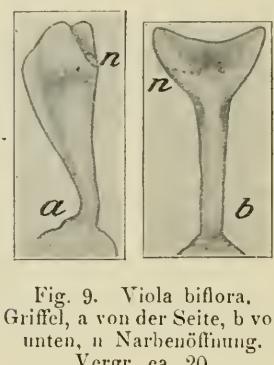


Fig. 9. *Viola biflora*.
Griffel, a von der Seite, b von
unten, n Narbenöffnung.
Vergr. ca. 20.

Ein Längsschnitt durch einen solchen Griffel zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit *V. Rydbergii*, so daß der dort gegebenen Beschreibung kaum etwas zuzufügen ist. Das gilt auch für die Ausbildung des Narbenrandes (Taf. VIII, Fig. 2). Auch hier beginnt die epithelartige Streckung der äußeren Epidermiszellen und ihre charakteristische Verkorkung oberhalb wie unterhalb der Öffnung schon dort, wo sie noch dem normalen Gewebe aufsitzt. Die durch die degenerierenden Zellen bzw. Membranen — deren Zahl geringer ist als bei *V. Rydbergii* — frei werdenden, kutinisierten Zellwände bilden auch hier eine kragenförmige Umrandung der Narbenöffnung. Die Zahl der den Kragen bildenden Zellen ist nicht so groß wie bei *V. Rydbergii*. Merkwürdig ist, daß die zum Peristom werdenden Zellen hier weniger schlauchförmig ausgebildet sind als die darunter liegenden Epidermiszellen, die ganz den Eindruck einer sich bildenden Lippe machen. Das alles hindert nicht, daß das Gesamtbild ein auffallend ähnliches ist, wie das aus einem Vergleich von Taf. VIII, Fig. 1 und 2 hervorgeht. Auch in der Ablösung der Innenkutikula und deren Verjüngung beim Übergang in den Fruchtknoten gleicht diese Art der vorigen. Die Zellen der Innenepidermis zeigen im Scheitelende einen vollkommen isodiametrischen Bau, um wie bei *V. Rydbergii* basalwärts länger zu werden.

Über die Kreuzbefruchtung dieser Art berichtet H. Müller 1881, S. 153. Die Blüten werden „hauptsächlich von Fliegen besucht und befruchtet, die von oben kommend ihren Rüssel unter dem hervorragenden Narbenkopf in den Sporn einführen. Dabei biegen sie den

um den Umdrehungspunkt drehbaren Griffel nach oben, öffnen damit den hier nur lose zusammenschließenden Hohlkegel der Antherenanhänge und bewirken dadurch, daß ihnen etwas von dem glatten pulverigen Pollen auf ihre nach oben gekehrte untere Rüsselseite fällt. In der nächstbesuchten Blüte streifen sie mit derselben Rüsselseite die kleine, schwach vorspringende Mündung an der Unterseite des Narbenkopfes und bewirken so regelmäßig Kreuzung.“

Die Verbreiterung des Narbenendes scheint mir bei dieser Art außer dem von H. Müller angegebenen Zweck (S. 234) hier noch den zu erfüllen, den Rüssel den richtigen Weg ins Blüteninnere und vor allem an der sehr kleinen Narbenöffnung vorbei zu führen, um so mehr, als der Narbenkopf von vorn durchaus den Eindruck einer flachen Rinne macht (siehe auch S. 256).

III. *Odorata*-Typ.

Eine Reihe von Arten, die zur Sektion *Nominium* gehören, und die ich im folgenden beschreiben will, möchte ich nach dem typischen Vertreter, *Viola odorata*, unter dem Namen *Odorata*-Typ zusammenfassen. Wir werden sehen, daß sich diese Gruppe in verschiedenen Punkten an die schon besprochenen Arten anreihet, derart, daß sie zusammen eine morphologische, anatomische und biologische Entwicklungsreihe darstellen. Gemeinsam ist den hier zu besprechenden Arten u. a. die morphologische Ausbildung des Griffels. Die Narbenöffnung sitzt nicht, wie z. B. bei *V. tricolor* oder *Rydbergii*, an einer kopf- oder keulenförmigen Anschwellung des Griffels, sondern am Ende einer Verjüngung des hakenförmig nach unten umgebogenen Griffelendes.

Außer den untersuchten Arten gehören nach Beschreibung und Abbildung von H. Müller (Alpenblümchen S. 151, 152) auch *V. arenaria*, *V. pinnata* und *V. canina* hierher.

7. *Viola Jooi*.

Dem äußeren Bau des Griffels nach ist am ähnlichsten den schon besprochenen Arten *V. Jooi*. Der Habitus des Griffels ist in Fig. 10a wiedergegeben. Der Fruchtknoten geht hier im Gegensatz zu den oben besprochenen Arten ohne scharfen Absatz in den Griffel über. Vom Gelenk an nach vorn ist er zunächst stielrund und gleichmäßig dick. Sodann erweitert er sich erst allmählich, dann stärker, um plötzlich mit einer leicht gewölbten Fläche aufzuhören. Am unteren Rande dieser Fläche, die in der Symmetrieebene eine flache Rinne trägt und in einen kurzen Schnabel ausgezogen ist, sitzt die Narbenöffnung. Ein Längsschnitt läßt die schnabelartige Ausbildung des

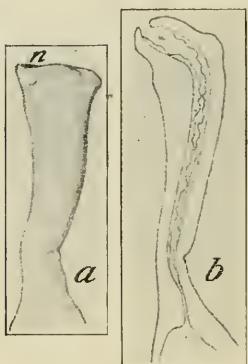
Griffelendes noch besser zutage treten (Fig. 10 b). Von besonderem Interesse ist für uns der Rand der Narbenöffnung. Schon ohne Färbung

sieht man an ihm bei etwas stärkerer Vergrößerung auf Schnitten zahlreiche schwach opaleszierende Stellen. Eine starke Rotfärbung dieser Stellen mit Sudan III zeigt, daß wir verkorkte Membranen vor uns haben. Die Rotfärbung erstreckt sich in nächster Nähe des Randes der Narbenöffnung auf alle Wände, nicht nur der Epidermis, sondern auch der beiden darunter liegenden Zellschichten, nimmt dann gegen den Griffel zu allmählich ab, um schließlich allein den Verlauf der an der ganzen Griffeloberfläche stark verdickten Epidermis anzudeuten. Taf. VIII, Fig. 3 stellt ein Stück eines solchen Längsschnittes aus der Nähe der Öffnung dar; die Schraffierung zeigt die Kutinisierung an. Die in der Zeichnung zu oberst gelegenen Zellen liegen der Öffnung

Fig. 10. *Viola Jooi*.
a Griffel, schräg von oben betrachtet, bei n die Narbenöffnung, ca. 12 fach vergr.
b Längsschnitt durch den Griffel, ca. 15 fach vergr.

am nächsten und sind am stärksten verkorkt. Dadurch, daß bestimmte Partien der Membran von der Verkorkung freibleiben, entstehen langgestreckte Tüpfel, die vielleicht den diosmotischen Verkehr vermitteln können (Haberlandt, Phys. Pfl.-Anat. 1909, S. 107). Schon an diesem Schnitt kann man sehen, daß die Verkorkung nicht regelmäßig von außen nach innen fortschreitet; denn an mehreren Stellen findet sich Korksubstanz ohne Verbindung mit der Kutikula. Einen besseren Einblick in die Verkorkung gewährt ein Querschnitt durch den Griffel in der Nähe der Öffnung (Taf. VIII, Fig. 4). Der Schnitt ist vor der Färbung durch Eau de Javelle seines Zellinhaltes beraubt und zeigt deshalb nur noch die — meist kutinisierten — Membranen. Die Tüpfel sind deutlich zu sehen. Da der Schnitt noch näher der Öffnung liegt, als die höchste Stelle von Taf. VIII, Fig. 3, so zeigt er mehr kutinisierte Wände als jener.

Taf. VIII, Fig. 4 erinnert stark an die Darstellung des „Kutikularepithels“ von Viscum (O. Damm, 1902). Die Entstehung ist in beiden Fällen eine sehr ähnliche, indem die unter der Epidermis gelegenen Zellen, zum Teil unabhängig von den äußeren Kutikularschichten, allseitig, d. h. bis auf einige Tüpfel, sich mit Korksubstanz umgeben. In beiden Fällen hat dieses Kutikularepithel — bei *Viola Jooi* ausschließlich — mechanische Funktionen zu leisten. Einen Einblick in die Entstehung der Verkorkung gewährt Taf. VIII, Fig. 5, die nach einem weiter von der Öffnung entfernten Schnitt gemacht ist; sie könnte



gerade so gut ein Entwicklungsstadium von Fig. 4 darstellen. Die Verkorkung ist am stärksten an der Oberfläche, dringt aber auch in die Seitenwände der Epidermiszellen ein, dabei dem Lauf der Mittellamelle folgend, wird stärker, wo mehrere Epidermis- und Grundgewebszellen aneinanderstoßen, greift dann auf die ersten Perikinalen und zum Teil auf die ersten Antikinalen des Grundgewebes über. Unabhängig davon finden wir weiter innen auf der zweiten Periklinale weitere Verkorkungszentren, von denen aus die Verkorkung längs der Mittellamelle in der weiteren Entwicklung allseitig fortschreiten würde, um so den Korkmantel um die Zellen zu schließen. Querschnitte durch den Griffel zeigen, daß an der ganzen Griffeloberfläche die Außen- und Seitenwände der Epidermis wie auch die Seitenwände der ersten subepidermalen Schicht in der besprochenen Weise kutinisiert sind. In vielen Fällen kann man an solchen Zellen an der dem Zellumen zugewandten Seite der Kutikularschichten die Zellulosemembran der Zellen bei Chlorzinkjodfärbung als violetten Streifen erkennen; in den allseitig verkorkten Zellen des Narbenrandes ist das meist nicht mehr möglich, dort ist die ganze Wand verkorkt. Die Innenepidermis des Griffels besteht aus länglichen Zellen, von denen am Rande der Narbenöffnung einige degeneriert sind. Dort erstreckt sich die Verschleimung auch noch auf einige tiefer liegende Zellen. In den übrigen Eigenschaften unterscheidet sich diese Art kaum von den bisher besprochenen. Die Innenkutikula löst sich ab, doch ist von dem die Abhebung verursachenden Schleim an den Schnitten nichts mehr zu sehen.

8. *Viola cucullata*.

Wie Fig. 11a und b zeigen, geht auch hier der Fruchtknoten allmählich in den Griffel über, erreicht am Gelenk seine dünnste Stelle, um sich bei Ansicht von unten zu einem zylindrischen Rohr zu erweitern, das alsbald eine schwache Aufreibung erfährt. Das apikale Ende bildet eine dreilappige Fläche, deren nach unten liegender Lappen etwas basalwärts herabgezogen ist, so daß die Kopffläche schräg von vorn aufgesetzt erscheint. An dieser unteren Ecke liegt die Narbenöffnung. Bei seitlicher Ansicht (Fig. 11b) erweitert sich der Griffel vom Gelenk an nach vorn stetig, um seine größte Breite in der Höhe der Narbenöffnung zu erreichen. Die gestrichelten Linien in Fig. 11b deuten den bei sagittalem Längsschnitt sichtbaren Verlauf des inneren Hohlraums an.

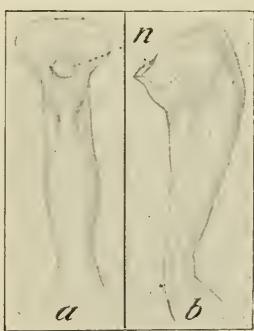


Fig. 11. *Viola cucullata*. Griffel, a von unten, b von der Seite, n Narbenöffnung. Die gestrichelten Linien deuten den Verlauf des inneren Hohlraums an. Vergr. 15.

Die Ausbildung des Narbenrandes zeige zunächst ein Längsschnitt durch eine mittelweit entwickelte Knospe. (Taf. VIII, Fig. 6.) Die Epidermiszellen der Außenseite werden gegen den Rand der Narbenöffnung zu kürzer und epithelartiger. Hierbei verhalten sich Ober- und Unterseite fast gleich, nur daß auf der Unterseite die Zahl der so umgestalteten Epidermiszellen größer ist. — Darin bildet diese Art einen Gegensatz zu *V. Jooi*, wo die Zellen des Narbenrandes in ihrer Gestalt keinerlei Änderungen zeigten. — Hand in Hand mit dieser Umgestaltung geht eine starke Verkorkung der Außen- und Seitenwände, die am Ende auch auf einige Periklinale übergreift. Beim Übergang nach innen wird die Kutikula plötzlich wesentlich dünner. Schon jetzt sieht man sie sich von der Innenepidermis schwach abheben. Die Zellen der Innen- und Außenepidermis zeigen mit Safranin eine dunklere Färbung, die nur an der Spitze auf einige der inneren Zellen übergreift und dort auch am stärksten ist. Abgesehen von dieser Veränderung ist von einer Degeneration nichts zu merken. Bei Schnitten durch offene Blüten kann man ganz ähnliche Bilder treffen; nur daß die Kutinisierung etwas weiter fortgeschritten ist, und die Innenkutikula sich etwas mehr abgehoben hat. Von degenerierenden Zellen ist dann unter Umständen nichts zu sehen. Schnitte durch andere, äußerlich nicht anders aussehende Griffel können hingegen ein etwas verändertes Bild geben. Es liegt da auf den verkorkten Zellen der Außenepidermis eine sich mit Chlorzinkjod stark blauviolett färbende Masse, die nur durch Verschleimung von Zellen entstanden sein kann. Schon bei dem Schnitt durch die Knospe fällt ein großer Stärkereichtum in allen Zellen des Griffels auf, der sich in erwachsenen Exemplaren noch steigert. Es ist möglich, daß auch hier die Stärke ähnlichen Zwecken dient, wie ich sie bei *V. Rydbergii* schon angedeutet habe. Die Stärkekörner selbst sind stäbchenförmig.

9. *Viola hirta*, *Viola odorata*, *Viola Riviniana*.

Im Bau und Anordnung des Griffels in der Blüte verhalten sich die drei Arten sehr ähnlich. Sie bilden eine Gruppe für sich, die sich aber in der oben gegebenen Reihenfolge den übrigen Arten des Typs gut anschließt. Der Griffel endet mit einer mehr oder weniger dem unteren Kronblatt zugebogenen Verjüngung, die am Ende die Narbenöffnung trägt. Diese ist etwas vom unteren Kronblatt entfernt. Die Insektenbestäubung dieser, wie wahrscheinlich die aller übrigen Arten des *Odorata*-Typs verläuft etwas anders als beim *Tricolor*-Typ: Der Insektenrüssel streift beim Einfahren in die Blüte an dem nach unten umgebogenen Griffelende vorbei und belegt dabei die Narbe mit Pollen (Knuth). Während aber bei *V. tricolor* und den verwandten Formen der Pollen von selbst aus dem Konnektivkegel fällt, auch ohne Zutun

des Insekts, ist hier nötig, daß der Insektenrüssel den Griffel ein wenig hebt. Dadurch fällt der Pollen aus dem Kegel auf den Rüssel, der durch die an der Narbe ausgeschiedene schleimige Flüssigkeit klebrig und zum Haften der glatten Pollenkörner geeignet gemacht worden ist (Mac Leod, zit. nach Knuth). Dieser Umstand, und daß die Narbenöffnung sich in einiger Entfernung vom Kronblatt befindet, bewirken, daß Selbstbestäubung unmöglich ist, wie das Sprengel für *V. odorata* und Darwin für *V. canina* bewiesen haben (letzterer zit. nach Knuth).

Die morphologischen und anatomischen Einzelheiten im Bau des Griffels dieser drei Arten mögen aus Folgendem ersehen werden.

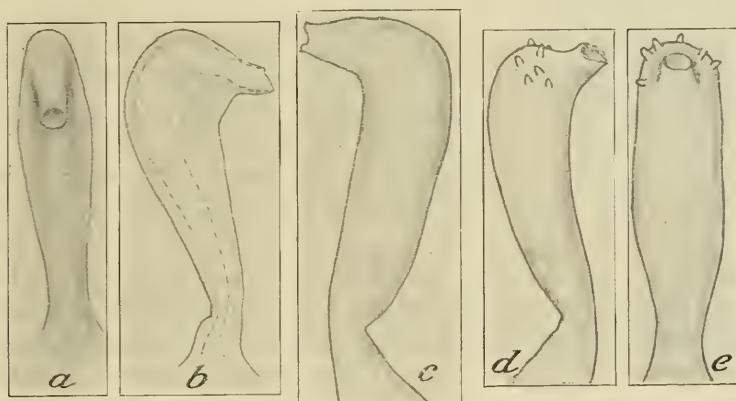


Fig. 12. a, b *Viola hirta*, Griffel von unten (a) und von der Seite (b).
c *V. odorata*, Griffel von der Seite. d, e *V. Riviniana*, Griffel von der Seite (d)
und von unten (e).

Viola hirta (Fig. 12 a, b). Den Griffel dieser Art kann man sich aus dem von *V. cucullata* entstanden denken durch Wegfall der dreieckigen schrägen Kopfplatte, was besonders deutlich wird, wenn man beide von der Seite sieht (vgl. Fig. 11). Der Griffel ist stark seitlich zusammengedrückt und verbreitert sich bei seitlicher Ansicht nach vorn stark. Der Schnabel bildet mit dem übrigen Griffel einen rechten Winkel. Die Außen- und Seitenwände der Außenepidermis des Griffels sind gleichmäßig stark verdickt. Am Rande ergreift die Kutinisierung mehrere Zellwände, jedoch bei weitem nicht so stark wie bei *V. Jooi* (Taf. VIII, Fig. 7). Der obere Rand zeigt solche verstärkte Kutinisierung nicht (Taf. VIII, Fig. 8). Die Verschleimung trifft nur wenige Zellen der Innenepidermis (in Taf. VIII, Fig. 7 punktiert gezeichnet). Dabei ist der Übergang von den normalen zu den degenerierenden Zellen sehr scharf. Die Innenkutikula hebt sich in ihrem ganzen Verlauf schwach ab. Auffällig ist an Längsschnitten die dicke Gewebepartie

unterhalb des Griffelrohres, das in Fig. 12b durch die punktierten Linien angedeutet ist. Die Zellen der Innenepidermis sind im apikalen Teil des Rohres auf der Konvexität desselben fast isodiametrisch, erfahren aber basalwärts eine Streckung in Richtung der Griffelachse, um schließlich zwei- bis viermal so lang zu sein als hoch.

Viola odorata (Fig. 12c). Der Griffel geht allmählich in den Fruchtknoten über. Vom Gelenk an nach vorne erweitert er sich zu einem stielrunden, allmählich dicker werdenden Rohr, das am Ende unter Verjüngung eine scharfe Biegung gegen das untere Kronblatt macht. Die Außenepidermiszellen sind im vorderen Teil des Griffels allseitig kutinisiert. Die Kutinisierung des Narbenrandes ist wie bei *V. hirta*. Da aber die Degeneration eine größere Menge von Zellen des Narbenrandes trifft, wird hierdurch ein Peristom freigelegt, das wohl geeignet ist, Pollen vom Rüssel eines Insekts abzukratzen. Die Innenkutikula hebt sich nur am Kopf des Griffels stärker ab, im übrigen Verlauf desselben hingegen noch schwächer als bei *V. hirta*. Die Innenepidermis verhält sich wie bei jener.

Viola Riviniana (Fig. 12 d, e). Der Griffel ist dem von *V. odorata* sehr ähnlich. Nur ist hier der Schnabel kürzer und zeigt mehr nach vorn. Auf der Biegungsstelle trägt der Griffel mehrere ziemlich dicke, kurze Haare. Die Außenepidermis ist wie bei *V. hirta*, die Kutinisierung des Narbenrandes verhält sich ebenfalls wie bei den beiden anderen Arten. Da die Degenerierung denselben Umfang erreicht wie bei *V. odorata*, so wird auch hier ein Peristom freigelegt, das zum Kratzen geeignet ist; jedenfalls lagen bei einer bestäubten Blüte zahlreiche Pollenkörner auf dem umgebogenen, unteren Rand der Öffnung. Die Innenkutikula ist im basalen Teil des Griffels noch weniger als bei *V. odorata* abgehoben. Die Zellen der Innenepidermis sind auch vorn viel länger als hoch.

10. *Viola palustris*.

Der Griffel dieser Form schließt sich in seinem Bau eng an den von *V. Riviniana* an (Fig. 13). Seitlich etwas zusammengedrückt, erscheint er bei Profilansicht nach vorn etwas breiter als bei Ansicht von unten. Nach Bildung eines schräg verlaufenden Ringwulstes verjüngt er sich gegen die Narbenöffnung. Diese ist in der Symmetrieebene stark elliptisch gestreckt (vgl. Fig. 13a und b) und zeigt trotz der leichten Abwärtsknickung des Griffelendes vollständig nach vorn. Die Außen- und Seitenwände der Außenepidermis sind wie bei allen beschriebenen Arten stark kutinisiert und verdickt. Das gilt besonders von der Oberseite des Griffels, wo die immer langgestreckten Zellen wesentlich schmäler sind als unten. Auf Querschnitten sieht man denn ein Bild, das sehr an die Zahnbildungen der Epidermis bei *V. biflora*

und *Rydbergii* erinnert. Die Kutinisierung der Seitenwände der Epidermis ist leicht an tangentialem Schnitten zu studieren, an denen ein Stück der Epidermis erhalten ist. Man sieht dann senkrecht auf die Seitenwände. Diese sind von zahlreichen Kanälen durchbrochen. Bei radialen Schnitten sieht man auf die Seitenwände der Epidermiszellen; die Tüpfelkanäle erscheinen dann als feine Poren. Ähnliche Bilder kann man an anderen Formen des *Odorata*-Typs leicht erhalten. Der Rand der Narbenöffnung zeichnet sich vor allen untersuchten Arten dadurch aus, daß er hinsichtlich der Kutinisierung nicht im geringsten von den übrigen Zellen der Griffelepidermis abweicht (Taf. VIII, Fig. 2). Durch Degeneration der angrenzenden Gewebepartie wird aber ein kutinisiertes Peristom freigelegt. Die Zellen der Innenepidermis sind überall lang gestreckt. Die Abhebung der Innenkutikula ist gering, aber deutlich sichtbar.

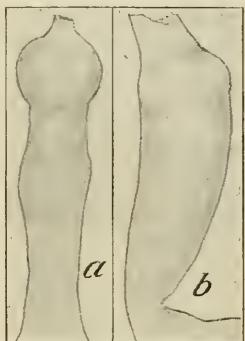


Fig. 13. *Viola palustris*.
Griffel, a von der Seite,
b von unten.

Ehe wir den *Odorata*-Typ verlassen, gilt es noch zu untersuchen, ob und inwiefern der Griffel bei diesen Arten für seine Funktion, Pollen von dem Insektenrüssel abzukratzen, anatomisch besonders ausgebildet ist. Der Mechanismus des Kratzens ist hier wesentlich anders als beim *Tricolor*- und *Rydbergii*-Typ. Dort war — am vollkommensten bei der ersten Gruppe — ein besonderer Kratzapparat in Gestalt der gegen den Griffel beweglichen Lippe vorhanden. Beim *Odorata*-Typ fehlt ein solcher Apparat. Für das Abkratzen kommt hier bloß der Rand in Betracht, und zwar nur der untere. Damit aber dieser untere Rand infolge seiner größeren Beanspruchung nicht abreißt und die Öffnung nicht deformiert wird, muß der ganze Rand der Narbenöffnung verstärkt sein. Eine solche allseitige Versteifung finden wir denn auch bei den meisten Formen. Am vollkommensten bei *V. Jooi*; bei der *V. hirta*, *odorata* und *Riviniana* umfassenden Gruppe ist nur der am stärksten beanspruchte äußerste Rand durch besondere Kutinisierung ausgezeichnet. Diese fehlt bei *V. palustris*, ist aber hier vielleicht nicht so vonnöten, da die Öffnung fast nach vorn liegt, und infolgedessen die Beanspruchung des Narbenrandes auf Zug geringer ist. Von der besprochenen Funktion des Narbenrandes kann aber beim Fehlen der Klappe nur dann die Rede sein, wenn dieser aus dem Niveau des Griffels heraustritt. Das tut er dadurch, daß er am Ende einer schnabelartig nach unten umgebogenen Verjüngung desselben sitzt. Ein solcher Schnabel wird aber beim Vorbeistreifen des Rüssels

als Hebelarm funktionieren und stellt daher an den Bau des Griffels besondere Ansprüche. Diesen mechanischen Anforderungen wird dieser nun gerecht durch eine starke Kutinisierung der gesamten Epidermis. Die Anforderungen werden um so größer sein, je mehr sich der Winkel, den der Schnabel gegen den übrigen Griffel bildet, einem Rechten nähert. Das tut er am vollkommensten bei *Viola odorata*. Wir sehen denn auch dort der größeren Beanspruchung gemäß die Epidermis des Kopfes allseitig kutinisiert. Damit haben wir festgestellt, daß auch der Griffel des *Odorata*-Typs für seine biologische Funktion besonders ausgerüstet ist.

IV. Hederacea-Typ.

11. *Viola hederacea* Labill.

Als letzte und in bezug auf den Griffel einfachste Art reiht sich an die übrigen *Viola hederacea* an. Hier liegt — eine Fortführung der Reihe *tricolor*, *Rydbergii*, *odorata* — der ganze Fruchtknoten samt den Staubgefäßern frei zutage (Fig. 14a). Der Griffel zeigt keinerlei

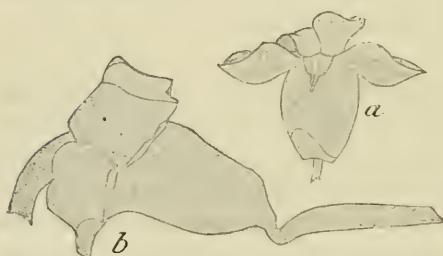


Fig. 14. *Viola hederacea*. a Blüte von vorn, schwach vergr., b Stempel von der Seite.

Anschwellung, sondern sitzt nach einer schwachen Verjüngung an dem gut ausgebildeten Gelenk als zylindrisches Rohr dem Fruchtknoten auf (Fig. 14b). Er ist auch nicht, wie bei sämtlichen übrigen Arten, gegen das untere Kronblatt gerichtet, sondern zeigt geradeaus nach vorn.

Daß eine solche Anordnung

in anderer Weise funktionieren muß als bei den schon besprochenen Arten ist klar. Wie sie funktioniert, weiß ich nicht, habe auch in der Literatur keine Angabe darüber gefunden.

In anatomischer Beziehung schließt sich der Griffel eng an den von *V. palustris* an: Die überall gleichmäßig stark verdickte Außenkatikula zeigt auch am Rande der Narbenöffnung keine Änderung in der Stärke der Kutinisierung. Wohl aber finden sich degenerierende Zellen, die sich durch farblosen Inhalt und Vergrößerung des Volumens auszeichnen. (Taf. VIII, Fig. 10.) So entsteht auch hier ein wenn auch nur schwach ausgebildetes Peristom.

D. Zusammenfassung und Schluß.

Schon oben wurde gelegentlich auf den Zusammenhang hingewiesen, in dem die einzelnen Typen und Arten untereinander stehen.

Jetzt, wo wir die untersuchten Arten in ihrer typischen Ausbildung überblicken, wollen wir noch einmal auf diese Beziehung eingehen.

Fassen wir gewisse Einzelheiten im Bau der Blüte ins Auge, so können wir die untersuchten Arten nach dem Grad der Ausbildung dieser Merkmale in eine Entwicklungsreihe einordnen. Die Merkmale, um die es sich dabei handelt, sind folgende:

1. Stellung der Blütenblätter zu den Geschlechtsorganen; damit zusammenhängend:
2. Ausbildung der Pollenkammer;
3. die Art des Ausstreuens des Pollens aus dem Konnektivkegel;
4. Ausbildung des Griffels:
 - a) Übergang des Fruchtknotens in den Griffel,
 - b) Ausbildung des Griffelendes,
 - c) Ausbildung des Peristoms,
 - d) Umfang und Lage des degenerierenden Gewebes,
 - e) Umfang der Schleimbildung und Bau der Innenepidermis,
 - f) Verhalten der Innenkutikula.

In der Tabelle S. 254/255 sind diese Merkmale in ihrer Beziehung zu den Hauptvertretern der einzelnen Typen zusammengestellt. Die nicht erwähnten Arten ordnen sich in der Folge, wie sie besprochen sind, der Entwicklungsreihe ein.

Wenn wir die einzelnen Horizontalreihen in der Richtung *hederacea-tricolor* durchgehen, so folgen wir dabei einer zunehmenden Differenzierung in der Ausbildung der einzelnen Merkmale. Dieser steigenden Kompliziertheit des Baues entspricht eine Vervollkommenung in der Anpassung an Insektenbestäubung, die entsprechend bis zur vollkommenen Abhängigkeit der Pflanzen vom Insektenbesuch führt. Das soll noch kurz erläutert werden.

Die einfachste Blüte, die wir deshalb der Urform am nächsten stehend ansehen können, besitzt *Viola hederacea*. Der gestreckte, einfache Griffel, der mit dem Fruchtknoten und den Staubblättern frei aus den am Grunde wenig zusammenschließenden Kronblättern herausragt, kennzeichnet die Blüte als primitiv. Dem entspricht auch sonst eine niedrige Anpassungsstufe. Denn sicher ist die kleine Narbenöffnung am Ende des Griffels schwerer von irgend einem Körperteil eines von oben, unten oder von der Seite kommenden Insekts zu treffen, als die von z. B. *V. tricolor*, die an der Stelle der Blüte liegt, die den einzigen normalen Zugang zum Blüteninneren darstellt. Es bedeutet also eine fortschreitend höhere Anpassung gegenüber *V. hederacea*, wenn bei den Arten des *Odorata*- und *Rydbergii*-Typs die Kronblätter sich mehr und mehr mit ihrem Grund zusammenschließen, so eine Art Röhre um die Geschlechtsorgane bilden, die die Zugangsmöglichkeiten zum Blüteninneren wesentlich herabsetzt und

	Tricolor-Typ	Rydbergii-Typ	
		V. Rydbergii	V. biflora
Stellung der Blütenblätter zu den Geschlechtsorganen.	Die Nägel der Kronblätter, vor allem der seitlichen und des unteren, umschließen die Geschlechtsorgane vollkommen.	Narbenkopf und Konnektivkegel sind freier sichtbar.	Narbenkopf und Konnektivkegel liegen ganz frei; ersterer vom unteren Kronblatt entfernt.
Ausbildung der Pollenkammer.	Pollenkammer gut ausgebildet.	Pollenkammer nicht so gut wie bei tricolor.	P o l l e n -
Art des Ausstreuens des Pollens aus dem Konnektivkegel.	Pollen wird schon vor Insektenbesuch ausgestreut.	Pollen kann schon vor Insektenbesuch ausgestreut werden.	Pollen kann nur durch Vermittlung des Inseks frei werden.
Ausbildung des Griffels.	a) Übergang des Fruchtknotens in den Griffel.	Der Griffel ist scharf gegen den Fruchtknoten abgesetzt.	Griffel deutlich gegen den Fruchtknoten abgesetzt.
	b) Ausbildung des Griffelendes.	Narbenkopf, der an der Unterseite eine Narbenöffnung trägt.	Wie bei tricolor, aber alles kleiner.
	c) Ausbildung des Peristoms.	Ober- und Unterseite verschieden; a oben einfaches Peristom aus verdickter kutinisierter Membran; b unten Lippe mit Membrangelenk.	Unterschied nicht so stark wie bei tricolor; a oben borstiges Peristom; b unten Borsten länger als oben, Gelenk.
	d) Umfang und Lage des degenerierenden Gewebes.	Viele Zellen des Narbenrandes, besonders der unteren Seite, degenerieren.	Wenige Zellschichten des Narbenrandes degenerieren.
	e) Bau der Innenepidermis und Umfang der Schleimbildung.	Alle Zellen der Innenepidermis sind senkrecht zur Oberfläche gestreckt. Starke Schleimbildung, besonders im Narbenkopf	Zellen im vorderen Teil epithelartig, basalwärts länger als hoch. Schleimbildung mäßig.
	f) Verhalten der Innenkutikula.	Innenkutikula hebt sich vollkommen ab.	Etwa wie bei Rydbergii.

Odorata-Typ			Hederacea-Typ
V. Jooi	V. odorata	V. palustris	
Wie bei <i>V. biflora</i> .			Die Geschlechtsorgane liegen vollkommen frei.

kammer fehlt bis zum Ende der Reihe.

Wie bei *biflora*.

Griffel geht ohne deutlichen Absatz in den Fruchtknoten über.

Griffelende mit Narbenöffnung \pm scharf gegen das untere Kronblatt herabgebogen.	Narbenöffnung am Ende des geraden Griffels.
Oberseite und Unterseite gleich; mehrere Zellagen unmittelbar an der Narbenöffnung kutinieren allseitig ohne Gestaltveränderung.	Geringer Unterschied zwischen Ober- und Unterseite; nur am äußersten Ende des Randes verkorken einige tiefer liegende Zellwände.

Die Degenerierung trifft gegen das Ende der Reihe immer weniger Zellen des Narbenrandes.

Streckung der Epidermiszellen und Sekleimbildung schwächer als bei Rydbergii.	Zellen fast überall viel länger als hoch, nur vorn an einer Stelle isodiametrisch. Schleimbildung?	Zellen alle langgestreckt.	Wie bei <i>palustris</i> .
Etwa wie bei <i>biflora</i> .	Innenkutikula hebt sich nur ganz schwach ab.		Etwa wie bei <i>odorata</i> , etwas stärker.

die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß die Narbe vom eingeführten Insektenrüssel berührt und so mit Pollen belegt wird. Die höchste Anpassung in dieser Hinsicht erreicht der *Tricolor*-Typ. Als weitere Anpassung, die ebenfalls eine zweckmäßige Verengerung des Blüteneinganges zur Folge hat, können wir auch die Ausbildung der Haarwülste am Grunde der seitlichen Kronblätter auffassen¹⁾. Die Einengung des Blüteneinganges bis auf eine Stelle in der Nähe des unteren Kronblattes hat aber nur dann Wert, wenn die Narbe an diese Stelle rückt. Das wird zunächst dadurch erreicht, daß die Achse des Stempels nicht wie bei *V. hederacea* nach vorn und vom unteren Kronblatt abgewandt verläuft, sondern sich diesem zuwendet. Wir finden diese Anpassung bei allen übrigen Arten, von *V. palustris* bis *V. tricolor*. Ein weiterer Vorteil, und deshalb eine weitere Anpassung, ist darin zu sehen, daß das Griffelrohr am Ende nach unten umgebogen ist, denn dadurch wird die Berührung mit dem darunter herfahrenden Insektenrüssel noch mehr gesichert (*V. palustris*, *Riviniana*, *odorata*, *hirta*). Bei dieser Anordnung bleibt die Möglichkeit offen, daß das Insekt seinen Rüssel seitlich des Griffelrohres in die Blüte einschiebt, wodurch die Bestäubung in Frage gestellt wird, zumal die Narbenöffnung oft sehr klein ist. Dieser Gefahr sind die höheren Glieder der Reihe dadurch begegnet, daß sie das Griffelende verdickt haben. Wo diese Anpassung am weitesten gegangen ist, beim *Tricolor*-Typ, ist tatsächlich durch diese Verdickung jeder andere Eingang zum Blüteninneren als der unterhalb des Narbenkopfes unmöglich gemacht.

Durch die eben genannten Anpassungen kommt unter dem Geschlechtsapparat ein allseitig geschlossener Raum zustande. Damit ist die Möglichkeit gegeben, den Pollen schon vor einem Insektenbesuch aus dem Konnektivkegel zu entlassen. Das hat den Vorteil, den eingeführten Insektenrüssel möglichst reich und allseitig mit Pollen zu beladen. So kam es zur Bildung der Pollenkammer. Wie das Ausstreuen der Pollen möglich wird, nämlich durch Bildung einer Lücke zwischen den beiden unteren Konnektivanhängen, wurde schon oben näher dargelegt. Die Ausbildung der Verdickung am Ende des Griffels verlegte die Narbenöffnung mehr und mehr in die Ebene des Kopfes. Zugleich fand eine weitere Annäherung des Kopfes an das untere Kronblatt statt. Wenn nun auch hierdurch die Sicherheit der Berührung der Narbenöffnung mit dem Insektenrüssel wächst, so steigt gleichzeitig damit die Gefahr der Selbstbestäubung, zumal durch die

¹⁾ Daß die Haare zugleich als Saftdecke (Sprengel) oder als Haltepunkt für die von oben kommenden Insekten (Delpino, zit. nach Ludwig, 1895) dienen können, ändert daran nichts.

Ausbildung der Pollenkammer. Damit ergibt sich die Notwendigkeit des Schutzes der Narbenöffnung gegen den eigenen Pollen. Das Peristom, das bisher nur kratzende Wirkung ausgeübt hat (hederacea-Jooi) und allseitig ziemlich gleich ausgebildet ist, übernimmt jetzt gleichzeitig den Schutz der Narbe vor dem eigenen Pollen. Zu dem Zweck wird zunächst durch allseitig stärkere Ausbildung des Peristoms ein Kragen rund um die Öffnung gebildet (*V. biflora*). Da aber die dem Blüteninneren zugewandte Seite der Narbenöffnung am meisten gefährdet ist, so ist eine Bevorzugung des unteren Randes dabei nur zweckmäßig (*V. Rydbergii*). Diese Bevorzugung wird um so notwendiger, je mehr sich die Narbe dem unteren Kronblatt nähert. Wir finden deshalb beim *Tricolor*-Typ den wirksamsten Schutz in Gestalt einer Klappe am unteren Rande der Narbenöffnung. Damit haben wir einen möglichen Faktor für die Bildung der Lippe ermittelt.

Wichtiger ist natürlich der andere. Er ergibt sich aus der Notwendigkeit einer möglichst sicheren Befruchtung und möglichst reichen Samenbildung. Denn während die weniger angepaßten Arten des *Odorata*-Typs sowie auch *V. biflora* sich bei mangelndem Insektenbesuch ausreichend durch Bildung kleistogamer Blüten vor Schaden gesichert haben, fehlt diese Blütenart den Arten des *Tricolor*-Typs. Diese sind also in hohem Maße auf Fremdbestäubung angewiesen. Nun ist aber nicht das Wegfallen der kleistogamen Blüten der Grund für die Ausbildung des komplizierten Kreuzbefruchtungs-Mechanismus gewesen. Vielmehr lag wohl die Sache so, daß nur die Pflanzen zugunsten einer ans irgend einem Grunde erwünschteren Allogamie auf Kleistogamie verzichten konnten, die imstande waren, einen so wirksamen Befruchtungsmechanismus auszubilden, daß jene bei eintretendem Insektenbesuch vollkommen gesichert war. Es ergab sich also für sie die Notwendigkeit, schon einen einmaligen Insektenbesuch so auszunützen, daß reiche Samenbildung ermöglicht war. Daß ein einmaliges Einführen des dank der Pollenkammer stark mit Pollen beladenen Insektenrüssels ausreichende Samenbildung ermöglicht, verdankt die Blüte, wie wir oben bewiesen haben, der Ausbildung der Bürsten am unteren Rande der Narbenöffnung. Bei *V. biflora* und besonders bei *V. Rydbergii* ist diese Bürste, wie oben beschrieben, anatomisch schon angedeutet. Diese Arten stellen somit das Bindeglied zwischen *Odorata*- und *Tricolor*-Typ dar.

Die übrigen Merkmale, wie gelenkartiger Übergang vom Fruchtknoten in den Griffel, Schleimbildung, Ablösung der Innenkutikula etc. verhalten sich, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, in ihrer fortschreitenden Differenzierung in der Richtung hederacea-tricolor ganz ähnlich wie die schon betrachteten. Auch sie stehen z. T. in direkt sichtbarem Zusammenhange mit einer fortschreitenden Anpassung an

die Sicherung der Kreuzbefruchtung. So können wir z. B. die reiche Schleimbildung beim *Tricolor*-Typ so verstehen; daß dadurch einer möglichst großen Zahl von Pollenkörnern ein Keimbett gegeben ist.

Wir können somit unsere Untersuchungen mit der Aufstellung folgender Hauptergebnisse abschließen:

1. Die untersuchten Arten stellen eine morphologische, anatomische und biologische Entwicklungsreihe dar mit stetigem Übergang von einfachen zu differenziert gebauten Blüten.

2. Die höchstdifferenzierten Blüten (*Tricolor*-Typ) stellen zugleich die höchste Anpassungsstufe dar.

3. Die höchste Anpassung ist zu suchen in der Ausbildung der Lippe als vollkommenes Kratzorgan (Bürste) und als Schutzmittel gegen Selbstbefruchtung (Klappe).

4. Die untersuchten Merkmale stehen größtenteils in innerem Zusammenhang, derart, daß eins das andere bedingt.

II. Teil. *Veronica*.

A. Einleitung.

Die Gattung *Veronica* besitzt entomophile Blumen mit verborgenem Honig. Unter den vielerlei Besuchern nehmen zwei einen Vorrang ein: Bienen und Schwebfliegen. Davon sind wieder für die ganze Gattung die letzten die wichtigeren, weil sie die regelmäßigsten Besucher fast aller untersuchten Arten darstellen. Wir finden daher bei einigen dieser Arten bestimmte Anpassungen an diese Dipteren, deretwegen man die Gattung *Veronica* in die blütenbiologische Unterklasse der Schwebfliegenblumen (Ds) eingeordnet hat.

Von den mancherlei Anpassungen interessieren uns hier in erster Linie die, die ermöglichen, daß die Staubfäden unter dem Druck, den das Insektenbein auf sie ausübt, sich nach abwärts bewegen, derart, daß die Antheren gegen den Bauch des Insekts schlagen: Das Gelenk der Staubfäden.

H. Müller schildert die biologische Einrichtung der typischsten Schwebfliegenblume, *Veronica Chamaedrys*, wie folgt (Befr. d. Bl. S. 285): „Eine unter dem Fruchtknoten sitzende, gelbliche, fleischige Scheibe sondert den Honig ab, der im untersten Teil der Röhre gehalten und durch Haare, welche von der Kronröhre ausgehen und ihn überdecken, gegen Regen geschützt wird. Die Blumen machen sich durch hellblaue Farbe und Gruppierung zu Trauben von weitem bemerkbar. Dunkelblaue Linien des Kronraumes und dessen helle Mitte

bezeichnen den anfliegenden Insekten die Honigfundgrube. Antheren und Narbe sind gleichzeitig entwickelt; der Griffel steht schräg abwärts gerichtet über der Mitte des unteren Blumenblattes, die zwei Staubgefäße stehen auseinander gespreizt rechts und links vor den seitlichen Blumenblättern; Bestäubung kann daher bei dieser Stellung der Geschlechtsteile nur durch Insektenvermittlung bewirkt werden. Da das untere Blumenblatt den bequemsten Anfliegeplatz bildet, so wird die Narbe meist zuerst von der Bauchseite des besuchenden Insekts berührt. Wenn dann das Insekt, um zu saugen, mit den Vorderbeinen am Eingange der kurzen Blumenröhre Halt sucht, so faßt es mit denselben regelmäßig die dünnen, leicht nach innen drehbaren Wurzeln der Staubfäden¹⁾ und ehe es sich versieht, hat es sich die Staubfäden unter dem Leib zusammengeschlagen und seine Bauchseite mit Pollen behaftet. So oft es dasselbe Verfahren auf einer anderen Blüte wiederholt, bewirkt es Fremdbestäubung und behaftet sich aufs neue mit Pollen.“

Eine so vollkommene Einrichtung zur Herbeiführung der Fremdbestäubung finden wir nun keineswegs bei allen Arten. Gibt es doch welche, die auf Fremdbestäubung fast vollkommen verzichtet haben, wie *Veronica alpina* und *V. bellidioides*, bei denen spontane Selbstbestäubung in den sich kaum öffnenden Blüten die Regel ist. Andere haben durch örtliche Entfernung von Antheren und Narbe, bzw. durch Dichogamie die Selbstbestäubung wenigstens erschwert oder auch unwahrscheinlich gemacht und sie nur als Nachblüteerscheinung bei ausbleibendem Insektenbesuch behalten. Eine dritte Klasse endlich, die oben geschilderte, hat sich durch noch weitergehende Anpassung an Insektenbesuch — eben durch die Ausbildung des Gelenkes — die Allogamie gesichert, ist aber dadurch auch vom Insektenbesuch abhängig geworden.

Was nun die Untersuchung der ganzen Gattung lohnend macht, ist der Umstand, daß wir hier, wie bei *Viola*, einen biologischen Apparat auf verschiedenen phylogenetischen Entwicklungsstufen vorfinden. Die untersuchten Arten lassen sich nämlich in eine Entwicklungsreihe einordnen, an deren Spitze *Veronica Chamaedrys* als die am vollkommenen angepaßte, an deren Ende etwa *Veronica arvensis* als ursprünglichste Form steht. Diese Entwicklungsreihe ist:

1. *Veronica Chamaedrys*, 2. *V. Tournefortii*, 3. *V. Teucrium*, 4. *V. gentianoides*, 5. *V. Beccabunga*, 6. *V. longifolia*, 7. *V. officinalis*, 8. *V. arvensis*, 9. *V. bellidioides*, 10. *V. alpina*.

¹⁾ Von mir gesperrt.

Davon wollen wir getrennt behandeln 1—5 als „Arten mit Gelenk“, 6—10 als „Arten ohne Gelenk“.

Das Material stammt z. T. aus dem Freien, z. T. aus dem hiesigen Botanischen Garten.

Aus dem Freien sammelte ich in der Umgebung von Münster *V. Chamaedrys*, *V. Tournefortii*, *V. Beccabunga*, *V. officinalis*, *V. arvensis*. Herr Professor Correns stellte mir selbst gesammeltes Alkoholmaterial von *V. bellidoides* und *V. alpina* freundlichst zur Verfügung. Die übrigen Arten stammen aus dem hiesigen Bot. Garten; von deren richtiger Bestimmung habe ich mich überzeugt.

Alles Material wurde in Alkohol fixiert und konserviert untersucht.

B. Spezieller Teil.

I. Arten mit Gelenk.

1. *Veronica Chamaedrys*.

(Biologische Literatur bei Knuth.)

Die Einrichtung der Blüte ist schon mit H. Müllers Worten beschrieben worden (S. 258). Fig. 15a zeigt ein Staubblatt derselben. Auf eine

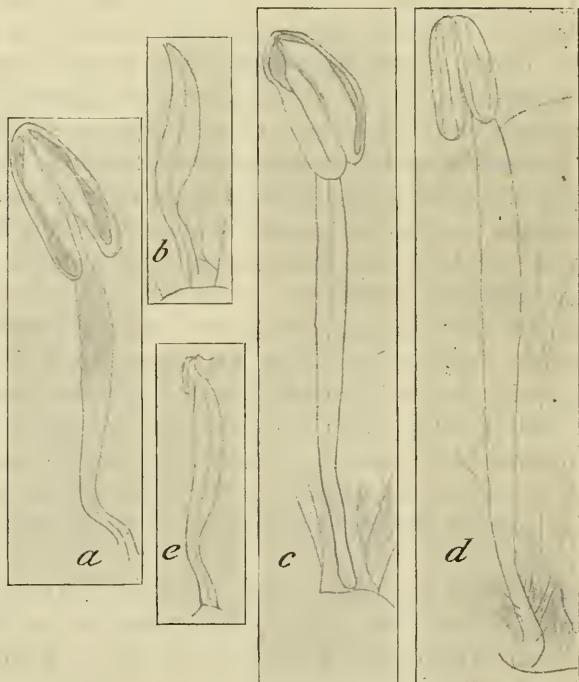


Fig. 15. Staubblätter von *Veronica*-Arten mit Gelenk: a *V. Chamaedrys*, b *V. Tournefortii*, c *V. gentianoides*, d *V. Beccabunga*. Vergr. ca. 9fach, nur a 15fach.

kurze Strecke mit der kurzen Kronröhre verwachsen, besitzt es gleich über der Verwachsungsstelle seinen kleinsten Durchmesser, biegt dann scharf nach außen um, um sich gegen das Ende allmählich zu verdicken. Etwas vor dem Ansatz der Anthere erreicht es seine dickste Stelle, um sich dann nach der Anthere zu plötzlich und stark zu verjüngen bis zum Ansatz an das Konnektiv, das um diese Stelle fast wie um ein Kugelgelenk beweglich ist. Die Maße des Filamentes in einem bestimmten Falle waren folgende: Gesamtlänge 4200 μ , Verwachsungslänge 230 μ , Durchmesser der dünnsten Stelle 120 μ , der dicksten Stelle 370 μ .

Die anatomische Untersuchung zeigt nun mancherlei Eigenartiges. Auf einem Querschnitt unterhalb der Verwachsungsstelle (damit bezeichnen wir die Stelle, bis zu der die Verwachsung mit der Kronröhre geht) fällt zunächst eine Unmenge großer Interzellularen im Kronblatt und vor allem im Grundgewebe des Filamentes auf. Die Verbindung zwischen der Epidermis und dem zentralen, das Gefäßbündel umschließenden Gewebe wird stellenweise nur durch radial

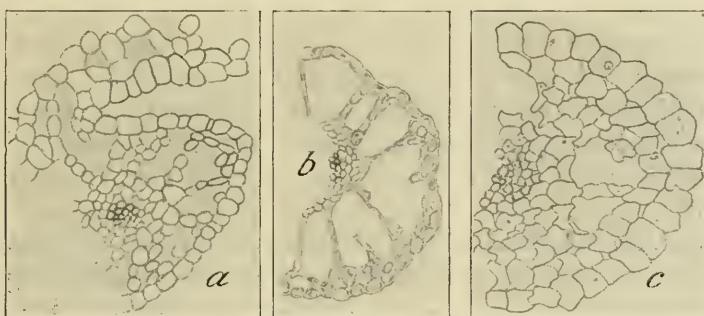


Fig. 16. *V. Chamaedrys*. a Stück eines Querschnittes durch das Filament einer älteren Knospe unterhalb der Verwachsungsstelle; Interzellularen schraffiert. Vergr. 150. b Querschnitt durch das Gelenk einer fertigen Blüte. Vergr. 150. c Querschnitt durch das Filament einer älteren Knospe etwas oberhalb der dicksten Stelle. Vergr. 150.

verlaufende Reihen einzelner Zellen bewerkstelligt. Fig. 16a zeigt einen Teil eines solchen Querschnittes. Das angrenzende Gewebe der Kronröhre ist hier, d. h. hinter dem Filamentgrunde, wesentlich, zweibis dreimal, dicker als in den übrigen Teilen der Krone. Die Filamente sitzen also auf einem starken Gewebepolster.

Von hier aus aufwärts gehend kommen wir an die dünnste Stelle des Filamentes. Das Querschnittsbild (Fig. 16b) hat sich hier nicht viel geändert. Der Umfang ist rund bis schwach elliptisch, die Interzellularen sind noch größer als unten; zwischen hnen bleiben nur noch wenige, ziemlich regelmäßig angeordnete radiale Zellreihen. Die Außen-

wand der Epidermiszellen ist etwas dicker als unten und beträgt 1 μ gegen 0,75 unten, die Größe der Epidermiszellen ist im ganzen Umfang dieselbe. Das Polster im Blumenblatt reicht auch noch in diese Höhe hinauf und zeichnet sich vor dem übrigen Kronblattgewebe durch seine ebenfalls verdickten inneren — dem Filament zu gelegenen — Epidermisaußenwände und durch den Mangel an Papillen aus, in die sonst überall die Epidermiszellen des Kronblattes vorgezogen sind.

Während nun das Gelenk in seiner inneren Ausbildung schon früh angelegt wird und in einer älteren Knospe sich von dem einer fertigen Blüte kaum unterscheidet, macht die dickste Stelle des Filamentes noch während des Aufblühens allerlei Veränderungen durch. Fig. 16c zeigt einen Schnitt, der aus einer älteren Knospe stammt und etwas oberhalb der dicksten Stelle gemacht ist. Die Zellen sind stark vergrößert, die Interzellularen — zum mindesten relativ — verkleinert, auch ist von der Regelmäßigkeit ihrer Anordnung, wie wir sie unten angetroffen haben, nicht mehr viel zu erkennen. Daß die Verdickung wesentlich durch Zellvergrößerung zustande kommt, geht schon daraus hervor, daß sich die Zellzahl der Epidermis auf dem Umfang nicht vermehrt hat. Sie beträgt im Gelenk wie an der dicksten Stelle etwa 43. Anders wird das nun in einer geöffneten Blüte. Die letzte Entwicklung gibt dem Filament seine endgültige Dicke; dabei entstehen im Inneren starke Zerrungen, die zu weitgehenden Deformationen des peripherischen Grundgewebes führen. Ein Bild dieses Vorganges kann uns Fig. 24 S. 271 geben, das ähnliches für *V. bellidoides* darstellt.

An einem Längsschnitt sieht man, daß die Interzellularen ein System von zusammenhängenden Röhren bilden, die, am regelmäßigsten unten ausgebildet, das ganze Filament durchziehen. Der

mittlere Teil des Filamentes besteht aus langgestreckten parenchymatischen Zellen, die die 10—12 zentralen Spiralgefäße begleiten. Solche Längsschnitte, besonders aber die Aufsicht auf die ganzen Filamente zeigen, daß diese in der Umgebung der dicksten Stelle eine stark papillöse Epidermis besitzen. Die Papillen sind dabei regelmäßig so gebaut, daß ihre höchsten Punkte basalwärts, dem Grunde des

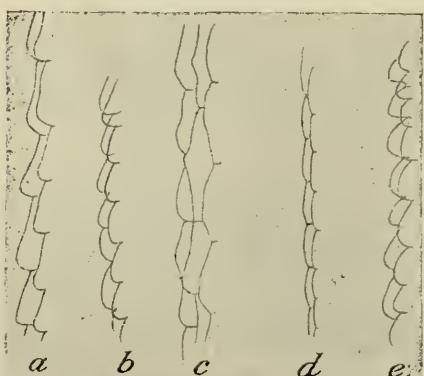


Fig. 17. Filamentpapillen von fünf verschiedenen *Veronica*-Arten; a *V. Chamaedrys*, b *V. Tournefortii*, c *V. Teucrium*, d *V. gentianoides*, e *V. Beccabunga*. Vergr. 125.

Filaments zu verschoben sind (Fig. 17a). Dadurch bekommt das Filament an dieser Stelle eine gewisse Rauhigkeit, wenn man vom Grunde gegen die Spitze darüber wegstreicht. Diese Rauhigkeit mag dazu dienen, den Insekten das Festhalten an den nach unten umgebogenen Filamenten zu erleichtern; denn sie ergreifen sie meist beim Saugen mit allen Beinen.

2. *Veronica Tournefortii.*

(Biolog. Lit. bei Knuth, außerdem O. Kirchner [1911].)

Im Bau der Blüte stimmt diese Art mit der vorigen gut überein. Die Staubfäden sind aber hier, nur schwach divergierend, nach vorn gerichtet, so daß das Insekt, wenn es sich auf die Filamente setzt, diese unter gleichzeitiger Drehung und Abwärtsbiegung im Gelenk einander so nähert, daß die Antheren unter seinen Bauch schlagen. Die Maße für das Filament, das Fig. 16b wiedergibt, sind folgende: Gesamtlänge 2700 μ , Verwachsungslänge 250 μ ; es bleiben daher an „beweglicher Länge“ 2450 μ , die dünnste Stelle hat einen Durchmesser von 125 μ , die dickste einen solchen von 450 μ .

Der innere Bau schließt sich dem von *V. Chamaedrys* vollkommen an. Die Interzellularen stehen in der Größe denen von *V. Chamaedrys* etwas nach. Die Wände der Epidermis sind an der Gelenkstelle ebenfalls verdickt (1,5 μ); ein Polster, wie es bei *V. Chamaedrys* beschrieben ist, ist auch hier, nur nicht ganz so stark, ausgebildet. An der dicksten Stelle des Filamentes ist wieder zunächst eine starke Größenzunahme der Zellen, verbunden mit einem relativen Rückgang der Interzellularräume, zu bemerken. Durch Ausstülpungen der Epidermiszellen an der dicksten Stelle entstehen auch hier sehr ausgeprägte Papillen von ähnlicher Ausbildung und Richtung wie bei *V. Chamaedrys*. (Siehe Fig. 17b.) Die Zahl der Epidermiszellen im Umfang betrug in einem bestimmten Falle im Gelenk 38, an der dicksten Stelle 43. — Ein Längsschnitt bestätigt das auf Querschnitten Gesehene. Die aus einer Zellage bestehenden Wände zwischen den Interzellularräumen bilden dann rosenkranzähnliche Zellreihen. In erwachsenen Blüten tritt auch hier die für *V. Chamaedrys* beschriebene starke Zerrung im dicksten Teil des Filamentes ein. Sie führt zur Bildung riesiger Interzellularen, während das Gelenk von solchen nachträglichen Änderungen unberührt bleibt.

3. *Veronica Teuerium.*

Im Juni 1913 überwachte ich bei dieser Art öfter den Insektenbesuch im hiesigen Botanischen Garten. Ich beobachtete Schwebfliegen, Bienen und einmal eine kleine Hummel. Die Schwebfliegen setzen sich meist auf einen Staubfaden, der sich unter der Last des

Insekts herunterbiegt. Sie kriechen dann soweit vor, bis sie mit ihrem Rüssel den Nektar im Blütengrunde erreichen können, saugen und kehren dann um, um sich am Pollen gütlich zu tun. Mit ihren Rüsselklappen bearbeiten sie dabei die geöffneten Antheren so ausgiebig, daß nach ihrem Besuch kaum ein Pollenkorn mehr in den Antherenhälften zu finden ist. Bei dieser Operation kommen sie gelegentlich mit der Narbe in Berührung und können dabei mit gleicher Wahrscheinlichkeit Selbst- und Fremdbestäubung verursachen. Ich habe aber am 4. 6. 1913 morgens 10 Uhr hintereinander mehrere Schwebfliegen beobachtet, die alle von der Seite auf die Blüte flogen, Nektar saugten und Pollen raubten, ohne je dabei mit der Narbe in Berührung gekommen zu sein, so daß der Besuch für die Blüte nicht nur ohne jeden Nutzen, sondern sogar von Schaden war. Ebenso häufig beobachtete ich Bienen. Diese kommen unregelmäßig an die Blüte heran, indem sie über den Blütenstand hinwegkriechen. Dabei fassen sie oft nur das untere Kronblatt und saugen, während sie die Narbe zwischen den Beinen haben, Honig. Ebensooft ergreifen sie das untere und ein seitliches Kronblatt; gelegentlich fassen sie ein Filament und den Griffel und drücken sie sich gegen den Bauch oder ergreifen beide Filamente zugleich. Auf diese Weise verursachen sie Bestäubung; denn wenn sie nach Verlassen einer Blüte über diese hinweg zur nächsthöheren kriechen, kommen sie mit ihrer pollenbedeckten Unterseite in Berührung mit der Narbe dieser nächsten und bewirken, wenn sie schon empfängnisfähig ist, Geitonogamie, Fremdbestäubung aber, wenn sie auf einen anderen Blütenstand fliegen, da sie dann, nach ihrer Gewohnheit bei den untersten Blüten anfangend, zuerst Blüten im weiblichen Stadium antreffen. Doch ist auch Selbstbestäubung nicht ausgeschlossen.

Nach dem Gesagten tritt in der Blüte beim Besuch durch Schwebfliegen wenigstens ein normaler Gelenkmechanismus des Filamentgrundes, so wie wir ihn bei *V. Chamaedrys* sahen, nicht in Funktion. Da er aber, wie wir sehen werden, morphologisch und anatomisch ausgebildet ist, so bliebe zu untersuchen, ob nicht in ihrer Heimat, die mehr im Südosten liegt, die Blumen von anderen Insekten besucht werden, die ihn in ähnlicher Weise wie bei *V. Chamaedrys* und *Tournefortii* auslösen.

Die Dimensionen der Filamente (Fig. 16e) waren in einem bestimmten Falle folgende: Gesamtlänge 5000 μ , Verwachsungslänge 450 μ , mittlerer Durchmesser der dünnsten Stelle 165 μ , der dicksten 385 μ . An der Krone ist ein deutliches Polster vorhanden.

In ihrer anatomischen Ausbildung gleicht diese Art vollkommen den oben beschriebenen Arten. Ein Unterschied gegenüber *V. Tournefortii* läßt sich kaum feststellen. Die Querschnittsfigur des Filamentes ist rund bis gerundet viereckig oder elliptisch, in einem bestimmten Falle mit

Durchmessern von 150—165 μ . Die Wanddicke der Epidermiszellen des Gelenkes übertrifft die der übrigen Filamentzellen und beträgt ca. 1,5 μ . Ihr kommt die der Polsterepidermis gleich. Die dickste Stelle des Filamentes zeigt auch hier eine starke Vergrößerung aller Zellen, der während des Aufblühens wieder eine starke zentrifugale Zerrung folgt.

4. *Veronica gentianoides*.

Biologische Beobachtungen über diese Art habe ich in der Literatur nirgends gefunden, bis auf eine Angabe von Loew aus dem Berliner Botanischen Garten, der einen kleinen Käfer, *Anthrenus serophulariae*, auf der Blüte gefunden hat (zit. nach Knuth). Ich hatte im Mai 1914 Gelegenheit, im hiesigen Botan. Garten zahlreiche blühende Pflanzen dieser Art und ihren Insektenbesuch zu beobachten. Der bis 60 cm hoch werdende Stengel endet mit einem reichblütigen, ansehnlichen Blütenstand. Die blaßblauen, dunkler gestreiften Einzelblüten besitzen eine Schaufläche von ca. 11 mm Breite und 15 mm Höhe; sie sind im Grunde grün. Zahlreiche Haare schützen den Honig. Ich beobachtete zwei Sippen, eine kurz- und eine langgriffelige; bei der ersten ist der Griffel ca. $1/2$ so lang als die etwa 7 mm langen, im Grunde schrägabwärts gebogenen Filamente und zeigt mit seiner Narbe etwas nach oben. Die langgriffelige Form hat ihre Narbe etwa in der Höhe der Antheren. Da die Art aber (nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. Correns) selbststeril ist, so ist nur Fremdbestäubung von Erfolg. Die Filamente sind am Grunde stark verdünnt und sehr leicht beweglich. Die Insekten — meist Schwebfliegen von verschiedenster Größe — schlagen sich daher wie bei *V. Chamaedrys* immer, wenn sie von vorn auf die Blüte aufliegen, die Antheren unter dem Bauch zusammen, behaften sich so mit Pollen und verursachen bei beiden Formen Fremdbestäubung. Ähnlich arbeiten Bienen, die auch gelegentlich sich einfanden. Kleine Fliegen raubten nur Pollen.

Fig. 16d zeigt ein Staubblatt aus einer Blüte dieser Art. Die Gesamtlänge des Filamentes in einem bestimmten Falle betrug 7000 μ , die Verwachsungslänge 300 μ , der mittlere Durchmesser des Gelenkes 200 μ , der dicksten Stelle 475 μ . Der anatomische Aufbau des Filamentes ist etwas anders als bei den bisher besprochenen Arten. Fig. 18 gibt einen Querschnitt durch die Anwachsstelle wieder. Auch hier lockern viele Interzellularen das Grundgewebe stark auf. Doch sind sie nicht so regelmäßig wie bei den bisher besprochenen Arten. Dagegen ist die Wanddicke sämtlicher Zellen größer als bisher auf entsprechenden Schnitten. So beträgt bei der Epidermis die Dicke der Außenwand ca. 3,2 μ , die der Seitenwand 1,6 μ und die Wandstärke

der inneren Zellen $1,2 \mu$. Zu den zahlreichen Haaren, die als Saftdecke aus dem Blütengrund entspringen, kommen hier auch solche, die der

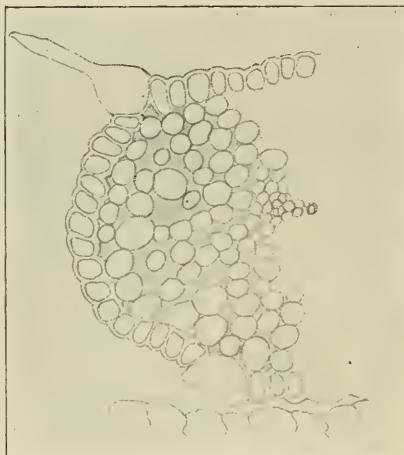


Fig. 18. *V. gentianoides*, Querschnitt durch das Filament unter der Ansatzstelle. Die Interzellularen schraffiert. Vergr. 150.

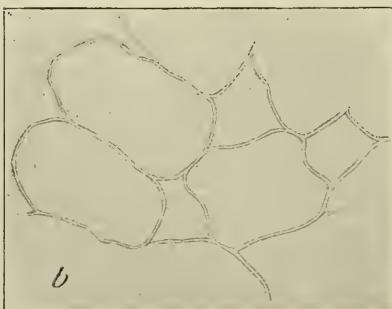
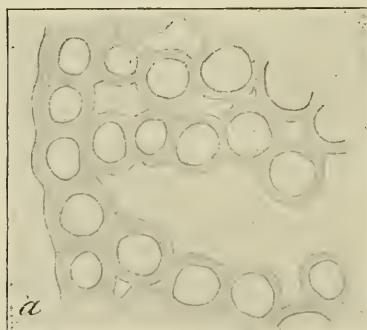


Fig. 19. *V. gentianoides*. Teil eines Querschnittes durch das Gelenk a und die dickste Stelle des Filamentes b. Vergr. 600.

Epidermis des unteren Filamentendes entstammen. Das Polster ist auch hier an der Krone stark ausgebildet. Im Gelenk nimmt nun die Wandstärke aller Epidermis- und Grundgewebszellen zu, und zwar beträgt jetzt ihre Wanddicke für die Außenwand der Epidermis ca. 4μ , für die Seitenwände 3μ , und für die Wände des peripherischen Grundgewebes $1,5 \mu$. Fig. 19 gibt ein Stück eines Querschnittes durch ein solches Gelenk bei stärkerer Vergrößerung. Der Übergang in der Wandstärke von den verdickten Grundgewebszellen zu den dünnwandigen, die Gefäße begleitenden Zellen ist ziemlich scharf. Die Interzellularen zeigen eine ähnliche Anordnung wie die der Ansatzstelle. Fig. 19 b endlich zeigt ein Stück eines Querschnittes an der dicksten Stelle bei derselben Vergrößerung wie Fig. 19 a; die Zellen sind stark in allen Richtungen gewachsen und haben nur sehr dünne Wände (ca. $1,3 \mu$). Auch hier ist die Oberfläche der dicksten Stelle durch Ausstülpungen der Epidermisaußenwände papillös (Fig. 17 d). Doch sind die Papillen hier in der Längsrichtung nicht so vorgezogen, wie bei den bisher besprochenen Arten. Ein Längsschnitt zeigt vor allem, daß die Länge der Zellen im Gelenk am größten ist. Von dort aus nimmt sie nach unten etwas, nach oben stark ab.

5. *Veronica Beccabunga*.
(Literatur bei Knuth.)

Fig. 20 zeigt die Blüte in der Ansicht von vorn und oben. Die beiden Filamente ragen aus der geöffneten Blüte nach vorn, etwas divergierend, heraus und bilden mit dem Griffel drei „Anflugstangen“ (H. Müller). Schwebfliegen setzen sich in verschiedenster Weise auf die Blütenteile und verursachen Fremd- und Selbstbestäubung. Erstere am sichersten dann, wenn sie sich auf die drei „Anflugstangen“ setzen, weil sie dann die Narbe mit dem von einer anderen Blüte mitgebrachten Blütenstaub belegen. Bei dieser Manipulation biegen sich nach H. Müller die drei Anflugstangen herunter. Fig. 15e gibt ein Bild eines Staubblattes dieser Blüte,

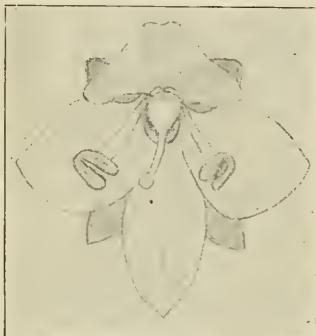
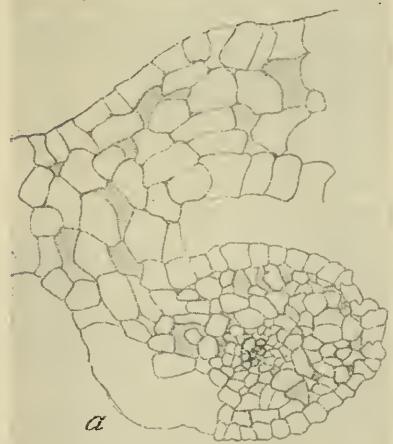
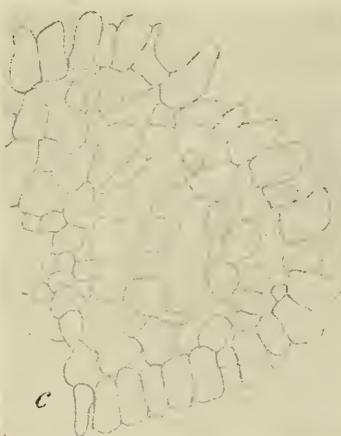


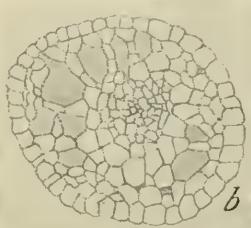
Fig. 20. *Veronica Beccabunga*. Blüte von vorn und oben.



a



b



c

Fig. 21. *V. Beccabunga*. Querschnitte, *a* durch die Ansatzstelle des Filamentes, *b* durch ein Gelenk mit z. T. gut ausgebildeten Interzellularen (schräffiert), *c* durch die dickste Stelle des Filamentes. Vergr. 150.

dessen Maße in einem bestimmten Falle waren: Gesamtlänge 3000 μ , Verwachslängen 150 μ , Durchmesser der dünnsten Stelle 110 μ , der dicksten Stelle 350 μ . Ein Polster fehlt. Anatomisch setzt *Veronica Beccabunga* die Reihe fort, die in der Richtung von *V. Chamaedrys* zu *V. gentianoides* eine fortschreitende Reduktion der Interzellularen zeigt. Fig. 21a stellt einen Querschnitt durch die Ansatzstelle des Filamentes dar: Unregelmäßig verteilte Interzellularen von höchstens Zellgröße sind charakteristisch für solche Schnitte. Sie bilden nicht wie sonst der Länge nach Röhren, die sich durch das ganze Filament ziehen; denn mit jedem Schnitt wechselt ihre Verteilung. Im Gelenk nimmt die Größe der Interzellularen nicht zu; man kann sogar Schnitte bekommen, in denen alle Interzellularen kleiner sind als Zellgröße. Interessant ist da der Schnitt Fig. 21b, der durch ein Gelenk derselben Art geführt wurde. Die eine Hälfte des Bildes zeigt kaum Interzellularen, während die andere Hälfte mit ihrem Interzellularenreichtum an die früher besprochenen Arten erinnert. Diese Interzellularen sind auf einer größeren Reihe von Schnitten zu verfolgen und stellen darum einen Ansatz zur typischen Interzellularröhrenbildung dar. Eine solche Ausbildung der Interzellularen habe ich in mehreren untersuchten Filamenten nur einmal gefunden. Das Grundgewebe der dicksten Stelle (Fig. 21c) ist äußerst locker, die Epidermis stark papillös (Fig. 17e). Zerrungen wie bei *V. Chamaedrys* und den anderen Arten kommen aber nicht vor. Die Zahl der Umfangszellen in einem bestimmten Falle war unten 45, oben 47.

II. Die Arten ohne Gelenk.

6. *Veronica longifolia*.

Bienen, die auf den langen, dichten und auffälligen Blütenständen von unten nach oben emporkriechen, und Schwebfliegen bewirken infolge der Proterandrie nach Knuth Fremdbestäubung, daneben aber auch Autogamie. Dasselbe beobachtete ich im Sommer 1913 an Pflanzen des Botan. Gartens in Münster.

Ein Staubfadengelenk ist nicht vorhanden, die Filamente sind deshalb steif. Fig. 22a zeigt ein solches Filament. Seine Gesamtlänge beträgt in diesem Falle 9000 μ , seine Verwachslänge 2000 μ , die dünnste Stelle oberhalb der Verwachsung hat einen Durchmesser von 240 μ , die dickste einen solchen von 325 μ . Fig. 23 stellt einen Querschnitt durch den unteren Teil des Filamentes dar. Nur bei ii finden wir zwei normale Interzellularen von mehr als Zellgröße, die beiden großen Hohlräume bei i' sind durch Auflösung (Zerreißung?) von Zellwänden entstanden. Diese Hohlräume bilden niemals so lange Röhren wie bei den Arten mit Gelenk. Auf Längs- und Querschnitten

bemerkt man im Inneren des zentralen Gefäßbündels einen Luftgang. Die dickste Stelle des Filamentes ist nur wenig dicker als der Grund

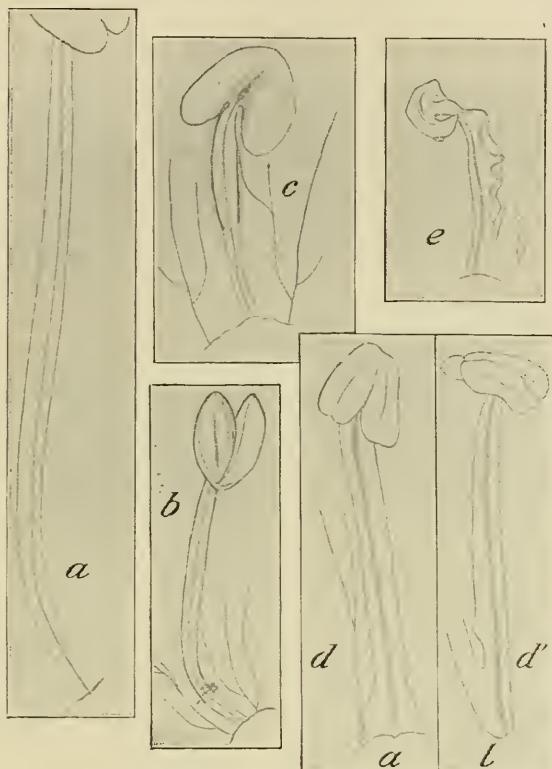


Fig. 22. Stanbblätter von *Veronica*-Arten ohne Gelenk: a *V. longifolia*, b *V. officinalis*, c *V. arvensis*, d, d' *V. bellidoides*, e *V. alpina*. Vergr. ca. 9, nur c 28.

und kommt durch Zellvergrößerung und Zellvermehrung zustande; denn hier finden wir 50 Zellen im Umfang, unten nur 41. Papillen an der dicksten Stelle sind nicht ausgebildet, dagegen macht sich im Gegensatz zu fast allen Arten mit Gelenk eine ziemlich auffällige Ungleichheit in der Zellgröße der Epidermis auf zwei entgegengesetzten Flanken des Filamentes bemerkbar, und zwar sind die Zellen, die an der Kronblattseite liegen, größer als die an der Stempelseite. Bei den Arten mit Gelenk

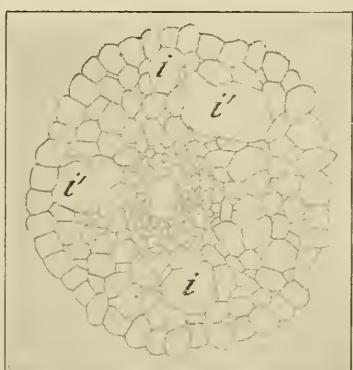


Fig. 23. *V. longifolia*. Querschnitt durch das Filament. Vergr. 150.

finden wir nur bei *V. Beccabunga* eine solche verschiedene Ausbildung der beiden Seiten. Die Wanddicke der Epidermis ist überall gleich und beträgt 1,5 μ . Ein Polster fehlt.

7. *Veronica officinalis*.

Die Blüten dieser Art werden von den besuchenden Insekten unregelmäßig berührt, wodurch Fremd- und Selbstbestäubung verursacht wird. Bei mangelndem Insektenbesuch ist spontane Autogamie gesichert. (H. Müller, Befr. S. 287.)

Der Staubfadenapparat zeigt alle für *V. longifolia* charakteristischen Eigenarten und unterscheidet sich nur durch die Dimensionen (Fig. 22b). In einem bestimmten Falle betrug die Gesamtlänge 3000 μ , die Verwachslängen 450 μ , d. h. $\frac{1}{7}$ der Gesamtlänge; der Durchmesser der dünnsten Stelle war 130 μ , der dicksten Stelle 225 μ . Auch hier fehlen an der Verdickung die Papillen der Epidermiszellen. Der innere Bau stimmt mit dem von *V. longifolia* überein. Auch hier kommen die dort beschriebenen Zerreißungen von Zellen vor, führen aber ebenfalls nicht zur Bildung längerer Hohlräume. Wie bei *V. longifolia* ist ein deutlicher Unterschied in der Zellgröße der Epidermis der Vorder- und Rückseite zu bemerken, der unten in der Nähe der Verwachungsstelle so groß ist, daß dort die Zellen an der Kronblattseite in den Querschnittsdimensionen die der Stempelseite um das Vierfache übertreffen. Der Unterschied geht ein Stück weit am Filament aufwärts, gleicht sich aber dann aus, besonders dadurch, daß jetzt auch die übrigen Zellen und damit der ganze Querschnitt an Größe zunehmen.

8. *Veronica arvensis*.

Die Art besitzt sehr kleine Blüten, die im ausgebreiteten Zustande eine Breite von nur 5 mm besitzen. Da die Griffel und Staubfäden gleich lang sind und dicht beieinander stehen, ist spontane Autogamie leicht möglich. Insekten können auch Fremdbestäubung vermitteln (H. Müller). Der Bau der Staubfäden ist, wie nach obigem zu erwarten (Fig. 22c). Die Gesamtlänge in einem bestimmten Fall betrug 850 μ , die Verwachslänge 350 μ , der Durchmesser der dünnsten Stelle 55 μ , der dicksten 90 μ . Im Inneren finden sich nur wenige, unregelmäßig angeordnete Interzellularen.

9. *Veronica bellidoides*.

Eine Alpenform, deren Blüteneinrichtung nach H. Müller (Alp. S. 269) „in jeder Beziehung tief unter *V. Chamaedrys*“ steht. Die Blüten werden nur spärlich besucht, und dann bald nach Selbst-, bald nach Fremdbestäubung befruchtet. Bei schlechtem Wetter tritt in den halbgeöffneten, homogenen Blüten spontane Autogamie ein. Fig. 22

stellt ein Staubblatt, von vorn d, und von der Seite d', dar. Bei Ansicht von vorn ist die Breite oberhalb der verbreiterten Ansatzstelle überall ziemlich gleich und beträgt etwa 400μ . In seitlicher Ansicht erscheint es oben und unten etwas dünner und hatte in einem bestimmten Falle an der dünnsten Stelle unten einen Durchmesser von 275μ . Die in der Fig. 22 kurz über der Verwachsungsstelle auftretende Verdickung ist, wie man auf Längsschnitten sehen kann, eine lokale Aufreibung der Epidermis, die durch deren stärkeres Wachstum entstand. Solche Höcker auf der Kronblattseite der Filamente sind häufig zu treffen. Die Gesamtlänge des Filaments in Fig. 22d beträgt 3700μ , die Verwachsungslänge 600μ . Ein Polster fehlt.

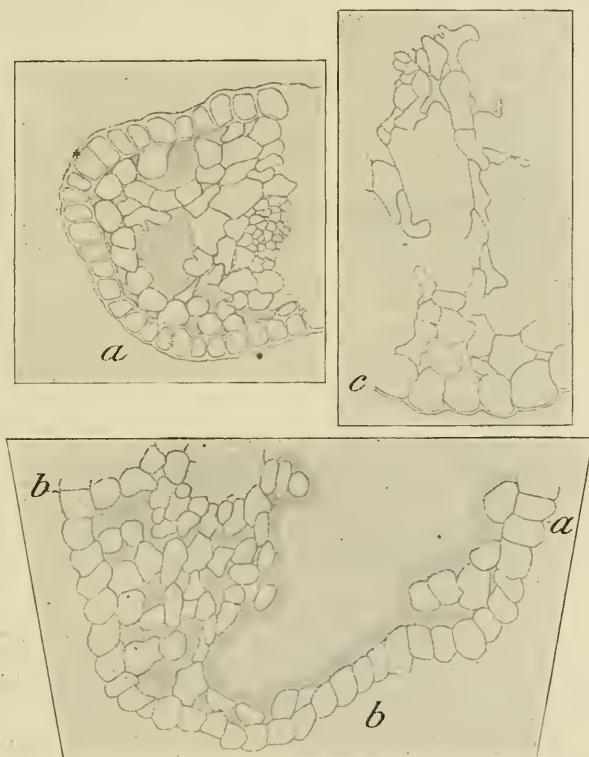


Fig. 24. *V. bellidiooides*. Querschnitte, a durch die dünnste Stelle oberhalb der Verwachsung mit der Krone, b durch die Mitte des Filamentes, c durch die untere Hälfte des Filamentes mit stark gezerrten Zellen. Vergr. bei a und b 150, bei c 300.

Ein Querschnitt durch die dünnste Stelle oberhalb der Verwachsung (Fig. 24a) zeigt unregelmäßig verteilte, verschieden große Interzellularen. Weiterhin fallen eigenartig verzerrte Zellen schon in diesem Schnitt auf. Die Epidermis ist allseitig verdickt und besitzt

an der Außenwand eine Wandstärke von fast 3 μ . Während der Querschnitt an dieser Stelle stark dorsiventral abgeplattet erscheint, gibt ein Schnitt durch eine höher gelegene Stelle, etwa aus der Mitte des Filamentes, ein fast kreisförmiges Bild (Fig. 24b). An der Kronblattseite erfüllt ein gewaltiger Hohlraum die eine Hälfte des Querschnittes, während an der gegenüberliegenden Seite das Grundgewebe als ein gleichmäßiges, sehr lockeres Parenchym ausgebildet ist. Man hat unwillkürlich den Eindruck, als ob Fig. 24b aus Fig. 24a so entstanden sei, daß die Epidermis der einen Seite anfang stark zu wachsen, bis dann der Zusammenhang mit den Grundgewebszellen nicht mehr ausreichte, um dem so entstehenden zentrifugalen Zug stand zu halten, so daß dann die Epidermis sich, gewissermaßen mit einem Ruck, von den Grundgewebszellen befreite, von denen nur einige den Zusammenhang mit ihr bewahrten. Dort, wo der zentrifugale Zug nicht ausreichte, um den Zusammenhang der Zellen zu zerstören, mußten dann starke Zerrungen auftreten. Daß solche in Wirklichkeit aufgetreten sind, geht deutlich aus Fig. 24c hervor, die eine solche Partie aus dem Querschnitt einer etwas tiefer gelegenen Stelle bei stärkerer Vergrößerung darstellt. Wenn die oben beschriebenen Rieseninterzellularen, die sich durch große Strecken des Filamentes hinziehen, auftreten, so liegen sie immer an der Kronblattseite. Wenn sie nicht auftreten, zeugen stark radial gezerrte Zellen dennoch von starkem zentrifugalem Zug. An solchen Stellen erinnert das Bild stark an die Querschnittsbilder der dicksten Stellen der Gelenkformen. Ein Unterschied in der Zellgröße der verschiedenen Seiten ist vorhanden, aber nur schwach zu erkennen. Ein Polster fehlt wie bei allen gelenklosen Formen. Papillen an der Epidermis des Filamentes finden sich nur auf der Kronblattseite.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt eine andere alpine Art, *Veronica alpina*.

10. *Veronica alpina*.

Nur selten wird diese Art nach H. Müller von Insekten besucht und befruchtet sich daher meist selber durch spontane Selbstbestäubung, wobei die Blüten geschlossen bleiben.

Fig. 22e zeigt ein Staubblatt dieser Art von der Seite. Seine Länge beträgt 2000 μ , davon sind 850 μ mit dem Kronblatt verwachsen. Ein Polster fehlt. Auf der Kronblattseite ist das Filament von zahlreichen Falten bedeckt. Das Ganze macht zunächst den Eindruck, als ob es sich um nachträgliche Schrumpfungen handele. Das Auftreten der Kräuselung ist aber zu allgemein, als daß man auf eine Schrumpfung schließen könnte; vor allem widerspricht aber die anatomische Untersuchung einer solchen Annahme. Die Falten sind so-

wohl Längs- wie Querfalten, so daß die Querschnittsbilder stets wechselnde Konturen zeigen. Fig. 25 a zeigt ein Stück eines Querschnittes. Die Interzellularen sind in Größe und Verteilung unregelmäßig. Deutlich ist der Unterschied in der Zellgröße der verschiedenen Flanken in der Figur zu erkennen. Das wird noch auffälliger in Längsschnitten (Fig. 25 b). Hier beträgt der radiale Durchmesser der Epidermiszellen an der Kronblattseite (a) das Dreifache der gegenüberliegenden Zellen. Die Entstehung der eigenartigen Furchen auf der Kronblattseite der Filamente können wir hier ebenfalls durch stärkeres Wachstum der betreffenden Epidermis erklären. Daß hierdurch im allgemeinen nicht große und lange Interzellularen entstanden sind, liegt vielleicht daran, daß bei *V. alpina* der Zusammenhang zwischen Epidermis und Grundgewebe stärker ist als bei *V. bellidioides*.

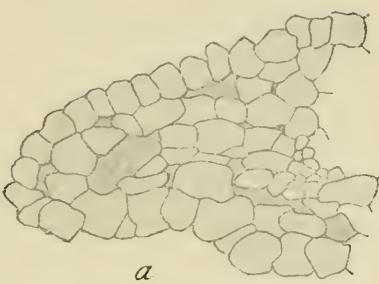
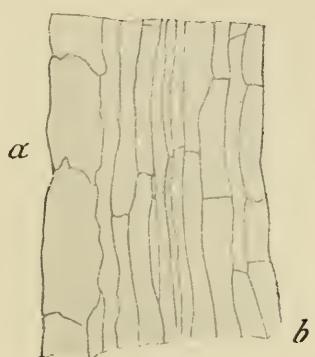


Fig. 25. *V. alpina*. a Stück eines Querschnittes durch das Filament (Interzellularen schraffiert) und b Stück eines Längsschnittes durch das Filament; bei a Kronblattseite. Vergr. 200.

C. Diskussion der Ergebnisse.

Unserer Aufgabe gemäß wollen wir jetzt untersuchen, in welchem Zusammenhang die soeben beschriebenen anatomischen und morphologischen Merkmale der *Veronica*-Blüten mit der biologischen Funktion der sie aufweisenden Blütenteile stehen. Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß wir auch hier wie bei *Viola* eine Entwicklungsreihe aufstellen können, in der die Merkmale in abnehmender Ausprägung auftreten, und zwar ist die Reihenfolge, in der die Ausprägung abnimmt, im allgemeinen die, in der wir die Arten besprochen haben (s. S. 259).

Das Hauptmerkmal für die Stellung einer Art in dieser Reihe ist der Grad der Biegsamkeit bzw. Drehbarkeit des Filamentgrundes.

An der Spitze steht nach den Angaben der Literatur *Veronica Chamaedrys* mit einem präzise funktionierenden Torsionsgelenk (siehe S. 260). Dasselbe finden wir bei *V. gentianoides*, nur ist hier die

notwendige Drehung der etwas mehr nach unten zeigenden Filamente nicht so stark. Weniger elegant, aber doch ausreichend, arbeitet das Biegungsgelenk von *V. Tournefortii* (s. S. 263). Von *V. Teucrium* und *V. Beccabunga* liegen keine Angaben über eine wesentliche Gelenkfunktion der Filamentbasis vor. Es sind aber wenigstens Biegungen bekannt, die unter Umständen auch eine Belegung des Insektenbauches mit Pollen zur Folge haben können (s. S. 264). Dabei bleibt dahingestellt, ob nicht *V. Teucrium* im Freien von Insekten besucht wird, die den anatomisch und morphologisch vorgebildeten Gelenkmechanismus in Bewegung setzen, die ich aber im Botanischen Garten nicht beobachten konnte. Alle übrigen Arten, von *V. longifolia* bis *V. alpina*, zeigen bei dem Besuch von bestäubenden Insekten keinerlei nennenswerte Biegungen der Filamente.

Die Funktion des Filamentgrundes als Gelenk, resp. die Steifheit des Filamentes, ist nun geknüpft an seine anatomische und morphologische Ausbildung.

Zum Verständnis dieses Zusammenhangs bedarf es einiger theoretischer Überlegungen:

Wir können die beschriebenen Bewegungen der Filamente physikalisch darstellen durch die Biegung resp. Torsion eines mit einem Ende befestigten elastischen Stabes, auf dessen freies Ende eine biegende resp. drehende Kraft wirkt. Da die Bedingungen für das Zustandekommen dieser Bewegungen zum Teil dieselben sind, so gilt das, was wir jetzt für die Biegung sagen, mutatis mutandis auch für die Torsion.

Die Senkung S des freien Endes eines solchen Stabes von der Länge L und dem Elastizitätsmodul E wird, wenn das auf das freie Ende wirkende Gewicht gleich P ist, ausgedrückt durch die Gleichung

$$S = \frac{L^3 P}{3q E}$$

Darin bedeutet q einen Wert, der vom Querschnitt des zu biegenden Stabes abhängt und bei kreisförmigem Querschnitt gleich $\frac{\pi}{4} R^4$, für einen Hohlzylinder gleich $\frac{\pi}{4} (R^4 - r^4)$ ist, wenn R den äußeren, r den inneren Radius des Hohlzylinders darstellen. Wenn wir nun den Elastizitätsmodul, als durch das Material gegeben, für konstant ansehen, und weiter annehmen, daß der Druck P immer derselbe ist, so hängt die Senkung, damit die Biegsamkeit des Stabes, ab von dem Wert $\frac{L^3}{R^4}$.

Weiter ist die Kurve, die die Achse des Stabes unter der Belastung darstellt, eine parabolische, so daß der Scheitel der Parabel im Befestigungspunkte liegt. Dort ist also die Krümmung am stärksten

und deshalb die Inanspruchnahme der Ober- und Unterseite auf Zug und Druck sowie die Gefahr des Einknickens am größten. Da aber infolge dieser starken Biegung die relative Verschiebung aus der Ruhelage in der Nähe des befestigten Endes am bedeutendsten ist, so ist die Zerrung des Stabes an der Anheftungsstelle sehr stark, so daß ein solcher Stab an seine Befestigung große Anforderungen stellt.

Wir finden also eine Reihe von Bedingungen, die erfüllt sein müssen, wenn für einen solchen Stab eine möglichst große Biegsamkeit und zugleich nach Aufhebung der Belastung ein möglichst sicheres Zurückgehen in die Ruhelage erreicht werden soll.

Betrachten wir nun den uns bekannten anatomischen und morphologischen Bau der Gelenkfilamente unter dem Gesichtspunkt dieser Bedingungen, so finden wir, daß ein großer Teil der Merkmale seine Erklärung als Anpassung an dieselben findet.

Wir verstehen jetzt das starke Gewebepolster, vermittelst dessen die Filamente aller mit ausgeprägtem Gelenk versehenen Arten an der Kronröhre befestigt sind, als Anpassung an die notwendige solide Befestigung. Die Verdickung der Epidermis im Gelenk erklärt sich jetzt so, daß die Pflanze dadurch einer Zerreißung des Filamentes an der bei der Biegung am meisten beanspruchten Stelle sowie der Gefahr der Einknickung begegnet. Beide Faktoren wirken auch in dem Sinne, ein sicheres Zurückgehen der entlasteten Filamente in die Ruhelage zu garantieren.

Wie nun für die Erreichung einer möglichst großen Biegsamkeit gesorgt ist, geht aus folgender Tabelle hervor, in der die Werte für $\frac{L^3}{R^4}$ als Maß der Biegsamkeit für die einzelnen Arten zusammengestellt sind¹⁾.

Art	R	L	$\frac{L^3}{R^4}$
1. <i>Tournefortii</i>	60	2450	1135
2. <i>Teucrium</i>	80	4550	2300
3. <i>Beccabunga</i>	55	2850	2530
4. <i>longifolia</i>	120	7000	1654
5. <i>officinalis</i>	65	2550	887
6. <i>arvensis</i>	45	500	30
7. <i>bellidoides</i>	140	3100	79
8. <i>alpina</i>	100	1150	15

¹⁾ Natürlich wurde für L nicht die Gesamtlänge, sondern nur die „bewegliche“, d. h. die um die „Verwachsungslänge“ verkürzte Gesamtlänge der Filamente benutzt. R ist der Radius an der dünnsten Stelle, die sich allein biegt. Der durch die Nichtberücksichtigung der dickeren Stellen gemachte Fehler wird für unseren Fall dadurch aufgehoben, daß alle Filamente solche unbiegsame Verdickungen in ungefähr gleicher relativer Ausdehnung besitzen.

Die Zahlen in der letzten Spalte zeigen nun zwar, daß die Senkung des freien Endes bei den Gelenkartigen im Durchschnitt wesentlich größer ist als bei denen mit steifem Filament, lassen sich aber nicht direkt verwerten; denn es kommt ja nicht auf die Größe des Weges an, den das freie Ende macht, sondern vielmehr auf die Größe des Winkels gegen die Ruhelage. Diese Winkel für die einzelnen Arten zeigt Fig. 26. Sie ist so gemacht, daß auf

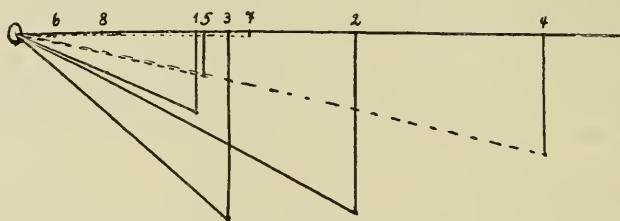


Fig. 26. Erklärung im Text.

der Horizontalen die „beweglichen Längen“ in Zentimetern abgetragen sind, und zwar vom festen Punkt in 0 an, so daß die Zahlen 1—8 die freien Enden der Filamente darstellen. Die vertikalen Strecken bedeuten die Senkungen der Endpunkte und sind im Verhältnis der Werte für $\frac{L^3}{R^4}$ aufgetragen. Verbindet man dann die Endpunkte der Vertikalen mit dem Punkte 0, so bildet der mit der Horizontalen eingeschlossene Winkel ein Maß für die Biegsamkeit der Filamente. Dann zeigt die Figur, daß die Winkel bei den Gelenkfilamenten (1—3) durchweg größer sind als bei den gelenklosen.

Nun zeigen die Überlegungen zwar, daß die Filamente von *V. Tournefortii*, *Teuerium* und *Beccabunga* infolge ihrer stärkeren Verdünnung am Grunde biegsamer sein müssen als die in der Tabelle darunter stehenden Arten, trotzdem diese zum Teil (*longifolia*) viel längere Filamente haben. Doch genügt die dadurch erzielte Erhöhung der Biegsamkeit noch nicht zur Erklärung der Leichtigkeit, mit der z. B. das Filament von *V. Tournefortii* nach unten umbiegt. Noch weniger können wir so die leichte Torsion des Filamentgrundes bei *V. Chamaedrys* und *gentianoides* erklären; denn für die Torsion ist der dem Ausdruck $\frac{L^3}{R^4}$ entsprechende gleich $\frac{L}{R^4}$, würde also relativ geringer ausfallen als bei der Biegung. Wir müssen also noch einen anderen Grund für die vorhandene große Biegsamkeit resp. Drehbarkeit der Gelenkfilamente suchen.

Wir könnten zunächst fragen, warum die Pflanze bei der konstatierten Verdünnung des Filamentgrundes stehen geblieben ist, trotz-

dem der notwendige Grad der Biegsamkeit noch nicht erreicht war. Theoretisch hätte sich ja die Biegsamkeit durch eine weitere Verdünnung des Filamentgrundes noch steigern lassen. Der Grund, weshalb das nicht geschah, ist leicht ersichtlich. Die Verkleinerung des Radius der dünnsten Stelle hat eine Grenze, und zwar ist die durch die Notwendigkeit einer bestimmten Elastizität gegeben; die würde aber durch eine weitere Reduktion des Querschnittes so sinken, daß sie nicht mehr imstande wäre, das Filament zu heben. Die Pflanze mußte also einen Weg finden, die Biegsamkeit zu erhöhen, ohne die Elastizität wesentlich zu vermindern. Dieser Weg bestand in der Bildung peripherischer Hohlräume im Filamentgrund. Das soll noch kurz erläutert werden.

Wegen seiner „neutralen Faser“ würde die Biegsamkeit eines Stabes nur sehr wenig erhöht werden, wenn wir ihn in der Mitte hohl machten. Denken wir uns aber aus einem Stabe von z. B. 4 mm Radius einen Hohlzylinder herausgebohrt mit den Radien 2 und 3,5 mm und nur für genügende Verbindung zwischen dem zentralen massiven und dem äußeren Hohlzylinder gesorgt, so würde dadurch der Wert q in der obigen Formel von 64 auf 30,5 herabgedrückt, also die Biegsamkeit auf das Doppelte erhöht werden.

Diese Erhöhung der Biegsamkeit wird nun bei den mit Gelenk versehenen Arten durch die zahlreichen Interzellularen in den peripherischen Teilen des Grundgewebes erreicht.

Am vollkommensten bei *V. Chamaedrys* (Fig. 15). In einem bestimmten Falle war auf einem Querschnitt durch das Gelenk dieser Art von dem Ring zwischen Epidermis und dem lückenlosen Zentralparenchym eine 3,5 mal so große Fläche von den Interzellularen eingenommen, wie von den in wenigen radialen Reihen verlaufenden Zellen. Da der Radius des annähernd kreisförmigen Gelenkes in diesem Falle gleich 4,25^P, der um die Epidermisszellhöhe verminderte 3,75^P, der des mittleren Zylinders 1,6^P betrug, so ergab sich unter Berücksichtigung der verstifenden Zellreihen für q ein Wert von 183,7, während der Wert für einen massiven Zylinder 320,3 betragen haben würde. Es ist also die Biegsamkeit fast auf das Doppelte erhöht. Da aber ebenfalls die Drehbarkeit mit der vierten Potenz des Radius sich ändert, so ist durch die Schaffung der peripherischen Interzellularen auch für die Erhöhung der Torsionsfähigkeit gesorgt. Die Elastizität des Ganzen hat sich aber, da bei diesen Änderungen im Bau des Filamentes der Durchmesser derselbe geblieben ist, nicht wesentlich vermindert.

Bei allen Arten mit steifem Filament fehlen, wie wir gesehen haben, die regelmäßig ausgebildeten großen Interzellularen im Filamentgrund. Wir werden also sagen müssen, daß die steifen Filamente

ihre Steifheit einmal ihrem geringeren Wert für $\frac{L^3}{R^4}$, dann aber auch dem Umstand verdanken, daß sie im allgemeinen nur sehr wenige und kleine Interzellularen besitzen, die niemals längere, gleichmäßig verteilte Hohlräume bilden. Dazu kommt noch, daß bei allen Arten mit steifem Filament die Verwachsungslänge wesentlich größer ist als bei denen mit Gelenk.

Die große Verwachsungslänge ist nun den meisten Scrophulariaceen eigentümlich; wir haben sie also gerade so wenig als sekundäre Anpassung anzusehen, wie den Mangel an Interzellularen. Die Arten mit steifem Gelenk sind demnach wenigstens in dieser Hinsicht primitiver. Das gilt aber auch von einigen anderen Merkmalen. Allen Arten ohne Gelenk fehlen die Papillen an der Verdickung der Filamente, die wir bei den Arten mit Gelenk wegen ihrer charakteristischen Form als Anpassung angesehen haben, die ein besseres Festhalten der Insekten ermöglicht. Die Verdickung selbst ist bei weitem nicht so stark wie bei den Arten mit Gelenk.

Bei den meisten Arten mit steifem, d. h. primitivem Filament, fanden wir eine mehr oder weniger starke Verschiedenheit in der Ausbildung der Epidermis auf zwei gegenüberliegenden Seiten, und zwar waren die Zellen auf der Kronblattseite des Filamentes mehr oder weniger auffällig größer, hauptsächlich in den Querschnittsdimensionen. Der Unterschied war am stärksten in der Nähe der Verwachsungsstelle. Die Arten mit Gelenk zeigten bis auf *V. Beccabunga* nie eine solche Verschiedenheit. Worauf dieser Unterschied beruht, ist nicht leicht zu sagen. Jedenfalls hängt er aber mit der Entwicklungsgeschichte des Filamentes irgendwie zusammen. So etwa, daß der Wachstumsreiz der stärker wachsenden Kronblattepidermiszellen sich der Kronblattseite des Filamentes mitteilte, so daß diese eine Tendenz zu stärkerem Wachstum bekam. Nehmen wir das an, so verstehen wir den eigenartigen Bau der Filamente von *V. bellidoides* und *alpina*, der ja, wie wir gesehen haben, auf stärkeres Wachstum der Epidermis der Kronblattseite zurückzuführen ist. Ein solcher Reiz konnte an dieser Stelle wirken, solange keine besonderen sekundären „Determinationsfaktoren“ (Roux) auf das Filament wirkten. Das geschah, so nehmen wir an, mit der Bildung des Gelenkes; denn ein damit in das Entwicklungsgeschehen des Filamentes neu eintretender Faktor bewirkte durch eine Wachstumshemmung, daß das Filament am Grunde dünner wurde. Damit mußte aber eine vorher bestehende Ungleichheit in der Größe der Epidermiszellen schwinden.

Als Faktoren, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Veronica* einsetzten, um aus gelenklosen Filamenten solche mit Gelenk zu bilden, können wir also folgende ansehen:

- a) Eine Entwicklungshemmung im unteren Teile des Filamentes.
- b) Eine Entwicklungsförderung im mittleren und oberen Teil desselben.
- c) Die Verkürzung der Verwachslänge.
- d) Die Bildung eines Polsters an der Stelle, wo das Filament mit dem Kronblatt verwachsen ist.
- e) Die Ausbildung regelmäßiger peripherischer Interzellularen besonders im Grunde des Filamentes.

Dazu kommt noch:

- f) Die Ausbildung von Papillen am mittleren und oberen Teil des Filamentes.
-

Verzeichnis der benutzten Literatur.

- Becker, W., Die systematische Behandlung der Formenkreise *Viola calcarata* und *lutea* (im weitesten Sinne genommen) auf Grundlage ihrer Entwicklungsgeschichte. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. 18, 1905, Abt. 2, S. 347.
- Violenstudien I u. II. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. 26, 1910, S. 1—44 und 289—390.
- Correns, C., Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochiablüte, zur Biologie und Anatomie der Salvienblüte, zur Biologie und Anatomie der Calceolarienblüte. Pringsheim, Jahrb. 1891, Bd. 22, S. 161—252 u. Taf. 4—8.
- Damm, O., Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotyledonen. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, 1902.
- Detlefsen, E., Über die Biegungselastizität von Pflanzenteilen, I und II. Arb. d. Bot. Instituts in Würzburg, herausgeg. von Prof. Dr. J. Sachs, Bd. 3, 1888, Heft 1, 1884, S. 144—187 u. Heft 3 (1887, S. 408—425).
- Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 6, S. 334.
- Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.
- Hildebrand, F., Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867.
- Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben. Leipzig 1888, 1891.
- Kirchner, O., Blumen und Insekten. Berlin und Leipzig, Teubner, 1911.
- Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, W. Engelmann. Bd. I, 1898; Bd. II, 1899; Bd. III, 1904, 1905. Letzterer herausgeg. von Loew und Appel.
- Krämer, H., *Viola tricolor* in morphologischer, anatomischer und biologischer Bedeutung. Diss., Marburg 1897.
- Lange, R., Über den lippenförmigen Anhang an der Narbenöffnung von *Viola tricolor*. Vorl. Mitteil. Ber. d. deutschen Bot. Ges., 1913, S. 268—274 mit Taf. 12.
- Ludwig, F., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart, F. Enke, 1895.
- Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig, Engelmann, 1873.
- Alpenblumen und ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig, Engelmann, 1881.
- Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. In Schenks Handb. der Botanik, Bd. I, S. 1—112. Breslau, E. Trewendt, 1881.
- Noll, Fr., Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte. Diss., Marburg 1883.
- Payer, J. B., Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.

- Porsch, O., Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie“. Österr. Bot. Zeitschrift 1905.
- Reichenbach, L., *Icones Florae Germanicae et Helveticae*, Vol. 3, Lipsiae 1838—1839.
- Roux, W., Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig 1912.
- Schwendener, Ges. Bot. Mitteil., Bd. II, 1898, S. 3—33.
- Sprengel, C., Das entdeckte Geheimnis im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793 (zit. nach dem Faksimiledruck von Mayer und Müller, Berlin 1893).
- Wittrock, V. B., *Viola Studier I. Morfologisk-biologisk och systematiska Studier öfver Viola tricolor*. Stockholm 1897.
-

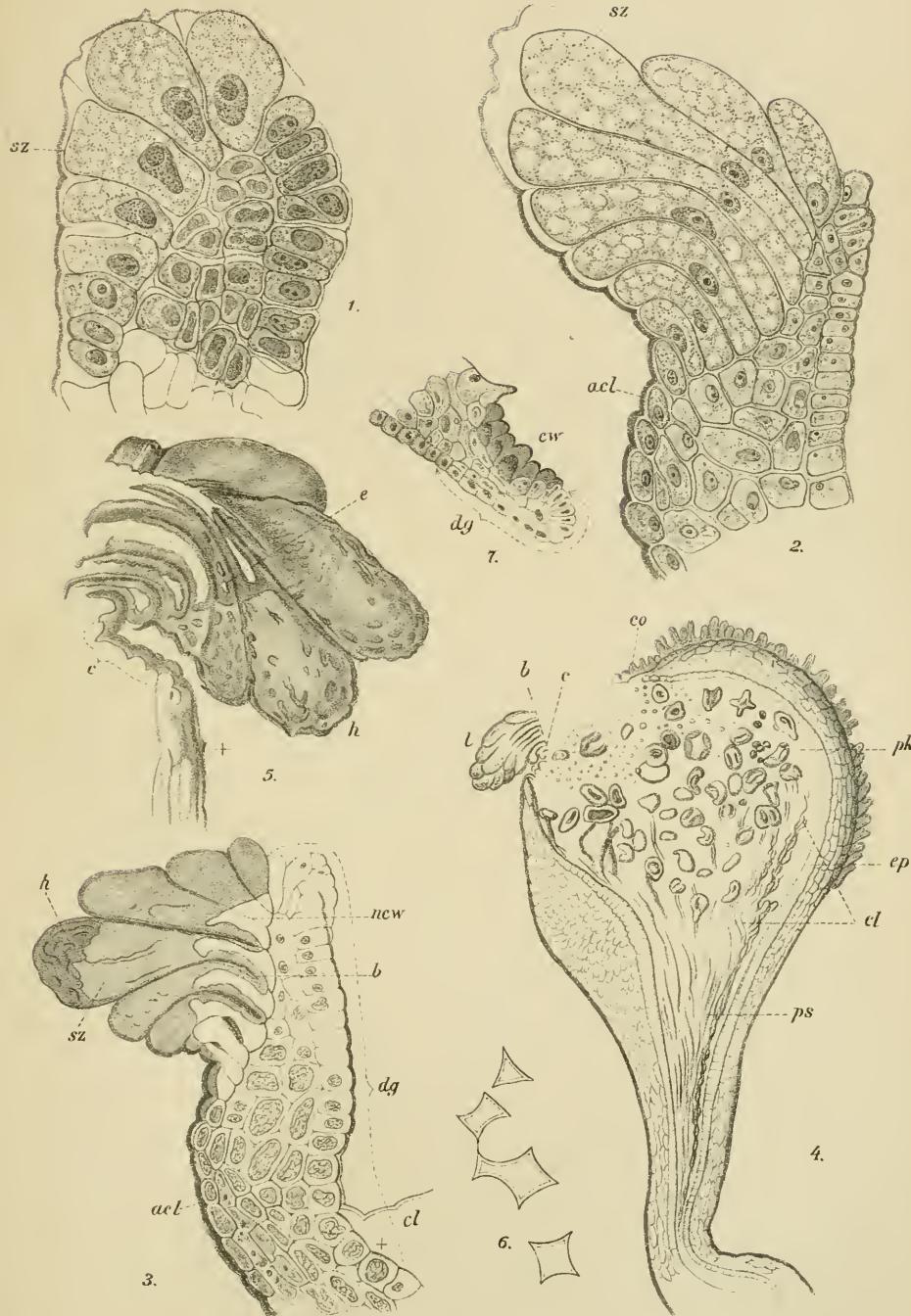
Erklärung der Tafelfiguren.

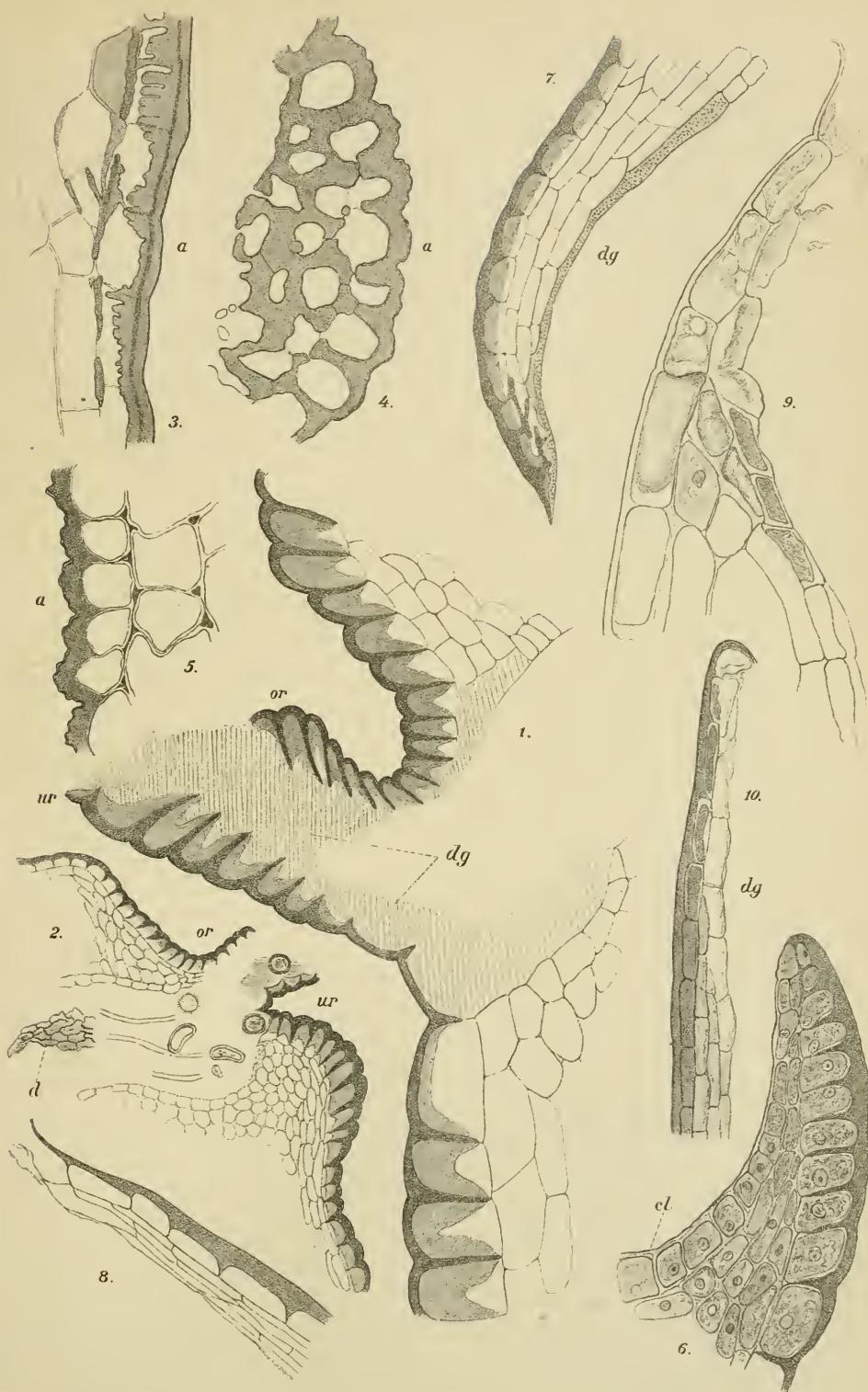
Tafel VII.

- Fig. 1. Radialer Längsschnitt durch den unteren Rand der Narbenöffnung einer sehr jungen Knospe von *Viola tricolor dunensis*. a äußere, i innere Epidermis, sz schlanchförmig verlängerte Epidermiszellen. Vergr. 600.
- Fig. 2. Der gleiche Rand auf einem etwas älteren Stadium. sz Schlauchzellen, ael äußere, verstärkte Kutikula. Vergr. 400.
- Fig. 3. Noch älteres Stadium nach Behandlung mit Eau de Javelle und Chlorzinkjod. Borstenbildung. b Borsten, h Höcker, teilweise in Flächenansicht, new nicht kutinisierte Wände der Schlauchzellen sz, ael stark verdickte äußere Kutikula, el sich loslösende innere Kutikula.
- Fig. 4. Vertikaler Längsschnitt durch den Griffel einer befruchteten Blüte von *Viola tricolor arvensis*. l Lippe, b deren Borsten, c Gelenkleiste aus kutinierten Membranresten, el losgelöste innere Kutikula, pk Pollenkörner, ps Pollenschläuche, ep epithelartig ausgebildete innere Epidermis, eo krägenförmiger Saum aus kutinierten Membranresten, darunter Reste von verschleimten Zellen. Vergr. 60.
- Fig. 5. Längsschnitt durch die Lippe einer befruchteten Blüte von *Viola tricolor dunensis*. h Höcker, e Aufrißlinie in der Seitenwand einer Lippenzelle, bei e' aufgerissen, c Gelenkleiste aus kutinierten Membranresten. Das ganze über + liegende Gebilde besteht aus solchen kutinierten Membranresten. Vergr. 200.
- Fig. 6. Querschnitt durch mehrere Borsten von *Viola tricolor dunensis*. Vergr. 400.
- Fig. 7. Entwicklungsstadium des oberen Randes der Narbenöffnung gegenüber der Lippe von *Viola tricolor arvensis*. cw kutinierte, erhalten bleibende Zellwände, dg degenerierendes Zellgewebe. Vergr. 214.

Tafel VIII.

- Fig. 1. Vertikaler Längsschnitt durch das vordere Ende des Griffelrohres von *Viola Rydbergii*. dg aus degeneriertem Gewebe entstandener Schleim. or oberer, ur unterer Rand der Peristomröhre. Vergr. 190.
- Fig. 2. Vertikaler Längsschnitt durch das vordere Ende des Griffelrohres von *Viola biflora*. el losgelöste Kutikula, or oberer, ur unterer Rand der Peristomröhre. Vergr. 190.
- Fig. 3. Stück eines Längsschnittes durch den Griffel von *Viola Jooi* aus der Nähe der Narbenöffnung. a Außenepidermis; die der Öffnung am nächsten liegenden Teile liegen in der Zeichnung oben. Die Schraffierung zeigt Kutinisierung an. Vergr. 370.





- Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch eine noch näher der Narbenöffnung liegende Stelle des Griffels von *Viola Jooi*. a Außenepidermis. Schraffierung wie bei Fig. 3. Vergr. 500.
- Fig. 5. Dasselbe in etwas größerer Entfernung von der Narbenöffnung. Vergr. 500.
- Fig. 6. Längsschnitt durch den unteren Narbenrand von *Viola cucullata* aus einer mittelweit entwickelten Knospe. cl Innenkutikula, die beginnt sich schwach abzulösen. Vergr. 370.
- Fig. 7. Längsschnitt durch den unteren Narbenrand von *Viola hirta*. dg degenerierende Innenepidermiszellen. Vergr. 370.
- Fig. 8. Längsschnitt vom oberen Rand. Vergr. 370.
- Fig. 9. *Viola palustris*, unterer Rand der Narbenöffnung im Längsschnitt.
- Fig. 10. Dasselbe von *Viola hederacea*.
-

Inhalt.

	Seite
Geschichte und Definition des Begriffes: „Biologische Blütenanatomie“	221
I. Teil. Viola	222
A. Einleitung	222
B. Technik	227
C. Spezieller Teil	227
I. Tricolor-Typ	228
a) Anatomie	228
1. <i>Viola tricolor</i> , einschließlich Pensée	228
2. <i>Viola cornuta</i>	235
3. <i>Viola gracilis</i>	236
4. <i>Viola declinata</i>	237
b) Biologie	237
II. Rydbergii-Typ	241
5. <i>Viola Rydbergii</i>	241
6. <i>Viola biflora</i>	244
III. Odorata-Typ	245
7. <i>Viola Jooi</i>	245
8. <i>Viola cucullata</i>	247
9. <i>Viola hirta</i> , <i>odorata</i> , <i>Riviniana</i>	248
10. <i>Viola palustris</i>	250
IV. Hederacea-Typ	252
11. <i>Viola hederacea</i>	252
D. Zusammenfassung und Schluß	252
II. Teil. Veronica	258
A. Einleitung	258
B. Spezieller Teil	260
I. Arten mit Gelenk	260
1. <i>Veronica Chamaedrys</i>	260
2. <i>Veronica Tournefortii</i>	263
3. <i>Veronica Teucrium</i>	263
4. <i>Veronica gentianoides</i>	265
5. <i>Veronica Beccabunga</i>	267
II. Arten ohne Gelenk	268
6. <i>Veronica longifolia</i>	268
7. <i>Veronica officinalis</i>	270
8. <i>Veronica arvensis</i>	270
9. <i>Veronica bellidoides</i>	270
10. <i>Veronica alpina</i>	272
C. Diskussion der Ergebnisse und Schluß	273
