

Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae.

Von

Carl Mönch, Straßburg.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Daß die Narbe mancher *Papilionaceae* durch eine eigenartige Struktur ausgezeichnet ist, die weit abweicht von dem, was sonst bei andern Narben bekannt ist, dürfte wohl erst durch die Studien der Blütenbiologen, insbesondere Hermann Müller und Delpino bekannt geworden sein. So gibt z. B. H. Müller bei *Anthyllis vulneraria* an:

„Streicht man mit der Narbe mit einigem Druck über ein Glasplättchen, so sieht man ihren Weg durch einen Streifen zäher Flüssigkeit, welche dem Glasplättchen anhaften geblieben ist, bezeichnet; bringt man sie nun mit Blütenstaub in Berührung, so bleibt derselbe so fest an ihr haften, daß er nicht leicht wieder abgestrichen werden kann. Ohne Zweifel geschieht dasselbe bei wiederholtem Insektenbesuch. Bei den ersten Besuchen gibt die Blüte Pollen an das Haarkleid der Unterseite des Besuchers ab; ist sie denselben los, so reibt sich bei neuen Besuchen die Narbe an der Unterseite des Insektes einen Teil ihrer zarten, mit zäher Flüssigkeit gefüllten Zellen offen und behaftet sich nun mit Blütenstaub, welcher der Unterseite des Insekts von früheren Blütenbesuchen her anhängt; so ist bei eintretendem Insektenbesuch Fremdbestäubung gesichert.“

Diese Zerreibbarkeit der Narbe erwähnt Hermann Müller auch bei anderen Papilionaceen, z. B. bei *Lotus corniculatus* und *Lathyrus pratensis*. Von diesen gibt er an, daß schon Delpino die erwähnte Eigenschaft bekannt gewesen und von ihm auch schon als Einrichtung zur Sicherung der Fremdbestäubung gedeutet worden sei.

Die anatomischen Ursachen solcher Zerreibbarkeit sind unseres Wissens zuerst von Jost (1907) festgestellt, und zwar bei *Lupinus albus* und *Cytisus laburnum*. Er zeigte, daß unterhalb der Kuppe der eng aneinanderschließenden Narbenpapillen in linsenförmigen

Räumen ein ölartiger Körper auftritt, der, wie wenigstens bei *Lupinus albus* sicher festgestellt wurde, zwischen Kutikula und Zellhaut der Papillen gebildet wird. Dieser ölartige Körper hebt die Kutikula ab und macht die Zellwand für die Zellinhaltsstoffe permeabel. Damit diese Stoffe wirklich exosmieren, dazu bedarf es der Sprengung der Kutikula, die durch die Sekretbildung selbst oder durch äußere mechanische Eingriffe bewirkt werden kann.

Es bleibt nun zu untersuchen, wie die übrigen Leguminosenarben sich anatomisch verhalten, und dies möge im Folgenden meine Aufgabe sein.

A. Systematische Anatomie des Griffels und der Narbe bei den *Papilionaceae*.

Es dürfte sich empfehlen, zunächst einmal die einzelnen Gruppen ihrer systematischen Verwandtschaft nach durchzugehen; ich halte mich dabei an die Darstellung in Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, beginne aber nicht mit den *Sophoreae* und *Podalyriaceae*, sondern den *Genisteeae*, weil bei diesen sehr viel mehr Vertreter untersucht werden konnten als bei ersteren.

I. *Genisteeae*.

Um eine abgerundete Darstellung zu erhalten, ließ es sich nicht vermeiden, auf die von Jost schon beschriebenen *Lupinus albus* und *Cytisus laburnum* noch einmal einzugehen.

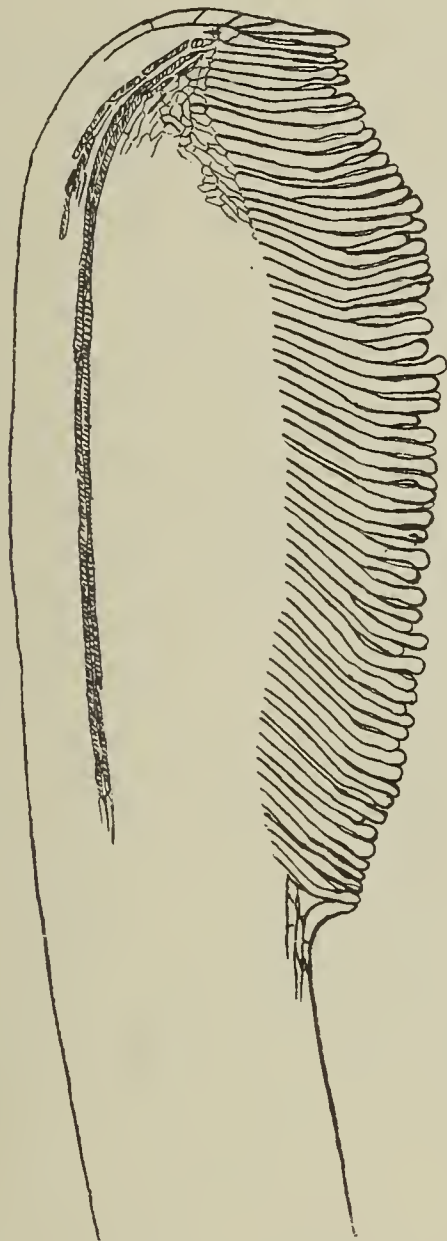
Von den *Genisteeae* konnten nur Angehörige der *Spartiinae* und *Cytisinae* untersucht werden. Nämlich von den *Spartiinae* Vertreter der Gattungen *Lupinus*, *Spartium*, *Genista*, *Laburnum*, und von den *Cytisinae*: *Ulex* und *Cytisus*.

1. *Lupinus*. Es wurden mehrere Spezies untersucht: *Lupinus albus*, *L. esculentus* und *L. mutabilis*. Bei allen biegt der dünne Griffel in nahezu rechtem Winkel von dem breiten, von der Seite her zusammengedrückten Fruchtknoten ab und endigt in der kugelförmigen Narbe. Die Narbe ist etwas dicker als der Griffel und hebt sich dementsprechend als ein scharf begrenztes Köpfchen von diesem ab; ihre Ansatzstelle wird zudem noch durch einen Kranz von Haaren markiert, die alle dickwandig und auf der Innenseite¹⁾ besonders lang entwickelt sind. Die Ansatzfläche des Narbenköpfchens sitzt rechtwinklig oder etwas schief auf der Achse des Griffels.

Der feinere Bau der eigentlichen Narbe ist folgender: Die Hauptmasse des Köpfchens besteht aus dünnwandigen, lückenlos ohne Interzellularen aneinanderschließenden Parenchymzellen; nicht ganz in der Mitte wird dieses Parenchym von dem Griffelkanal

¹⁾ Die Ausdrücke außen oder vorn einerseits und innen oder hinten andererseits beziehen sich bei Griffel, Narbe und Schiffchen stets auf das Diagramm, nehmen also keine Rücksicht auf eventuelle Biegungen.

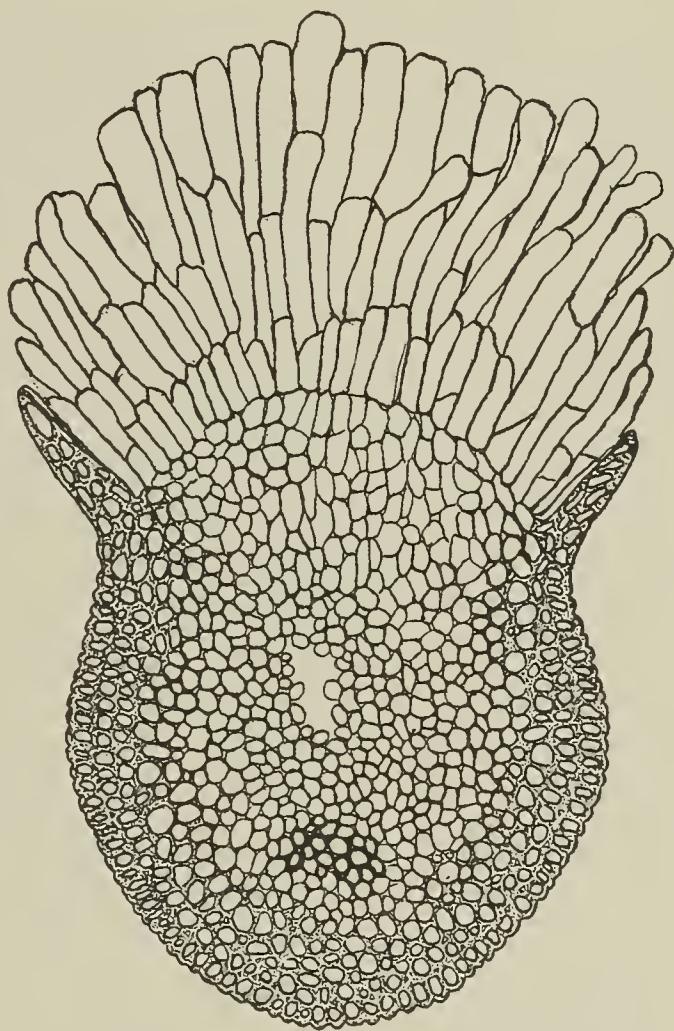
durchzogen, der frei nach außen mündet. Der Narbenkopf und das obere Ende des Griffelkanals sind von einer Epidermis überzogen, die aus palisadenförmig aneinanderschließenden Papillen besteht (vergl. Jost. 1907. Tafel I. Figur 14 u. 17). Bei leisestem Druck auf einen Längsschnitt lösen sich diese Papillen gut voneinander und es läßt sich erkennen, daß sie nur in einem kleinen Basalteil miteinander verwachsen sind, während der größere Teil ihrer Länge unverwachsen bleibt und dementsprechend mit einer



Figur 1.

Längsschnitt durch das Griffelende
von *Spartium junceum*.

Vergr. 45.



Figur 2.

Querschnitt durch Griffel und Narbe
von *Spartium junceum*.

(Auf einem horizontalen Querschnitt
werden mehrere Narbenpapillen ge-
troffen.) Vergr. 120.

Kutikula überzogen ist. Diese Kutikula wird vorzugsweise in der mittleren und oberen Partie des Haares lokal abgelöst, und es entsteht ein die Papille linsenförmig oder kragenförmig umgebender Raum zwischen Kutikula und Innenmembran, der mit einem Sekret erfüllt ist. Dieses Sekret löst sich schon in Alkohol gut und färbt sich mit Sudanglyzerin rot. Besonders nach seiner Weglösung und nach Verwendung von Sudan ist die Struktur der Papillen und der von der abgehobenen Kutikula bedeckte Sekretraum auf das schärfste zu erkennen.

Das Parenchym des Narbenkopfes geht ohne scharfe Grenze in den Griffel über, doch werden seine Zellen allmählich mehr in die Länge gestreckt. Auch die Epidermiszellen des Griffels sind viel länger als die der Narbe, dafür aber sind sie niedrig und absolut nicht papillös gestaltet. Ein Gefäßbündel durchzieht der Mediane entsprechend das Fruchtblatt in seiner ganzen Länge und endigt dicht unter der Narbe mit einigen wenigen Schraubentracheiden. Mechanisches Gewebe ist im Griffel wohl entwickelt, es findet sich in der Form verholzten Sklerenchyms als geschlossener Ring ringsum unter der Epidermis. Die Epidermis selbst zeigt durch ihre Verholzung aller Wände an, daß auch sie mechanische Funktion übernommen haben dürfte.

2. *Spartium*. Der kräftige, walzig-runde Griffel von *Spartium junceum*, der ohne scharfe Grenze an den Fruchtknoten ansetzt, verjüngt sich allmählich nach seinem Ende hin und zeigt in losgeschnelltem Zustande auf seiner ganzen Länge eine gleichmäßige, nicht sehr scharfe Biegung. An seinem Ende sitzt als mächtiger, auf der Hinterseite vorspringender Wulst die Narbe. Dieselbe begleitet den Griffel etwa 2 mm weit abwärts und besitzt ungefähr dieselben Querdimensionen wie der Griffel selbst an der betreffenden Stelle. Am Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels (vergl. Figur 1) erkennt man, daß die Narbe gebildet wird von langgestreckten, eng aneinanderschließenden, farblosen Papillen, die seitlich im spitzen Winkel nach abwärts gerichtet an das Grundgewebe des Griffels anstoßen. Ungefähr in ihrer Mitte erfahren diese Papillen eine Biegung derart, daß ihre obere Hälfte nunmehr senkrecht zur Richtung des Griffels steht. Je mehr man sich aber dem oberen Ende der Narbe nähert, desto mehr schwindet diese Krümmung der Papillen, was damit zusammenhängt, daß die obersten Papillen, die an Länge den weiter unten stehenden etwas nachstehen, schon gleich mit ihrem basalen Teil in rechtem Winkel an das Grundgewebe ansetzen. Die Papillen sind bis zur Mitte, also etwa bis an die Stelle der Umbiegung, mit Kutikula überzogen. Dieser kutikulabedeckte Teil bildet unterhalb der nach außen vorgewölbten Kuppe, ähnlich wie bei *Lupinus*, zwischen Kutikula und Zellmembran den Sekretraum aus. Er umgibt hier meist die Papille als geschlossener Ring. Die Zellulosewand ist durch die Sekretbildung stark nach innen vorgewölbt, während die Kutikula eine schwächere Wölbung in der entgegengesetzten Richtung erfahren hat. Es möge hier auch in Bezug auf die in der Folge zu beschreibenden *Genistea*e hervorgehoben werden, daß bei keiner der untersuchten Spezies diese Sekreträume in solcher Größe und Deutlichkeit zu sehen sind.

Auf einem Querschnitt (vergl. Figur 2) durch den Griffel fällt vor allem das von subepidermalen Sklerenchymfasern gebildete, aus sehr stark verdickten und verholzten Wänden bestehende, mechanische Gewebe auf. Es wird in seiner Funktion durch die ebenfalls sehr stark verdickte und verholzte Epidermis unterstützt. Alle diese Zellen sind durch schmale Tüpfel miteinander verbunden. Die Festigkeit dieses Sklerenchymrings gibt sich schon in dem

merklichen Widerstand zu erkennen, den er dem Schneiden mit dem Rasiermesser entgegensetzt. In der Höhe der Narbe ist das Sklerenchym an der Stelle, wo das Grundgewebe des Griffels in die Narbenpapillen übergeht, unterbrochen. Seitlich geschützt in ihrem basalen Teil sind diese Narbenpapillen durch zwei Flügel, in die der an dieser Stelle nach außen in der Richtung der Papillen umbiegende Holzring ausläuft. Wie die Narbe von *Lupinus* von steifen Haaren, so wird sie also hier von einem hauptsächlich aus verholzten Epidermiszellen bestehenden Kragen seitlich und von oben her eingefast. Die Zellen dieses Kragens bilden, in der Oberflächenansicht gesehen (vergl. Figur 3), einen ebenso schiefen Winkel mit der Hauptrichtung des Griffels, wie die Basalteile der

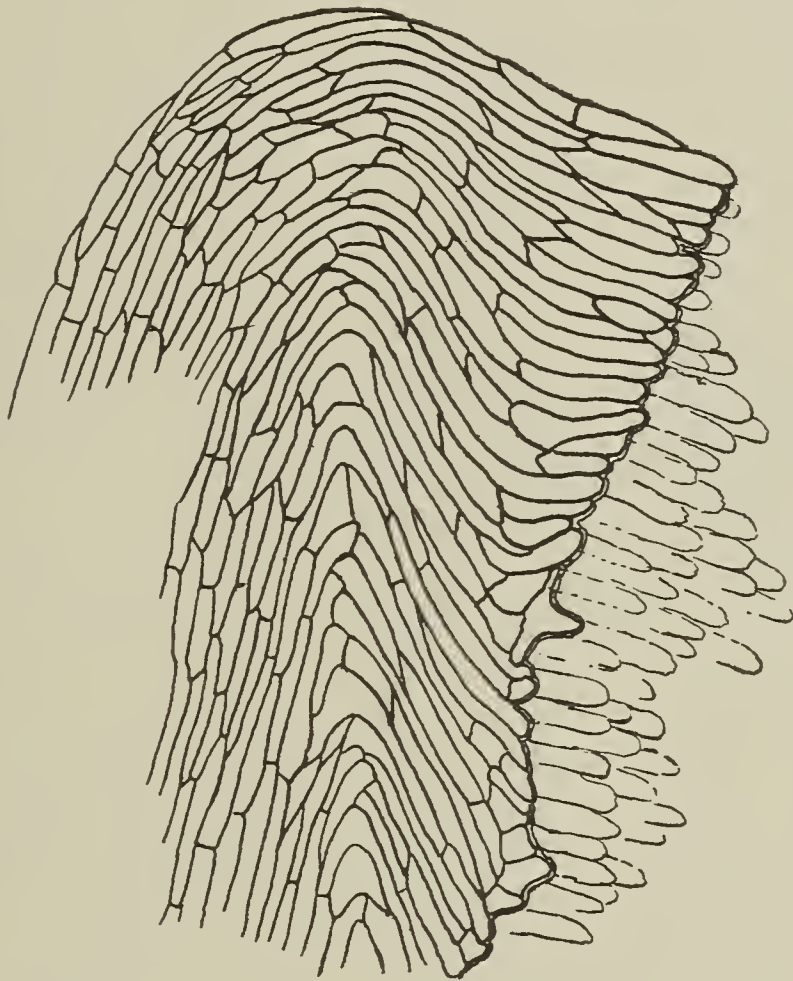


Fig. 3.

Flächenansicht des Griffelendes von *Spartium junceum*. Vergr. 80.

Narbenpapillen. Wo sie in die Epidermiszellen des Griffels übergehen, erfahren sie zum Teil eine bemerkenswerte spitzwinklige Krümmung.

3. *Genista*. Zur Untersuchung gelangten *Genista sagittalis* und *Genista pilosa*.

Der Griffel von *Genista sagittalis* setzt in gerader Richtung an den Fruchtkoten an. Erst in seiner oberen Hälfte erfährt er eine leichte Krümmung. An seiner Spitze trägt er die kammförmig über den Scheitel von vorn nach hinten hinweglaufende Narbe. Sie reicht auf der Vorderseite etwas tiefer hinab als auf der Hinterseite. Von oben gesehen erscheint sie schmaler als das anstoßende Griffelende. Von der Seite her wird sie von über ihr zusammenneigenden, derben Randhaaren eingefast.

Der Griffel von *Genista pilosa* hat ähnliche Form wie der von *Genista sagittalis*. Die ebenfalls von der Seite her zusammengedrückte Narbe sitzt dem Griffelende dagegen nur einseitig auf der Hinterseite mit schräg abfallender Ansatzfläche an. Sie ist spärlicher als die der vorigen Art mit Randhaaren umgeben; dieselben erreichen hier nicht die Länge der eigentlichen Narbenpapillen.

Wir verzichten hier auf eingehendere Beschreibung der anatomischen Verhältnisse, verweisen vielmehr auf den unten zu betrachtenden *Ulex europaeus*, wo wir im Prinzip dieselben Verhältnisse wiederfinden werden.

4. *Laburnum*. (Vergl. Jost (1907), Tafel I. Figur 15.)

Griffel und Narbe von *Laburnum vulgare* zeigen keine wesentliche Differenz gegenüber *Lupinus*. Nur sind die Randhaare nicht so lang entwickelt, auch der Griffelkanal ist nicht so deutlich freimündend zu erkennen. Doch geht aus jüngeren Stadien hervor, daß der Griffelkanal ursprünglich in der ganzen Länge vorhanden war. Später wird er jedoch im oberen Teil des Griffels derart zusammengedrückt, daß er nicht mehr wahrgenommen werden kann. Doch lassen auch hier an älteren Stadien die Narbenpapillen an einer Stelle eine Lücke, jedenfalls da, wo der Kanal ursprünglich mündete. Die mechanischen Elemente sind auf ein Sklerenchym, das unter der Epidermis liegt und da ringförmig verläuft, beschränkt. Die Epidermis selbst bleibt unverholzt.

5. *Ulex europaeus*. Der dünne Griffel ist auf seiner ganzen Länge ziemlich gleichmäßig gebogen. Erst kurz vor der Narbe erfährt er eine stärkere Krümmung. Über die Spitze des Griffels zieht sich dann die Narbe als ein Kamm von Papillen, die von steifen Haaren eingefast sind. Der Kamm zieht sich auf der Vorderseite erheblich tiefer herab als auf der Hinterseite. Schätzungsweise enthält er in der Längsrichtung ungefähr 20 Papillen, während er in der Querrichtung nur zwei bis drei führt. Die Haare sind so lang, daß sie die Papillen vollständig überdecken und deshalb zunächst die Bestäubung verhindern. Ein Querschnitt etwas unterhalb der äußersten Spitze des Griffels trifft die Narbe zweimal. Es erscheinen die von den eingekrümmten Haaren umgebenen Papillen als zwei in der Mediane liegende Flügel. Die Papillen selbst sind kurz gedrungen und von einem meist geschlossenen Öhring unterhalb ihrer Spitze umgeben, der an frischen Schnitten glasartig erscheint. Löst man das Sekret heraus, so zeigt sich, daß die Sekreträume einerseits durch die etwas vorgewölbte Kutikula, andererseits durch die stark in das Zellumen einspringende Zellulosewand begrenzt werden. Die Haare (vergl. Figur 4), die die Papillen umgeben, sind eigenartig gestaltet. Der Haarfuß ist etwas schräg nach unten gerichtet; aus ihm entspringt dann das im Bogen nach oben verlaufende eigentliche Haar. Letzteres ist mit einer sehr starken Wandverdickung versehen, die sich im Fuß allmählich auskeilt. Dem Aussehen nach könnte man denken, daß diese Haare verholzt seien, doch geben sie hier so wenig wie bei irgend einer anderen untersuchten Leguminose die üblichen Holz-

reaktionen. Verholzt sind dagegen die Epidermiszellen, soweit sie nicht zu Haaren und Papillen auswachsen, also die Flanke des Griffelendes einnehmen. Verholzt ist ferner ein hypodermaler Sklerenchymring, der in einiger Entfernung von der Narbe auf der Innenseite eine stärkere Ausbildung erfahren hat, als auf der Außenseite.

6. *Cytisus*. Von dieser Gattung wurde einerseits der zu der Sektion *Sarothamnus* gehörige *Cytisus scoparius*, andererseits *Cytisus canariensis* und *Cytisus purpureus* untersucht.

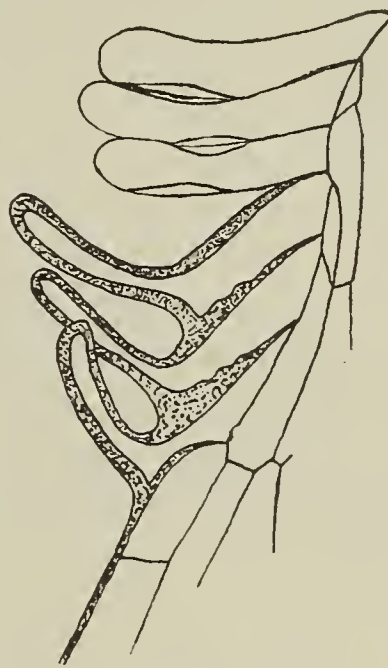
Cytisus scoparius ist in der Griffelform von allen bisher betrachteten *Genisteeae* verschieden. Der Griffel ist in seiner ganzen Ausdehnung stark abgeflacht, am oberen Ende etwas verbreitert und daselbst auf der Innenseite löffelförmig vertieft. Diese Vertiefung wird in der geschlossenen Blüte mit Pollen gefüllt, der dann bei dem Explosionsvorgang herausgeschleudert wird. Am Ende des Griffels, auf einer kleinen Spitze vorgeschoben, sitzt die Narbe, die in Gestalt und in ihrem feineren Bau mit der von *Ulex* übereinstimmt.

Cytisus canariensis. Auch die Narbe von *C. canariensis* ist schmal kammförmig; doch läuft sie im Gegensatz zu *Ulex* und *Cytisus scoparius* mehr auf der Hinterseite des Griffels herab.

Cytisus purpureus. Die Narbe von *Cytisus purpureus* weicht erheblich von derjenigen der beiden eben behandelten *Cytisus*arten ab und schließt sich durchaus an *Laburnum* an. Bezüglich des Griffelkanals ließe sich dasselbe sagen wie bei dieser Spezies. Erwähnt sei, daß *Cytisus purpureus* eines der wenigen Beispiele ist, wo sich im Griffelkanal eine sehr deutliche Kutikula nachweisen läßt. Die Narbe von *Cytisus purpureus* ist kopfig verdickt, fast kugelförmig, in jeder Richtung breiter als der anstoßende Griffel und besitzt durchaus nicht die von der Seite her zusammengedrückte, kammförmige Gestalt.

Über den Bau der einzelnen Narbenpapillen ist für sämtliche *Cytisus*arten nichts zu bemerken. Es ist überall die gleiche Papille mit Sekretraum unter der Kutikula gegeben.

Überblicken wir nun die sämtlichen untersuchten *Genisteeae*, so zeigt sich, daß sie alle übereinstimmen in dem mehrfach geschilderten Bau ihrer Papillen, sowie darin — was im Gegensatz zu später geschilderten Familien gesagt werden muß —, daß die Sekretbildung auf diese Papillen beschränkt ist. Ebenso sei mit Rücksicht auf die folgenden Gruppen noch einmal betont, daß das Sekret schon in Alkohol leicht löslich ist. Dagegen finden sich in der Form der Narbe zweierlei Typen. Bei dem einen haben wir eine zentrische, beim andern eine kammförmige Narbe. Bei dem



Figur 4.
Narbenhaare von *Ulex europaeus*. Vergr. 200.

ersten Typus erscheint die Narbe, von oben gesehen, als Kreis, bei dem zweiten Typus als schmale Ellipse. Die zentrische Narbe findet sich bei *Lupinus*, *Laburnum* und *Cytisus purpureus*; die kammförmige bei *Ulex*, *Cytisus scoparius*, *Genista sagittalis* und *Genista pilosa*. *Spartium junceum* ließe sich dem zweiten Typus anreihen, wenn man nicht wegen der eigentümlich gebogenen Papillen und des anstatt der Haare die Narbe umgebenden Kragens aus verholzter Epidermis einen eigenen Typus für diese Gattung vorsieht. Es zeigt sich also, daß die Form der Narbe nicht parallel geht der bei Engler-Prantl adoptierten Gattungseinteilung. Doch kann erst eine eingehende Untersuchung von mehr Gattungen und Spezies, die an frischem oder alkoholkonserviertem Material ausgeführt werden müßte, zeigen, ob der Narbenbau besser als die bisher verwendeten Merkmale zu einer Klassifizierung geeignet ist. Auffallend ist jedenfalls, daß *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* im Narbenbau nahe verwandt scheinen, zwei Spezies, die früher beide zur Gattung *Cytisus* gerechnet worden sind, bis Grisebach die Gattung *Laburnum* auf Grund des Fruchtbaues abgliederte.

II. *Sophoreae*.

Zur Verfügung stand mir Alkoholmaterial von *Sophora japonica*, im übrigen nur Herbarmaterial. Doch erwiesen sich sowohl die alkoholkonservierte *Sophora japonica* als auch das Herbarmaterial zur genauen Untersuchung als ungeeignet. Zu sicheren Resultaten konnte ich deshalb nicht gelangen.

III. *Podalyrieae*.

Untersucht wurden *Baptisia australis* nach lebendem Material und *Anagyris foetida* nach Herbarmaterial.

1. *Anagyris*. *Anagyris foetida* zeichnet sich durch einen sehr kurzen Griffel aus, der den Fruchtknoten gradlinig fortsetzt und nur am obersten Ende eine kurze und schwache Biegung ausführt. Die Narbe entspricht in ihrem Bau vollkommen der von *Laburnum*. Eine einzellige Papillenschicht, die Sekret unter der Kutikula absondert, sitzt einem dickwandigen, lückenlos schließenden Parenchym auf und wird von hakenförmig nach innen gebogenen Haaren eingeschlossen. Von oben gesehen erscheint diese Narbe ungefähr kreisförmig.

2. *Baptisia*. *Baptisia australis* erinnert in dem fast ungebogenen Griffel an *Anagyris*. Doch die Narbe ist erheblich kleiner als dort. Sie stellt ein winziges, von Haaren umgebenes Köpfchen dar, dessen Querdimensionen geringer sind als die des Griffels, während ja bei *Anagyris* das Narbenköpfchen die Dimensionen des Griffels übersteigt. Auf Längsschnitten bemerkt man die Papillen, die typischen Bau aufweisen. Sie sitzen auf einem farblosen, kleinzelligen Parenchym, in dem aber — im Gegensatz zu allen bisher behandelten Arten — kleine, sekreterfüllte Interzellularen auftreten, wie wir sie in viel reicherer Ausbildung bei

den folgenden Unterabteilungen vorfinden werden. Es können demnach die *Podalyrieae* als Übergänge zwischen den *Genisteae* und den anderen Gruppen bezeichnet werden.

Übrigens ist nicht bei allen *Podalyrieae* der gerade, gestreckte Griffel ausgebildet wie bei *Baptisia* und *Anagyris*. An Herbarmaterial von *Podalyria myrtifolia* überzeugte ich mich, daß hier der gleiche rechtwinklig vom Fruchtknoten abstehende Griffel sich vorfindet wie etwa bei *Cytisus purpureus*.

IV. *Trifolieae*.

Untersucht wurden Vertreter der Gattungen: *Ononis*, *Trigonella*, *Medicago*, *Trifolium*, *Melilotus*.

1. *Ononis*. Eingehend untersucht wurde nur *Ononis hircina*. Auf dem außerordentlich kurzen Fruchtknoten erhebt sich der dünne, fadenförmige Griffel zunächst gradlinig und biegt dann in seinem oberen Drittel im stumpfen Winkel um. Er trägt an seinem Ende ohne nennenswerte Anschwellung eine Narbe von kreisrundem Querschnitt, die durch die Vorsprünge ihrer Epidermiszellen schon mit der Lupe papillös aussieht. Ein Längsschnitt durch diese Narbe zeigt nach Zusatz von Sudan das ölige Sekret bis zu beträchtlicher Tiefe in dem Narbenparenchym. Bei genauerer Untersuchung ergibt sich, daß eine ziemlich derbe Kutikula als eine zusammenhängende Haut sich auf weite Entfernung hin von den Epidermiszellen abgehoben hat, so daß ein einheitlicher, die ganze Narbe überziehender, äußerer Sekretraum entsteht. Die Kutikula wird durch die Sekretbildung nicht gesprengt. Man findet demgemäß an schon geöffneten, unbestäubten Blüten die Narbe vollkommen intakt und ihre Kutikula unverletzt. Das unter der Epidermis liegende Grundgewebe besitzt im Gegensatz zu den *Genisteae* beträchtliche Interzellularen, die gleichfalls das Sekret enthalten. Aller Wahrscheinlichkeit nach gehen auch zwischen den Narbenpapillen Interzellularen hindurch, so daß der große äußere Sekretraum mit dem sekretführenden Interzellularensystem in Verbindung steht. Wird die Narbe mit einem festen Körper berührt, etwa mit einem feinen Pinsel gebürstet, so zerreißt die Kutikula und klappt in großen, nur an der Basis der Narbe noch festgehaltenen Fetzen von der Narbe zurück. Gleichzeitig tritt in großen, unregelmäßigen Tropfen das schleimige, stark lichtbrechende Sekret aus. (Über dessen Löslichkeit vergl. Seite 94.) Bei stärkerer Berührung wird die ganze Narbe zerrieben, d. h. ihre Struktur vollständig zerstört. Dieses sekretführende Grundgewebe füllt übrigens das ganze Narbenköpfchen aus und reicht als schmaler, spitz zulaufender Streifen noch etwas in das zentrale Gewebe des Griffelendes hinein. In der Peripherie des Griffels ist ein verholztes Sklerenchym ausgebildet, das bis zur Umbiegungsstelle reicht und in seiner mechanischen Funktion durch die gleichfalls verholzte Epidermis unterstützt wird.

2. *Trigonella*. Ich gebe hier zunächst nur die Beschreibung von *Trigonella foenum graecum*. *Trigonella caerulea* Ser. = *Meli-*

lotus caeruleus Desr. soll bei der Gattung *Melilotus* besprochen werden.

Der Griffel von *Trigonella foenum graecum* schließt fast gradlinig an den Fruchtknoten an und biegt sich nur sehr schwach um, so daß die Endfläche der fast zentrischen Narbe wieder parallel zur Außenkontur des Fruchtknotens steht. Der Griffel ist in seiner unteren Hälfte nur wenig schmaler als der Fruchtknoten und hat hier runden Querschnitt. Im oberen Teil wird er von der Seite her zusammen gedrückt, und sein Querschnitt erscheint dementsprechend elliptisch. Die Narbe selbst, die die Dimensionen des anstoßenden Griffels übertrifft, hat im Querschnitt die Gestalt einer nach hinten verschmälerten Ellipse. Das Narbenköpfchen besteht aus einem sehr lockeren Parenchym, das von einem außerordentlich reichen und unregelmäßig nach allen Richtungen hin verlaufenden Interzellularensystem durchsetzt wird. Da alle diese Interzellularen Sekret enthalten, zeigt ein mit Sudan behandelter Längsschnitt nur verhältnismäßig wenig und kleine, farblose Zellräume; die Hauptmasse macht also das Sekret aus. Die Zellen der Epidermis beteiligen sich ebenso wie die Zellen im Innern des Narbengewebes an der Sekretbildung. Infolgedessen sind sie in der ausgewachsenen Narbe getrennt durch Interzellularen, die die Zell-Dimensionen um das doppelte übersteigen. An geeigneten Schnitten konnte festgestellt werden, daß auch zwischen Kutikula und Zellhaut der Epidermiszellen Sekret ausgebildet wird. Es konnten Stadien beobachtet werden, wo das Sekret an den meisten Stellen die Abhebung der Kutikula schon besorgt hatte, während diese an einigen Stellen den sich papillös vorwölbenden Epidermiszellen noch fest aufsaß.

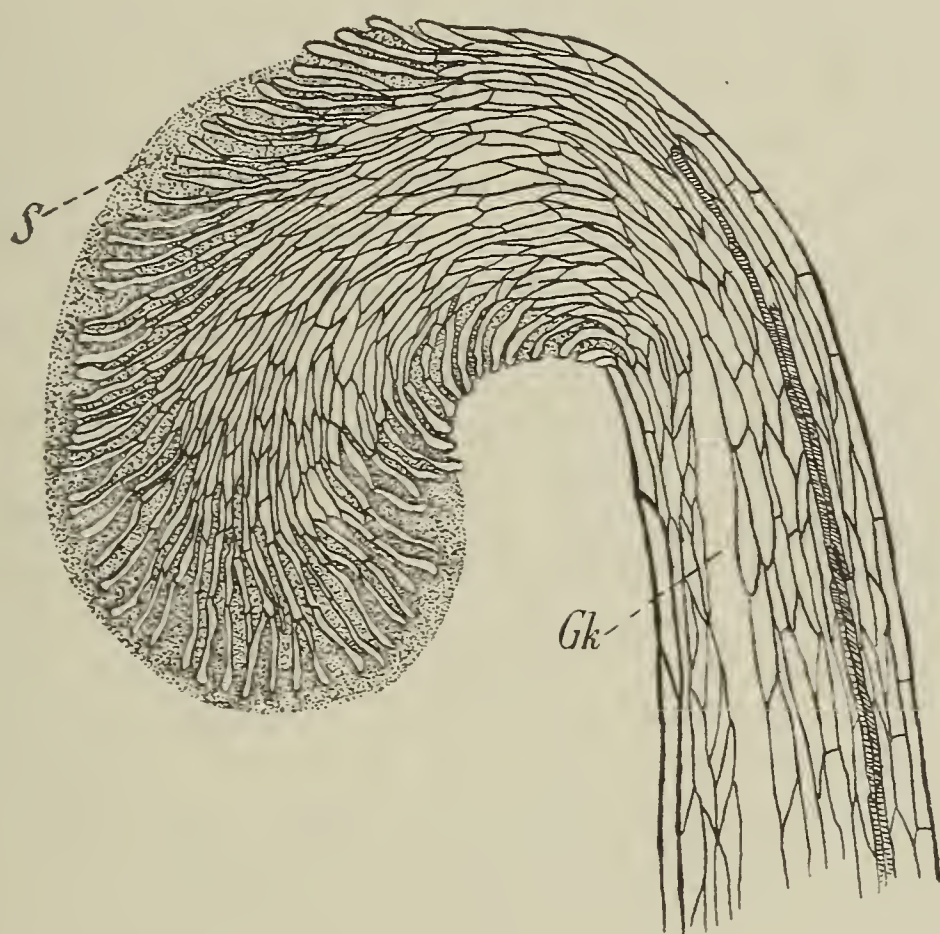
3. *Medicago*. Untersucht wurden die Spezies: *Medicago sativa*, *Medicago falcata* und *Medicago lupulina*.

Der Griffel von *Medicago sativa* fällt in die Verlängerung des Fruchtknotens und ist von diesem durch eine geringe Einschnürung getrennt. Er ist mit dem Fruchtknoten verglichen in der Mediane etwas verbreitert, erfährt dafür aber eine seitliche Zusammendrückung, so daß sein Querschnitt die Gestalt einer Ellipse besitzt. In seinem oberen Teil verschmälert er sich wieder und biegt derart nach hinten um, daß die Endfläche der Narbe wieder in die Richtung des Fruchtknotens fällt. Die Narbe besitzt, in der Fläche gesehen, die Gestalt einer vollkommen runden, etwas vorgewölbten Scheibe. Sie hat eine bedeutend größere Breite als das Griffelende und ist von diesem noch durch einen Kranz von Haaren abgesetzt, die über ihren Rand hinüberreichen und sie so seitlich vollkommen schützen. Macht man einen Längsschnitt, so sieht man, wie die in Längsreihen einander folgenden Zellen des Griffels in der Narbe ihren seitlichen Verband lockern, sich so vollständig trennen und nur noch mit ihren schmalen Querwänden in Zusammenhang bleiben. Die Zwischenräume zwischen den so gebildeten Zellfäden sind mit dem Narbensekret vollständig ausgefüllt. Die wegen der überaus reichlichen Sekretbildung in dasselbe gleichsam eingebettet erscheinenden Zellreihen bestehen meist aus drei, höchstens vier

übereinander liegenden, schmalen, langgestreckten Zellen. Auch zwischen Epidermis und Kutikula hat diese Sekretbildung stattgefunden; denn an vielen Schnitten läßt sich die abgehobene Kutikula entweder intakt als geschlossenes Häutchen oder nur mehr in einzelnen Fetzen erhalten über der Narbe erkennen.

Die Festigkeit wird auch hier durch die verholzte Epidermis und durch ein subepidermales Sklerenchym bewirkt. Doch lassen sich solche mechanischen Elemente nur in der oberen Hälfte des Griffels nachweisen, in der unteren fehlen sie.

Medicago falcata zeigt in Griffelform und Narbenanatomie keinen wesentlichen Unterschied gegen *Medicago sativa*. Von beiden unterscheidet sich *Medicago lupulina* durch einen kürzeren und



Figur 5.

Längsschnitt durch Griffelende und Narbe von *Trifolium pannonicum*.
S Narbensekret. Gk: Griffelkanal. Vergr. 72.

gedrungeneren Griffel, im übrigen gleicht diese Spezies den erwähnten in jeder Hinsicht.

4. *Trifolium*. Zur Untersuchung gelangten: *Trifolium pannonicum*, *Trifolium rubens*, *Trifolium repens*, *Trifolium procumbens*, *Trifolium medium* und *Trifolium pratense*.

Der lange, fadenförmige Griffel von *Trifolium pannonicum* ist längs seiner größten Ausdehnung vollständig gerade gestreckt. Erst kurz vor Beginn der Narbe erfährt er eine Biegung, die bewirkt, daß das Griffelende ein hakenförmiges Aussehen bekommt. Etwa an dem höchsten Punkt des Griffels beginnt die Epidermis papillös zu werden. Von da an zieht sich die Narbe als farbloser, papillöser, breiter Rand in der Mediane über das Ende des Griffels

hinweg und auf der andern Seite noch ein Stück in den von dem hakenförmig eingekrümmten Griffelende gebildeten Winkel hinein. Demgemäß erhält man auf einem Querschnitt, den man durch das Ende des Griffels legt, folgendes Bild. Der Querschnitt hat die Gestalt einer Ellipse, deren kleine Achse etwa die Hälfte der großen ist. Zerlegt man die Ellipse, durch 2 Sehnen senkrecht zu ihrer Hauptachse in drei ungefähr gleiche Teile, so ist der mittlere Teil vom Grundgewebe des Griffels gebildet, während die beiden äußeren Segmente von dem Narbengewebe eingenommen werden. Daß auch hier die Narbe reichlich Sekret enthält, läßt sich schon leicht makroskopisch demonstrieren. Bei einigem Druck auf irgend eine Stelle im oberen Teil des Griffels tritt aus der Narbe ein Tröpfchen von beträchtlicher Größe dieses Sekretes aus. Der feinere anatomische Bau der Narbe, wie er sich auf einem Längsschnitt darstellt, ist folgender (vergl. Figur 5): Das Grundgewebe des Griffelendes besteht aus in der Richtung des Griffels langgestreckten Zellen. Nach den von der Narbe eingenommenen Rändern zu lösen sich, ähnlich wie es bei *Medicago* beschrieben wurde, die von hintereinanderliegenden Zellen gebildeten Längsreihen und bilden divergierende Zellfäden. Die Trennung der Zellen wird durch die Sekretbildung vollzogen. Diese beginnt, wie an jüngeren Stadien festgestellt wurde, zwischen den Epidermiszellen. Dieselben zeigen in solchen Entwicklungsstadien eine hohe, zylindrische Gestalt und führen charakteristische langgestreckte Kerne. Gegen das Grundgewebe sind sie noch ziemlich scharf abgehoben. Später dringt die Sekretbildung weiter ins Innere vor, bis etwa zur dritten oder vierten unter der Epidermis liegenden Zellschicht, die Grenze zwischen Epidermis und Grundgewebe vollständig verwischend. Die Sekretbildung ist eine so reichliche, daß die durch sie entstandenen Interzellularen etwa die doppelte bis dreifache Ausdehnung annehmen wie die Zellumina selber. Das Sekret ist hier wie bei *Medicago*, *Ononis*, *Trigonella*, sowie allen in der Folge zu beschreibenden Arten gegen sämtliche Lösungsmittel resistent. Durch mehrstündiges Kochen war es nicht zu entfernen. Auch gelang es weder mit Alkohol, Äther oder Chloroform, es vollständig zu lösen. Selbst gegen Javelle Wasser, Kalilauge und Chloralhydrat zeigt es sich widerstandsfähig. Nach Anwendung dieser Lösungsmittel erhält man immer noch die charakteristische Rotfärbung mit Sudanglyzerin. Dank dieser Eigenschaft war es möglich, auf Mikrotomschnitten trotz der verschiedenen anzuwendenden Bäder das Sekret zu erhalten und seine Bildung zu studieren. Bei Anwendung des bekannten Dreifarbenverfahrens (Safranin, Gentianaviolett, Orange G.) nahm das Sekret eine intensive Safraninfärbung an.

Daß durch die Sekretbildung auch hier die Abhebung der Kutikula bewerkstelligt wird, war etwas schwerer als bei *Medicago* festzustellen. Doch ließ sich an einigen Schnitten folgendes deutlich erkennen: Über die Epidermis der Narbe und die dazwischen liegende Sekretschicht zog sich, das Sekret abschließend, ein feines Häutchen, zweifellos die Kutikula. An einzelnen Papillen schien sie noch nicht ganz losgelöst, dagegen war sie an anderen vollständig abgehoben.

Im Gegensatz zu *Medicago* sei hervorgehoben, daß Randhaare hier nicht ausgebildet sind. Es möge auch noch festgestellt sein, daß zur mechanischen Festigung des dünnen Griffels in seinem oberen Teil die stark verdickte Epidermis auf der Innenseite verholzt ist und darunter ein einseitiger Belag verholzten Sklerenchyms ausgebildet ist. Das Gefäßbündel, das den Griffel in der Mediane durchzieht, endet mit einigen Schraubentracheiden etwa an der Umbiegungsstelle.

In Griffelform und Narbenbau nicht wesentlich verschieden von *Trifolium pannonicum* sind: *T. rubens*, *T. medium* und *T. pratense*. Erwähnt sei nur, daß der die Narbe tragende Teil des Griffels vielleicht etwas weniger hakenförmig ausgebildet ist und etwa bloß im Winkel von 90° gebogen erscheint.

Entsprechend der geringeren Größe der Blüte ist bei *Trifolium procumbens* und *T. repens* der Griffel nicht so lang wie bei den vorigen Formen. Auch ist er verhältnismäßig kräftiger ausgebildet.

5. *Melilotus*. Die beiden untersuchten Arten *Melilotus officinalis* und *Melilotus albus* weisen eine solche Übereinstimmung hinsichtlich des Griffel- und Narbenbaues auf, daß sie einer getrennten Beschreibung nicht bedürfen. An den länglichen Fruchtknoten setzt gradlinig der nur wenig gekrümmte Griffel an. Seinem Ende sitzt nach vorn gerichtet die von oben gesehen elliptische, gegen den Griffel verbreiterte Narbe auf. Ihre Ansatzfläche sitzt schief auf der Achse des Griffels. Auch hier enthält die Narbe reichlich öliges Sekret, das schon in großen Mengen ausfließt, wenn die Narbe mit Wasser in Berührung kommt. Die Anatomie der Narbe ordnet sich dem bei *Medicago* und *Trifolium* geschilderten Typus unter. Hervorgehoben sei noch, daß auch hier die Narbahaare gänzlich fehlen und die papillöse Narbe also von allen Seiten vollkommen frei ist.

Wie schon oben mitgeteilt, wollten wir die Spezies *Trigonella caerulea* Ser. oder *Melilotus caeruleus* Desr. hier anreihen, weil die Gestalt ihres Gynoeceums sie hierher verweist. Die Griffelform ist die der beiden erwähnten Spezies. Allerdings sitzt die Narbe nicht so einseitig auf, sondern bildet eine fast kugelige Anschwellung des Griffelendes. Über ihre Anatomie ist nichts Neues hinzuzufügen. Es empfiehlt sich hiernach also unbedingt, die mit so verschieden gebauten Griffeln und Narben ausgestatteten Spezies *Trigonella foenum graecum* und *Trigonella caerulea* nicht einer Gattung einzuverleiben, sondern letztere Spezies als *Melilotus caeruleus* zu bezeichnen, in welche Gattung sie sich wenigstens auf Grund der in dieser Arbeit allein berücksichtigten Eigenschaften natürlich einordnet.

V. Loteae.

Eingehend wurden untersucht: *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Tetragonolobus purpureus* und *Tetragonolobus siliquosus*. Die drei letztgenannten Spezies sind bei Engler-Prantl alle in der Gattung *Lotus* vereinigt. Wir beginnen mit dieser Gattung.

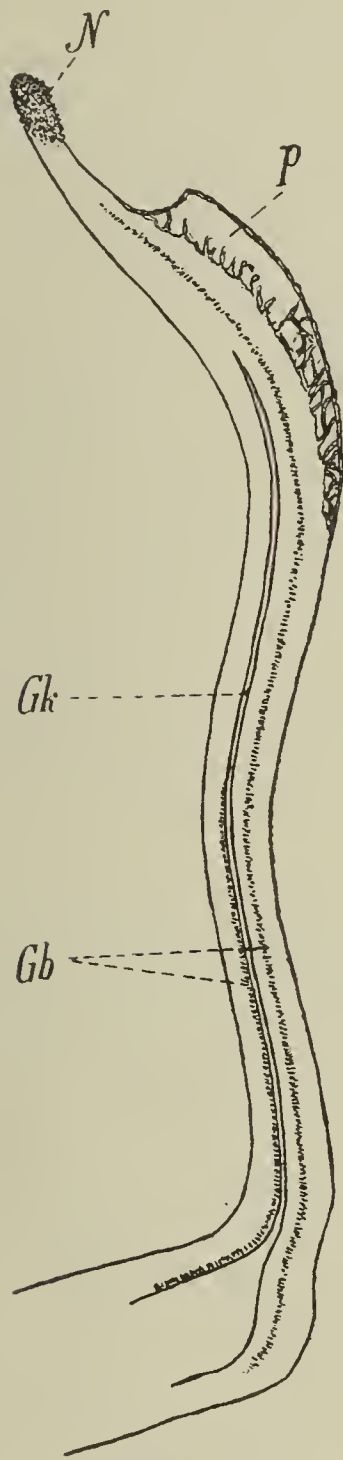
1. *Lotus*. Der dünne Griffel von *Lotus corniculatus* setzt rechtwinklig an den Fruchtknoten an. In seinem unteren Teil ist er abgeflacht; wie der Querschnitt lehrt, hat er eine etwas gewölbte Hinterseite und eine flache Vorderseite, auf welcher aber eine schwach vorspringende Leiste verläuft. Gegen das obere Ende hin rundet sich der Griffel ab; daselbst zeigen seine Epidermiszellen dachziegelartige Vorsprünge. In seinem obersten Viertel ist er sanft nach hinten gebogen. Am Ende trägt er die gerade aufsitze, fast kugelige Narbe, deren Oberfläche von besonders an den Seiten sich papillös vorwölbenden Epidermiszellen gebildet wird. Wie an Längsschnitten zu sehen ist, geht das zentral gelegene, noch lückenlos schließende Grundparenchym nach den Rändern hin allmählich in das eigentliche Narbengewebe über. Dies besteht aus lockerem, kleinzelligem Parenchym, in dessen weiten Interzellularen wieder reichlich Sekret angehäuft wird. Das Sekret kann ähnlich wie bei den *Trifolieae* durch die üblichen Lösungsmittel nicht entfernt werden. Auch die Epidermiszellen bilden Sekret aus, sowohl an ihren Seitenwänden als auch an ihrer Außenwand. Letztere Sekretbildung erfolgt in der üblichen Weise unter Abhebung der Kutikula als zusammenhängender Haut. Bürstet man die intakte Narbe mit einem feinen Pinsel, so platzt zunächst die Kutikula an der Spitze des Köpfchens, und das Sekret tritt hier in Tropfenform aus. Die seitlichen, etwas kräftiger ausgebildeten Papillen bleiben dabei noch unverletzt. Doch zeigt sich bei älteren, schon bestäubten Narben das ganze sekretführende Gewebe zerdrückt und die Struktur der Narben vollständig zerstört.

Es sei erwähnt, daß der Griffel von *Lotus corniculatus* in der Jugend nach hinten hakenartig eingerollt ist, eine Erscheinung, die ich nicht nur bei den dieser Gruppe angehörigen *Tetragonolobus*-arten, sondern auch bei Vertretern anderer Gruppen, z. B. der *Galegeae*, konstatieren konnte.

Es möge hier *Lotus Jacobaeus* kurz angereicht werden. Dieser hat einen fadenförmigen Griffel, der in geringer Entfernung von der Narbe ein kleines, aufwärtsgerichtetes Zähnchen zeigt. Dies besteht aus gewöhnlichem, mit einfacher Epidermis bedecktem Parenchym; in dasselbe tritt weder ein Gefäßbündel ein, noch zeigt es zum Griffelkanal irgend welche Beziehungen. Zum Unterschied von *Lotus corniculatus* sei bemerkt, daß die Narbe nicht gerade aufsitzt, sondern daß ihre Ansatzfläche einen schrägen Winkel mit der Achse bildet. Auch zeigt die Griffel-epidermis keine dachziegelartigen Vorsprünge, sondern ist glatt.

Tetragonolobus siliquosus (vergl. Figur 6) besitzt einen kräftig ausgebildeten Griffel, der an den hohen vierkantigen Fruchtknoten in rechtem Winkel ansetzt; in seinem untern Teil ist er von hinten nach vorn zusammengedrückt. Gegen die Mitte hin biegt er sich etwas nach vorn, rundet sich ab und schwillt dann an, indem sich an seiner Vorderseite ein mächtiger Wulst hervorwölbt, der in seinem Innern von lockerem Parenchym und mächtigen, luftgefüllten Interzellularen gebildet wird. Eine Vertiefung am oberen Ende dieses Wulstes, die auch Kirchner (Beiträge. 1890) erwähnt, wird

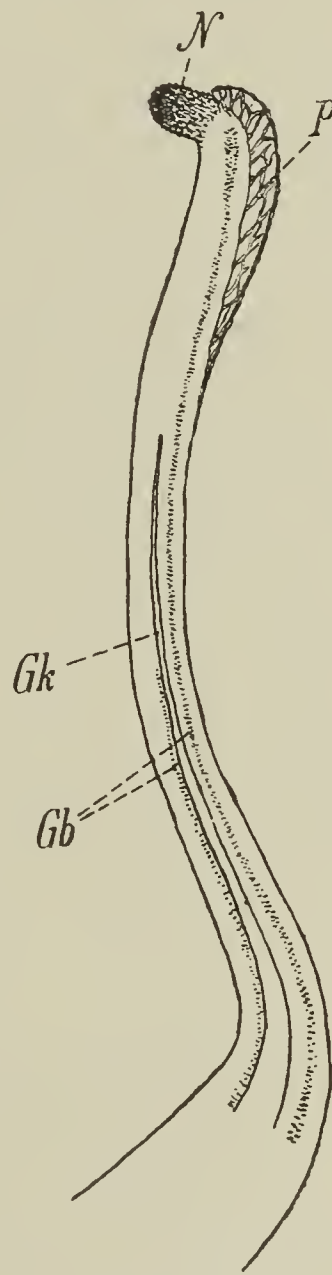
durch eine Einsackung der Epidermis in das lockere Parenchym gebildet. Dann biegt der Griffel wieder nach rückwärts um und verjüngt sich, bis er an seinem Ende als scharf abgesetzten, walzenförmigen Zahn die Narbe trägt. Der Griffelkanal ist etwa bis zur Mitte der wulstartigen Anschwellung zu verfolgen. Er wird begleitet von zwei Gefäßbündeln. Das schwächere, welches auf der Hinterseite verläuft, endet schon etwa in der Mitte des Griffels.



Figur 6.

Längsschnitt durch den Griffel
von *Tetragnolobus siliquosus*.

Gb Gefäßbündel. *Gk* Griffelkanal.
P Lockeres Parenchym. *N* Narbe.
Vergr. 13.



Figur 7.

Längsschnitt durch den Griffel
von *Tetragnolobus purpureus*.

Gb Gefäßbündel. *Gk* Griffelkanal.
P Lockeres Parenchym. *N* Narbe.
Vergr. 13.

Das andere läßt sich bis zum Beginne der Narbe verfolgen. Die Narbe ist ganz von dem genau wie bei *Lotus* aussehenden Sekretgewebe erfüllt. Die Abhebung der Kutikula erfolgt in der gleichen Weise. Das mechanische Gewebe beginnt am Grunde des Griffels

mit einem auf der Oberseite unter der dort ebenfalls verholzten Epidermis verlaufenden Sklerenchymstrang. Dieser teilt sich bald darauf und bildet zwei auf den Flanken des Griffels etwas vorgewölbte Leisten. Unterhalb des parenchymatischen Wulstes sind diese beiden Holzstränge durch die auf der ganzen Vorderseite verholzte Epidermis verbunden.

Der Griffel von *Tetragonolobus purpureus* (vergl. Figur 7) erscheint zunächst unter wesentlich anderer Gestalt. Doch lassen sich bei genauerem Zusehen alle charakteristischen Eigentümlichkeiten von *Tetragonolobus siliquosus* auch bei ihm nachweisen. Der Griffel setzt unter stumpfem Winkel an den Fruchtknoten an und zeigt eine gleichmäßige, nach vorn konkave Biegung. Als Narbe trägt er an seinem Ende einen zahnartigen Fortsatz, der den gleichen Bau wie die Narbe von *Tetragonolobus siliquosus* besitzt. Während aber die Siliquosusnarbe den Eindruck macht, als ob sie endständig wäre, springt der Narbenzahn von *T. purpureus* unterhalb der Spitze fast rechtwinklig vom Griffel ab. Zugleich weist der Griffel selbst an dieser Stelle auf der Außenseite ein von mächtigen, luftgefüllten Interzellularen durchzogenes Parenchym auf. Macht man an dieser Stelle einen Querschnitt durch den Griffel, so ist dieser fast dreieckig, dabei wird die eine Dreiecksseite von dem schwammigen Parenchym gebildet, und die Mitte der gegenüberliegenden Dreiecksseite ist von zwei Sklerenchymsträngen eingenommen, die sich auf weite Entfernungen hin verfolgen lassen und am oberen Ende sich vereinigen. Eine verholzte Epidermis verbindet diese beiden Stränge.

Wie erwähnt, sind die Griffel der beiden *Tetragonolobus* in der Jugend nach hinten eingerollt. Untersucht man solche jungen Stadien, so erkennt man, daß auch die Narbe von *Tetragonolobus purpureus* ursprünglich endständig angelegt wird. Nur infolge verstärkten Wachstums auf der Unterseite erscheint sie im reifen Zustande als seitlicher Zahn.

2. *Anthyllis*. Der dünne Griffel von *Anthyllis vulneraria*, der die gradlinige Fortsetzung des Fruchtknotens bildet, ist im oberen Teil gerade an der Stelle, wo er die Staminale röhre verläßt, ziemlich scharf im stumpfen Winkel nach innen gebogen. Direkt an der Biegungsstelle ist er wulstartig verdickt. Diese Anschwellung wird dadurch bewirkt, daß das zarte Gewebe an dieser Stelle sich lockert und ein mit Interzellularen versehenes Parenchym bildet. Am Ende sitzt das stark verbreiterte, kugelige Narbenköpfchen mit etwas nach vorn geneigter Ansatzfläche. Ein wesentlicher Unterschied von den beschriebenen Loteen besteht im Bau der Narbe nicht.

Die untersuchten Formen haben offenbar vieles miteinander gemein. Doch dürfte es schwer fallen, nach dem Bau der Narbe sie von den Trifolieen zu scheiden. Gemeinsam haben sie mit diesen die Sekretbildung durch die ganze Narbe hindurch und die Abhebung einer einheitlichen Kutikula. In der schwammigen Beschaffenheit der Sekretionsschicht stimmen die *Loteae* ebenfalls mit den *Trifolieae* überein, wenn man von den Gattungen *Trifolium*

Medicago und *Melilotus* absieht, bei welchen das Narbengewebe durch die Sekretbildung in einzelne Zellreihen zerlegt wird. Auch das Fehlen der derben Narbenaare ist bemerkenswert, was freilich für die *Trifolieae* nicht durchgängig zutrifft. Recht charakteristisch ist aber für die *Loteae* das im Griffel entwickelte, schwammige, luftgefüllte Gewebe, das in exquisiter Ausbildung bei *Tetragonolobus*, weniger deutlich bei *Anthyllis* ausgebildet ist, dagegen bei *Lotus corniculatus* fehlt.

VI. Galegeae.

Die untersuchten Formen ordnen sich dem Engler-Prantlschen Systeme in folgender Weise ein:

- Galegeae-Indigoferinae*: *Indigofera Dosua*,
 „ *-Psoraliinae*: *Amorpha fruticosa*,
 „ *-Tephrosiinae*: *Galega officinalis*,
 „ *orientalis*,
 „ *-Robiniinae*: *Robinia pseud-acacia*,
 „ *-Coluteinae*: *Clianthus puniceus* Sol.,
Colutea arborescens,
Sutherlandia frutescens,
Swainsonia atrococcinea.
 „ *-Astragalinae*: *Caragana arborescens*,
Astragalus ponticus,
 „ *cicer*,
 „ *galegiformis*.

Da bei den meisten hier untersuchten Spezies wesentlich neue Tatsachen nicht festzustellen waren, will ich von einer eingehenden Beschreibung jeder einzelnen Art absehen und nur zusammenfassend die hauptsächlichsten Gesichtspunkte hervorheben.

Fassen wir zunächst allein die Gestalt des Griffels ins Auge, so lassen sich unterscheiden:

- a. Formen mit rechtwinklig gebogenem Griffel: *Indigofera Dosua*, *Galega orientalis* und *G. officinalis*, *Colutea arborescens*, *Swainsonia atrococcinea*, *Clianthus puniceus*, *Astragalus ponticus*, *A. galegiformis* und *A. cicer*.
- b. Formen mit stumpfwinklig gebogenem Griffel: *Robinia pseud-acacia*, *Sutherlandia frutescens*, *Caragana arborescens*.
- c. Formen mit unregelmäßig gebogenem Griffel: *Amorpha fruticosa*.

Bei sämtlichen Vertretern der *Robiniinae* und *Coluteinae* fällt uns die hier zum ersten Mal vorkommende, in ihrer Gesamtheit als Griffelbürste bezeichnete Behaarung des Griffels auf. Es ist diese Behaarung auf die Griffeloberseite beschränkt bei *Colutea*, *Swainsonia* und *Clianthus*; bei *Sutherlandia* tritt zu dieser einseitigen Griffelbürste noch ein allseitig ausgebildeter Haarkranz unmittelbar unter der Narbe hinzu. Bei *Robinia* endlich wird die Griffelbürste durch eine im oberen Viertel des Griffels ringsum

gleichmäßig ausgebildete Behaarung gebildet. Es erübrigt sich, auf Details in der Ausgestaltung der Griffelbürste hier einzugehen. Sie ist von Systematikern und Blütenbiologen eingehend genug behandelt worden. Die Griffelbürstenhaare erinnern zwar im Aussehen und in der Wanddicke durchaus an die bisher erwähnten Narbenaare (sie sind dickwandig doch meist länger als jene); aber sie unterscheiden sich von ihnen eben dadurch, daß sie nicht bloß als Kranz die Narbe umgeben, sondern weiter von der Narbe abgerückt und über den ganzen Griffel verteilt sind. Auch sie zeigen keinerlei Verholzung.

Am Ende des Griffels befindet sich die Narbe. Bei *Indigofera Dosua*, *Galega officinalis* und *Galega orientalis*, *Robinia pseud-acacia*, *Caragana arborescens*, *Astragalus ponticus* und *A. galegiformis* ist sie ein gerade aufsitzendes, radiär ausgebildetes Köpfchen, das mehr oder weniger von den es umgebenden Randhaaren eingehüllt wird. Bloß als geringe, kaum merkliche Anschwellung des Griffelendes ist die Narbe bei *Amorpha fruticosa* ausgebildet. Sie wird hier durchzogen von dem frei nach außen mündenden, glatten, mit Kutikula ausgekleideten Griffelkanal. Eine kugelige, aber nach der Griffelinnenseite zu geneigte Narbe besitzen *Clianthus puniceus* und *Sutherlandia frutescens*. Erstere Spezies hat eine vollständig ungeschützte Narbe, während die von *Sutherlandia frutescens* von den obersten Haaren der Griffelbürste allseitig umgeben wird. Ebenfalls etwas einseitig nach der Innenseite geneigt sitzt die Narbe von *Swainsonia atrococcinea*. Doch ist sie im Gegensatz zu allen bisherigen Narben, die eine zum Teil bedeutende Anschwellung des Griffelendes bildeten, im medianen Sinn gegen das anstoßende Griffelende verschmälert. Einseitig ist auch die Narbe von *Astragalus cicer*; diese ist nicht als distinktes Köpfchen differenziert, sondern sie stellt einfach die papillös ausgebildete Oberfläche des nur wenig keulig angeschwollenen Griffelendes dar. Die papillöse Ausbildung bezieht sich indes nur auf die Spitze und die etwas schräg zulaufende Vorderseite des Griffels.

Im anatomischen Bau der Narbe sind die *Galegeae* in keinen wesentlichen Punkten von den vorher beschriebenen *Loteae* verschieden. Wir finden hier dasselbe sekretdurchsetzte Gewebe, das allerdings bei den Spezies, wo die Sekretabsonderung in nicht so großem Maße stattfindet, den schwammigen Charakter nicht so deutlich annimmt. Die Abhebung der Kutikula erfolgt in der gleichen Weise wie dort. Erwähnenswert ist noch, daß, ähnlich wie bei den Loteen, an jungen Entwicklungsstadien eine hakenförmige Einrollung des Griffelendes festgestellt wurde.

Einer hier auftretenden Besonderheit wegen sei auf die *Astragalinae* etwas näher eingegangen. Dem, wie schon oben erwähnt, stumpfwinklig vom Fruchtknoten abbiegenden Griffel von *Caragana arborescens* sitzt als kleines, gegen das anstoßende Griffelende etwas verschmälertes Köpfchen die Narbe auf. Sie ist von kurzen Haaren eingefast. Anatomisch zeigt sie folgendes Verhalten (vergl. Figur 8): Die Epidermiszellen, die sich von den etwas höheren Narbenaaren nicht wesentlich in der Form unter-

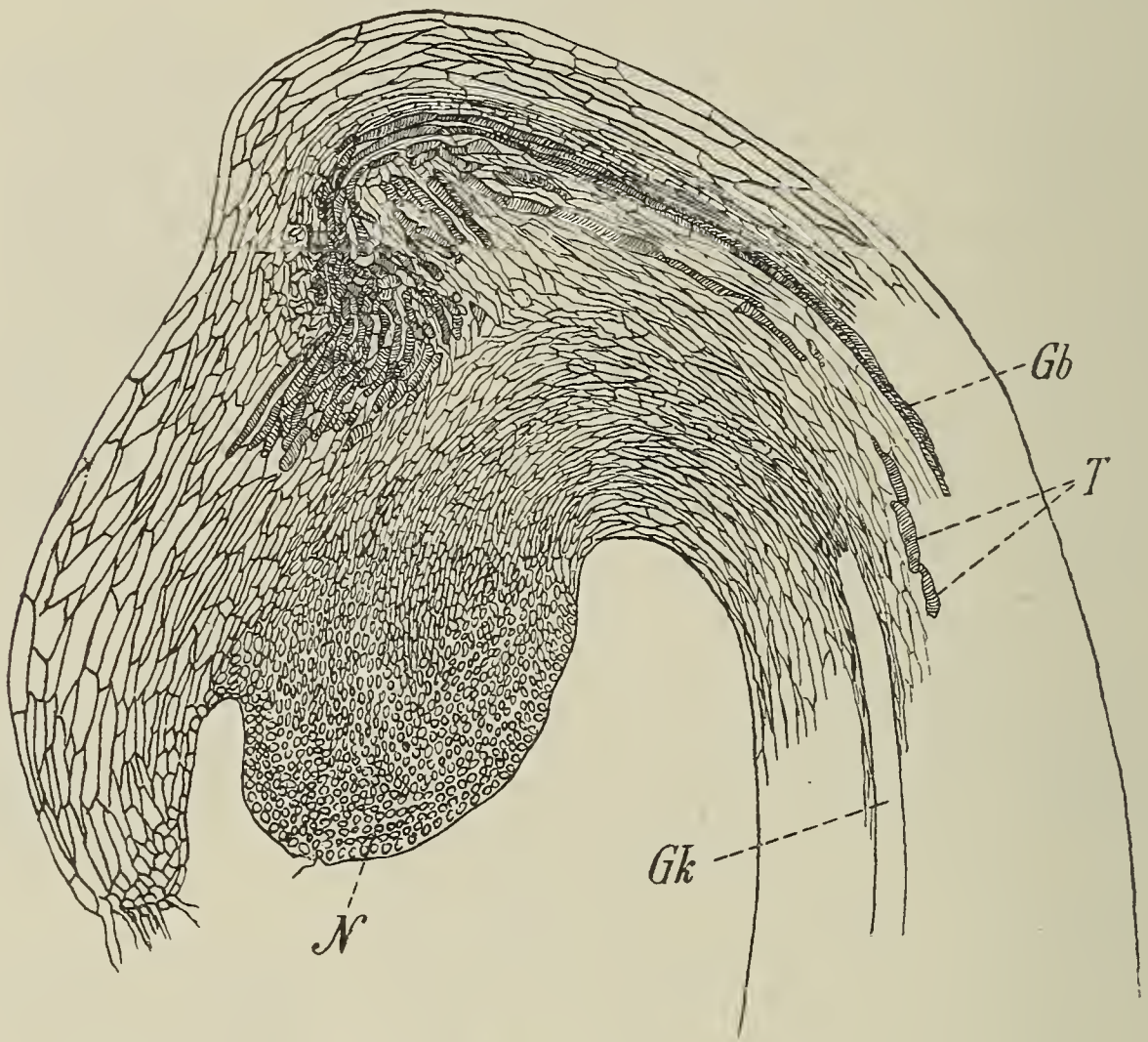
scheiden, sind zylindrisch gestaltete Zellen mit vorgewölbter Kuppe. Sie schließen trotz der Sekretbildung, die zwischen ihnen stattgefunden hat, ziemlich dicht zusammen. Die Kutikula hat sich aber vollständig von ihnen losgelöst und ist als geschlossenes Häutchen abgehoben. Die Sekretbildung setzt sich unter der Narbenepidermis in das Griffelgrundgewebe hinein fort, indem hauptsächlich zwischen den Längswänden der langgestreckten Griffelzellen ebenfalls langgestreckte, schmale, sekreterfüllte Interzellularen auftreten. Dieses sekretführende Gewebe bildet hier einen den Griffel verhältnismäßig weit hinunterreichenden zentralen Strang, der von einem interzellularenfreien Gewebering umgeben wird. Er endet jedoch, ehe der von unten kommende Griffelkanal noch deutlich wahrgenommen werden kann. Dieses im Griffel als zentraler Strang fortgesetzte Gewebe ist auch bei den untersuchten *Astragalus*-arten vorhanden. In anderer Hinsicht zeigen sich jedoch die drei untersuchten Spezies dieser Gattung recht verschieden gestaltet. Was zunächst die Form des Griffels anlangt, ist folgendes hervorzuheben: *Astragalus galegiformis* hat einen dünnen, rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzenden Griffel, bei *Astragalus ponticus* ist er bedeutend länger, fällt mit seinem größten Teil in die Verlängerung des Fruchtknotens und ist erst im oberen Drittel unter einem Winkel von 90° umgebogen. *Astragalus cicer* hat einen bedeutend kräftigeren, nach oben sich allmählich verjüngenden und ebenfalls am oberen Ende erst rechtwinklig umgebogenen Griffel. Auch in der Narbenform zeigen sich beträchtliche Differenzen. *Astragalus galegiformis* hat ein kleines, ziemlich abgeflachtes Narbenköpfchen von derselben Breite wie das anstoßende Griffelende. Seine Ansatzstelle wird durch einen Kranz überragender Haare markiert. *Astragalus ponticus* zeigt eine deutlich durch eine Einschnürung vom Griffel abgehobene und weit als kugeliges, papillöses Köpfchen sich vorwölbende Narbe, die am Grunde von einem Kranz kleiner Randhaare umgeben ist. Wie schon oben hervorgehoben wurde, ist die Narbe von *Astragalus cicer* die papillöse Spitze und schräg daran ansetzende Vorderfläche des etwas keulig angeschwollenen Griffelendes. Betont sei noch einmal, daß wie bei *Caragana* das sekretführende Gewebe der Narbe sich im Griffel noch eine Strecke weit als zentraler, in seinen langgestreckten Interzellularen das Sekret ausscheidender Strang fortsetzt. Hier konnte z. B. bei *Astragalus galegiformis* festgestellt werden, daß der Sekretstrang das Ende des Griffelkanals erreicht; ja er umschließt diesen sogar und begleitet ihn noch ein Stück abwärts.



Figur 8. Längsschnitt durch Griffel und Narbe von *Caragana arborescens*.
 C abgehobene Kutikula.
 J sekretführende Interzellularen des Griffels.
 Vergr. 100.

Zweifellos am meisten Interesse bietet die Gattung *Colutea* der *Galegeae*. Sie nimmt in der Gestaltung des Griffels und der Narbe eine einzigartige Stellung nicht bloß unter den *Galegeae*, sondern unter allen untersuchten *Papilionaceen* ein. Bei Kirchner (Neue Beobachtungen . . . 1886) findet sich schon eine Beschreibung dieses sonderbaren Gynoeceums.

Der Fruchtknoten setzt sich zunächst eine kurze Strecke in gerader Richtung in dem kräftig entwickelten Griffel von elliptischem Querschnitt fort. Dann biegt er jedoch in rechtem Winkel nach hinten um, und bald nimmt sein Querschnitt dreieckige Gestalt an. An den zu beiden Seiten der Hinterseite gelegenen Kanten trägt er nach oben und seitwärts gerichtete Borsten — die Griffelbürste.



Figur 9.

Längsschnitt durch Griffelende und Narbe von *Colutea arborescens*.
Gb Gefäßbündel. *T* Isolierte Tracheiden. *Gk* Griffelkanal. *N* Narbe.
 Vergr. 30.

Am Ende ist der Griffel so eingerollt, daß seine Spitze nach abwärts sieht. Gerade an der Stelle der schärfsten Biegung ist er angeschwollen, um dann im abwärts gerichteten Teil gegen das Ende hin schnell auszukeilen. Auch an der Biegung und noch bis zur Spitze sitzen Haare der Griffelbürste und zwar immer am Rande der Hinterseite. Sie springen hier von allen Seiten in den vom Griffelende gebildeten Winkel vor oder sind nach der Seite gerichtet. In diesem Winkel, schon auf dem abwärts gerichteten Teil, entspringt der Innenseite des Griffels als ein halbkugeliges Zähnchen die Narbe. Daß die in den Winkel vorspringenden Haare, wie

Kirchner annimmt, die Narbe gegen den Pollen der eigenen Blüte schützen, erscheint mir unwahrscheinlich. Sieht man doch an noch nicht besuchten Blüten den vom Griffel gebildeten Haken, in den die Narbe hineinragt, mit Pollen der eigenen Blüte angefüllt und gerade durch die dort vorhandenen Haare ziemlich fest haften.

Der Längsschnitt (vergl. Figur 9) durch die Narbe gibt folgendes Bild: Das Grundgewebe wird aus langgestreckten, dünnwandigen Zellen gebildet. Der Griffelkanal ist bis zu der Stelle, wo die Biegung beginnt, deutlich zu verfolgen. Von da aus führt, seine Fortsetzung bildend, ein aus stark tingierbaren Zellen bestehendes Leitgewebe im Bogen zu der in den Winkelraum vorragenden Narbe und geht in derselben in sekretführendes Narbengewebe über. In der Mediane verläuft ein Gefäßbündel, das bis zum Ende des Griffels mit einem Siebteil ausgestattet ist. Außer diesem Gefäßbündel finden sich aber in größerer Nähe des Griffel-



Figur 10.

Tracheiden aus der Griffelspitze von *Colutea arborescens*.
Vergr. 270.

kanals auf der Vorderseite mehrere isolierte Gefäßstränge; sie sind im allgemeinen halbkreisförmig um den Griffelkanal herum angeordnet. Wie man am Längsschnitt erkennt, verlaufen diese Stränge getrennt vom Hauptbündel bis zur höchsten Stelle des Griffels. Hier vereinigen sich beide und biegen dann plötzlich in der Richtung nach der Narbe hin um. Die Biegung ist begleitet von einer Vermehrung der tracheidalen Elemente. Diese sind, wie der Querschnitt durch die Griffelspitze lehrt, hier etwa kreisförmig angeordnet. Durch die Richtungsänderung wird offenbar eine Störung der Polarität der Gefäßelemente bedingt; man findet nämlich in diesem Teil merkwürdig gestaltete Tracheiden (vergl. Fig. 10), die ähnliche Formen aufweisen, wie sie Vöchting in verkehrt transplantierten Gewebestücken angegeben hat. (Vöchting, 1892, Über Transplantation am Pflanzenkörper.) Schließlich enden die vereinigten Gefäßstränge gerade über der Narbe. Diese ist von kleinen, ziemlich runden Zellen gebildet, die in gewohnter Weise in ihren Intercellularen das Sekret absondern. Ebenso wird die Kutikula in der schon oft beschriebenen Weise über den Epidermiszellen abgehoben. Die Narbe von *Colutea* wird sehr früh angelegt. Sie ist als seitlicher Wulst schon an Stadien zu erkennen, wo von der

Einkrümmung des Griffels noch nichts zu merken ist. Es scheint, als ob sie endständig angelegt und erst sekundär durch stärkeres Wachstum der Vorderseite des Griffelendes auf die Hinterseite gedrängt würde.

Denselben Bau besitzen, wie ich mich an Herbarmaterial überzeugen konnte, auch andere *Colutea*-arten, z. B. *Colutea Pocockii*, *Colutea orientalis* und *Colutea cilicica*.

VII. Hedysareae.

Untersucht wurden bloß Vertreter der *Hedysareae-Coronillinae* und *Hedysareae-Euhedysarinae* und zwar:

Hedysareae-Coronillinae: *Scorpiurus vermiculatus*,
Coronilla varia,
 „ *glauca*,
 „ *Emerus*,
 „ *montana*.
 „ -*Euhedysarinae*: *Hedysarum multijugum*,
 „ *coronarium*,
Onobrychis caput galli,
 „ *sativa*.

Auch die *Hedysareae* bieten nichts wesentlich neues. Wir haben auch hier wieder Formen mit rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzendem Griffel: sämtliche *Coronilla*-arten; einen stumpfen Winkel mit dem Fruchtknoten bildet nur der Griffel von *Scorpiurus vermiculatus*. Der Griffel selbst zeigt rechtwinklige Biegung etwa in der Mitte bei den beiden *Hedysarum*-arten, ferner bei *Onobrychis caput galli*. Im stumpfen Winkel nach hinten gebogen ist in seinem oberen Drittel der Griffel von *Onobrychis sativa*.

Die Narbe von *Hedysarum* zeigt nichts bemerkenswertes. Sie stellt ein winziges, von Haaren umgebenes Köpfchen dar. Die interzellularen Sekreträume sind ziemlich klein, doch wird durch Abhebung der Kutikula über der Narbe ein großer Sekretraum geschaffen.

Bei *Scorpiurus vermiculatus* ist es ein von der Fläche gesehen elliptisches, gegen das Griffelende etwas verbreitertes, papillöses Polster, das die Narbe darstellt. Es sitzt dem Griffel mit schräg nach vorn abfallender Ansatzfläche auf und besitzt keine Randhaare.

Dasselbe schräg nach vorn abfallende Narbenpolster findet sich in der Gattung *Coronilla*, aber nur bei *Coronilla varia*. Auch besitzt diese Spezies den walzigrunden Griffel mit glatter Epidermis von *Scorpiurus*. Dagegen zeigen *Coronilla glauca* und *Coronilla montana* beträchtliche Differenzen. Sie haben einen von hinten nach vorn abgeplatteten Griffel, der in der oberen Hälfte dachziegelartige Vorsprünge seiner Epidermiszellen zeigt. Die Spitze des Griffels ist ein wenig zurückgebogen und trägt auf ihrem wieder verschmälerten und abgerundeten Ende als kleine Anschwellung die köpfchenförmige, gerade aufsitzende Narbe. Es sei darauf hingewiesen, daß die Griffelform dieser beiden Spezies sehr

an die von *Lotus corniculatus* erinnert. Abweichend verhält sich auch *Coronilla Emerus*. Diese Art hat einen nur im untersten Teil etwas abgeflachten Griffel; weiter oben nimmt er runden Querschnitt an. Auch ihm sitzt die Narbe mit schiefer Ansatzfläche auf; doch zeigt dieselbe im Gegensatz zu *Coronilla varia* eine mehr kugelige Form, da ihre Oberfläche viel weiter nach außen vorgewölbt ist. Was *Coronilla Emerus* von ihren sämtlichen Verwandten unterscheidet, ist die Tatsache, daß ihre Narbe an der Basis von kurzen, der Ansatzstelle entspringenden Borsten allseitig umgeben ist. Das mechanische Gewebe dieser Spezies ist wieder ein verholzter, hypodermaler Sklerenchymring mit verholzter Epidermis. Im unteren Teil des Griffels trennt es sich in zwei auf den Flanken verlaufende Sklerenchymleisten, die auf beiden Seiten durch die verholzte Epidermis verbunden sind.

Wegen Verschiedenheit im Narbenbau wollen wir auch noch auf die beiden untersuchten Formen der Gattung *Onobrychis* eingehen. *Onobrychis sativa* gleicht mit ihrem kleinen, von den es umgebenden Narbenhaaren überragten und fast vollständig durch sie verdeckten Köpfchen der Narbe von *Hedysarum*. Dagegen hat *Onobrychis caput galli* eine ganz besondere Narbenform. Die Ansatzstelle wird wieder markiert durch einen Kranz steifer Haare, die aber meist eine eigenartige Form aufweisen. Sie verlaufen von ihrem Grunde zunächst ein kleines Stück dem Griffel parallel nach abwärts, biegen dann um und nehmen jetzt erst eine schräg nach oben weisende Richtung an; ihr unterer Teil erscheint durch diesen Verlauf S-förmig gekrümmt. Zwischen diesen Haaren hindurch tritt die länglich-spitzige Narbe heraus. Sie wird gebildet von langgestreckten Zellen, die ihren seitlichen Verband gelockert haben und so scheinbar nebeneinander herlaufende Zellreihen bilden. Daß auch hier in den Interzellularen reichlich Öl abgeschieden wird, läßt sich durch die Sudanprobe leicht nachweisen.

VIII. Dalbergieae.

Von den *Dalbergieae* stand mir nur Herbarmaterial zur Verfügung. Da dieses sich aber zu eingehender Untersuchung untauglich zeigte, muß ich mich auf die Mitteilung beschränken, daß wenigstens in den Narben öliges Sekret nachzuweisen war. Es waren dies die Narben von *Dalbergia multiflora*, *Pterocarpus violaceus* und *Pterocarpus marsupium*.

IX. Viciae.

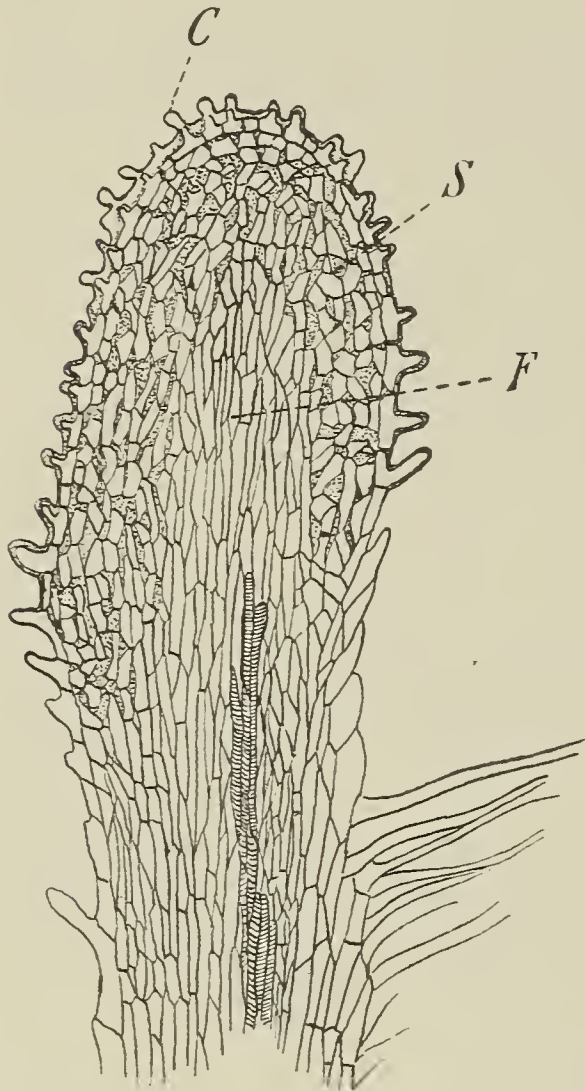
Untersucht wurden Angehörige folgender Gattungen: *Cicer*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Pisum*.

1. *Cicer*. Untersucht wurde *Cicer arietinum*. Diese Spezies bietet mit ihrem schwach gebogenen und der an seinem Ende als kaum merkliche Anschwellung vom Griffel abgesetzten und papillösen Narbe weiter nichts bemerkenswertes. Es sei nur betont, daß von den untersuchten *Viciae* sie die einzige Form ist, die einen glatten, unbehaarten Griffel besitzt.

2. *Vicia*. Untersucht wurden: *Vicia sepium*, *Vicia faba* und *Vicia sativa*. *Vicia sepium* besitzt einen Griffel, der wieder unter rechtem Winkel an den langen Fruchtknoten ansetzt und nur etwa den vierten Teil der Länge dieses letzteren erreicht. Er hat runden Querschnitt und trägt auf seiner Vorderseite, dem Ende genähert, die Griffelbürste. Diese besteht aus dem Haarbüschel, das nach oben einen tellerförmigen Hohlraum bildet. Die von H. Müller auch auf der Innenseite angegebene Griffelbürste beschränkt sich nur auf einzelne Haare, die in ihrer Gesamtheit wohl

kaum als Griffelbürste bezeichnet werden können. Ich verzichte hier darauf, eine genaue Beschreibung der Form und Anordnung der Griffelbürste zu geben, verweise vielmehr für diese und die folgenden Spezies auf die blütenbiologische Literatur, wo diese Verhältnisse eingehend studiert sind.

Dem Ende des Griffels sitzt vollkommen gerade die Narbe auf. Sie hat die Form eines geraden Kreiskegels, der indes auf der Innenseite etwas weiter herabreicht als auf der Außenseite. Die Narbenoberfläche erscheint schon mit der Lupe papillös. Die Papillen sind hier besonders scharf abgesetzte Vorsprünge der Narbenepidermiszellen, die in regelmäßigen Abständen die ganze Narbe bedecken. Der anatomische Bau ist folgender (vergl. Figur 11): Die innere Partie der Narbe wird aus längsgestreckten, gewöhnlichen parenchymatischen Zellen gebildet. Bis in diesen zentralen Teil reicht auch mit einigen Schraubentracheiden das Gefäßbündel des Griffels. Das Grundgewebe geht nach der Peripherie zu in



Figur 11.

Längsschnitt durch die Narbe von *Vicia sepium*.

C abgehobene Kutikula. S Sekretführendes Narbengewebe. F Sekretfreies Grundgewebe.

Vergr. 90.

das typische, von großen, sekreterfüllten Interzellularen durchzogene Gewebe über. Die Narbenepidermiszellen sind flach und wachsen nur mit einem Teil ihrer Oberfläche zu den erwähnten Papillen aus. Diese nehmen von der Spitze der Narbe nach der Basis hin an Länge zu. Auch die Epidermiszellen bilden zwischen ihren Wänden Sekreträume. Um das Verhalten der Kutikula zu studieren, eignen sich am besten Mikrotomschnitte. Frische Schnitte sind ungeeignet, weil das Fett sich wie überall gegen alle Lösungsmittel resistent zeigt und deswegen eine distinkte Färbung der Kutikula

schwer zu erreichen ist. An geeigneten Mikrotomschnitten sieht man aber die zweifellos durch die Sekretbildung losgelöste Kutikula ganze Strecken weit von den Epidermiszellen zusammenhängend abgehoben. Die Teile von ihr, die den Papillen auflagen, bilden, der Form dieser entsprechend, fingerförmige Ausstülpungen in der abgehobenen Kutikula. An älteren Stadien hat gerade an der Spitze der Narbe zwischen Kutikula und Narbe eine größere Sekretansammlung stattgefunden. An dieser Stelle ist es denn auch, wo bei Berührung mit einem festen Gegenstand am ehesten eine Verletzung stattfindet. Bürstet man die Narbe mit einem Pinsel, so sieht man gerade an der Stelle gewöhnlich große Sekretröpfchen hervortreten.

Vicia faba und *Vicia sativa* zeigen denselben Bau. Ihre Narbenköpfchen besitzen nicht die kegelförmige, spitz nach oben zulaufende Gestalt, sondern dieselben haben eine mehr rundliche Form.

3. *Lathyrus*. Untersucht wurden aus der Sektion *Archilathyrus*: *Lathyrus aphaca*, *Lathyrus grandiflorus*, *Lathyrus maritimus*, *Lathyrus pratensis* und *Lathyrus odoratus*; aus der Sektion *Orobus*: *Lathyrus vernus* und *Lathyrus niger*.

Alle untersuchten Formen zeigen einen rechtwinklig vom Fruchtknoten aufsteigenden Griffel, der von hinten nach vorn platt zusammengedrückt ist. Nur die großen Formen *Lathyrus grandiflorus* und *Lathyrus odoratus* besitzen einen wenigstens in der unteren Hälfte runden Griffel. Aber auch darin zeichnen sich diese beiden Arten von sämtlichen untersuchten andern aus, daß ihre flache obere Hälfte links herum um 90° gedreht ist, so daß diese nunmehr seitlich platt gedrückt erscheint. Daß hier eine Drehung in der Tat vorliegt, geht daraus hervor, daß das Gefäßbündel, das im unteren Teil des Griffels median vor dem Griffelkanal liegt, im oberen Teil auf die Seite zu liegen kommt. Gegen das Ende hin pflegt der Griffel sich mehr oder weniger zu verbreitern, um dann meist, wie es bei *Lathyrus pratensis* besonders gut ausgeprägt ist, kurz vor der Narbe wieder schmaler zu werden. Dies ist z. B. bei *Lathyrus aphaca* nicht der Fall, wo demgemäß die Narbe dieselbe Breite hat wie der Griffel in seinem ganzen oberen Teil. Die Griffelinnenseite, von der Stelle ab, wo die Verbreiterung beginnt, ist mit schräg aufwärts gerichteten, meist sehr dicht stehenden Haaren besetzt, die in ihrer Gesamtheit die Griffelbürste bilden. Besonders schön, aus großen, auch nach den Seiten hin ziemlich weit über den Rand vorstehenden, weißen Haaren bestehend, ist die Griffelbürste von *Lathyrus grandiflorus*. Diese Spezies hat im Griffel ein sehr kräftig ausgebildetes mechanisches Gewebe. Im unteren Teil ist es ein ringförmiges, subepidermales Sklerenchym, aus sehr stark verdickten Holzfasern bestehend. In dem flachen Teil verläuft es in zwei getrennten Belegen auf der Vorder- und Hinterseite des Griffels.

Die Narbe wird überall gebildet von dem papillös gestalteten, nach hinten mehr oder weniger rechtwinklig umgebogenen Rand des Griffelendes. Eine Eigentümlichkeit zeigt *Lathyrus ochrus*.

Die kurz vor der Narbe verbreiterte Griffelplatte endet nicht mit einer einfachen, transversal stehenden Narbe, sondern läuft in stumpfem Winkel in eine Spitze aus. Diese etwas ausgezogene Spitze und die den stumpfen Winkel begrenzenden Griffelränder sind nach oben umgebogen und tragen die papillöse Narbe. Oberflächlich betrachtet, scheint so die Narbe aus drei getrennten Teilen zu bestehen, der umgebogenen Spitze und den stumpfwinklig daran anstoßenden seitlichen Rändern. Sieht man aber genau zu, so bemerkt man, daß die drei Lappen doch zusammenhängen. Zur Anatomie der Narbe sei nur bemerkt, daß das umgebogene Griffelende aus dem schwammigen, sekretführenden Narbengewebe gebildet wird, das unter Umständen (*Lathyrus odoratus*) in den Griffel hineinreicht, wo es sich auskeilt. An der papillösen Epidermis findet die Abhebung der Kutikula in gewohnter Weise statt.

4. *Pisum*. Untersucht wurden *Pisum sativum*, *Pisum arvense* und *Pisum elatius*.

Alle drei sind übereinstimmend gebaut. Der seitlich zusammengedrückte, kräftige Fruchtknoten geht an seinem Ende in den senkrecht aufsteigenden Griffel über. Dieser ist zunächst von hinten nach vorn stark abgeplattet, faltet sich dann aber sofort derart zusammen, daß auf der Vorderseite eine tiefe Rinne entsteht, die nach oben zu immer enger wird. Im oberen Teil ist der Griffel etwas einwärts gekrümmt und trägt hier an seiner Innenseite die Griffelbürste. Den oberen Rand des nach vorn zusammengefalteten Griffels nimmt die Narbe ein; diese besitzt dementsprechend eine hufeisenförmige Gestalt. Macht man einen etwas schräg gerichteten transversalen Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels, so bekommt man in der Mitte des Schnittes als schmalen, länglichen Streifen das Grundgewebe des Griffels, das oben nach beiden Seiten hin in die stark vorgewölbten, kreisförmigen Narbenquerschnitte übergeht. Ein Querschnitt durch die ganze Narbe zeigt deutlich deren hufeisenförmige Gestalt. Dazu sieht man auf einem solchen Schnitt, daß nicht das ganze obere Ende des gefalteten Griffels Narbengewebe bildet, sondern daß die vorderen Enden der durch die Rinne gebildeten Flügel davon nicht betroffen werden.

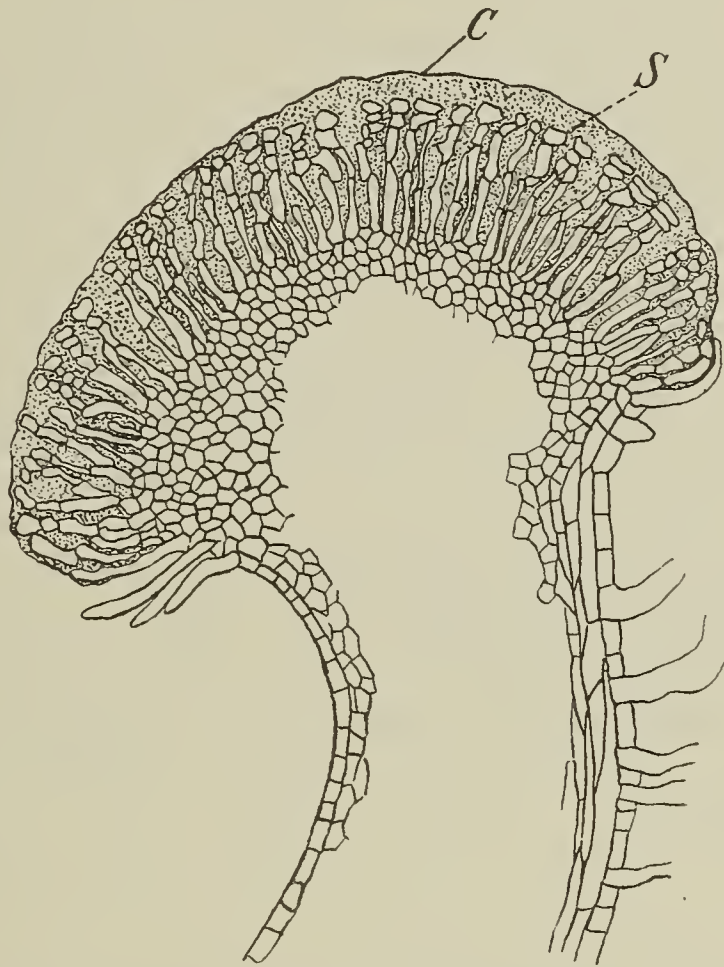
Auch hier ist die Absonderung des Sekrets und die Abhebung der Kutikula die schon oft beschriebene.

X. Phaseoleae.

Untersucht wurden nur Vertreter der *Phaseoleae-Phaseolinae* und zwar: *Phaseolus multiflorus* und *Vigna glabra*.

1. *Phaseolus*. *Phaseolus multiflorus* besitzt einen in fast zwei vollen Windungen spiralig eingerollten Griffel. Das Griffelende trägt eine allseitig gleichmäßig verteilte Behaarung, die auf der konkaven Seite etwas weiter den Griffel hinabreicht. Dem etwas verbreiterten Narbenende sitzt, auf der Konvexseite herablaufend, die von den oberen Haaren der Griffelbürste umgebene Narbe auf. Das Sekretgewebe der Narbe zeigt hier einen eigentümlichen, charakteristischen Bau. Führt man einen Längsschnitt durch den

oberen Teil des Griffels (vergl. Fig. 12), so bemerkt man, daß das Sekretgewebe mit scharfer Grenze an das an der Übergangsstelle aus lückenlos aneinanderschließenden, isodiametrischen Zellen gebildete Grundgewebe des Griffels ansetzt. Die Zellen des Narbengewebes sind palisadenförmig angeordnet. Es bilden jedesmal vier bis fünf übereinanderliegende Zellen senkrecht an das Grundgewebe anstoßende Zellreihen, die zwischen ihren Längswänden die großen, sekreterfüllten Interzellularen gebildet haben. Die direkt an das Grundgewebe anstoßenden Zellen dieser Zellreihen haben hohe, zylindrische Gestalt. Ihre Höhe erreicht meistens schon die Hälfte derjenigen des ganzen Sekretgewebes. An diese schließen dann



Figur 12.

Längsschnitt durch die Narbe von *Phaseolus multiflorus* (jüngeres Stadium).

S Narbensekret. *C* Abgehobene Kutikula. Vergr. 70.

die darüberliegenden Zellen an, deren Höhe nach der Oberfläche hin so schnell abnimmt, daß die beiden obersten im Schnitt rund oder sogar abgeflacht erscheinen. Die direkt unter der Kutikula gelegenen Zellen weisen sogar mitunter breite, scheibenförmige Gestalt auf. Dann bilden sie aber meist den Abschluß zweier oder mehrerer an ihre Unterseite ansetzender, bisher getrennter Zellreihen. Die oberen, abgerundeten Zellen zeigen noch einen größeren seitlichen Zusammenhang als die darunter liegenden zylindrischen. Diese regelmäßigen Verhältnisse lassen sich aber nur an Schnitten jüngerer Stadien deutlich erkennen. Im völlig ausgebildeten Zustande erscheint diese Anordnung verwischt. Die Kutikula wird zusammenhängend auf der ganzen Oberfläche abgehoben.

3. *Vigna*. *Vigna glabra* gleicht in der spiraligen Einrollung des Griffels sehr *Phaseolus*. Im Gegensatz zu dieser Gattung, wo die Narbe auf der konvexen Seite ausgebildet ist, bildet sie hier ein verhältnismäßig weit, etwa drei Millimeter von der Spitze, auf der Konkavseite herablaufendes Polster. Der feinere Bau ist der gleiche wie der von *Phaseolus*.

Als Generalschlußfolgerung aus dem hier untersuchten Material ergibt sich also:

Nur die *Genisteae* sind durch den Bau ihrer Narbe charakterisiert und von den anderen Gruppen verschieden (vergl. die Zusammenstellung Seite 89). Einen Übergang zwischen ihnen und den folgenden Gruppen bilden die *Podalyriaceae*. Die übrigen Unterfamilien lassen sich meist weiter nicht nach ihrer Narbenstruktur diagnostizieren. Ob dies daher rührt, daß der Bau der Narben bzw. des Griffels unabhängig von der Verwandtschaft variiert oder daher, daß die Verwandtschaftsbeziehungen wie bei vielen andern großen Familien so auch bei den *Papilionaceae* wenig durchsichtig sind, das müssen weitere Untersuchungen ergeben. Jedenfalls kann man durchaus nicht behaupten, daß der Narbenbau ein systematisch wertloser Charakter sei, da er ja für bestimmte Gattungen (z. B. *Colutea*, *Tetragonolobus*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Trifolium* u. a.) zweifellos sehr charakteristisch ist und uns dahin geführt hat, *Laburnum vulgare* zu *Cytisus* und *Trigonella caerulea* zu *Melilotus* zu ziehen.

Die Tatsache, daß die Vertreter einer Unterfamilie oft große Differenzen im Bau von Griffel und Narbe aufweisen, legt die Frage nahe, ob diese Differenzen vielleicht ökologisch erklärt werden können. Ehe wir uns aber zu dieser Frage wenden, bleibt noch zu erörtern, bei welchen anderen Familien ein ähnlicher Narbenbau vorkommt.

B. Ähnliche Narben bei anderen Pflanzen.

Es kommen hier natürlich zunächst die beiden andern Familien, die noch zu der Ordnung der Leguminosen gehören, in Betracht, nämlich die *Caesalpinaceae* und die *Mimosaceae*.

I. *Caesalpinaceae*.

Untersucht wurden *Gleditschia triacanthos*, *Cercis siliquastrum* und *Cassia corymbosa*.

1. *Gleditschia triacanthos*. Diese Spezies hat einen kurzen, runden Griffel, der sich am Ende zu der großen, schirmförmigen Narbe verbreitert. Das Narbengewebe besteht aus gewöhnlichen, parenchymatischen Zellen von unregelmäßiger Gestalt. Die Epidermiszellen sind zu längeren oder kürzeren Papillen umgebildet, die meist bis fast zum Grunde isoliert und mit einer Kutikula überzogen sind. Auch hier tritt ein Sekret auf, das die be-

kannte Sudanreaktion gibt. Es konnte festgestellt werden, daß dieses Sekret zwischen Zellwand und Kutikula der Papillen abgesondert und daß dadurch die Kutikula lokal abgelöst wird. Ätheralkohol löst zwar auch hier das Sekret nur teilweise, doch waren so behandelte Schnitte zur Untersuchung geeigneter. Ich sah Papillen, die zum größten Teil noch mit Kutikula bedeckt waren, an denen diese aber infolge der Sekretbildung streckenweise unterbrochen war, so daß die Membran an der Stelle vollständig freilag. Aber nicht bloß an den Papillen, sondern auch an einzelnen Stellen im Grundgewebe der Narbe findet in Interzellularen Sekretabsonderung statt.

Der Griffelkanal durchzieht die Narbe und endet frei nach außen. Im oberen Teil springen auch in ihn dieselben sekretabsondernden Papillen vor. Weiter unten wird der Kanal so eng, daß sie zusammenstoßen und sich aneinander abplatten; schließlich sind sie überhaupt nicht mehr als gesonderte Papillen zu erkennen. Doch ist durch den ganzen Griffel hindurch die Sekretbildung nachweisbar.

2. *Cercis siliquastrum*. Der kräftige, undeutlich vom Fruchtknoten abgesetzte Griffel trägt an seinem etwas umgebogenen Ende als schwache Anschwellung die von oben gesehen kreisförmige Narbe. Die Epidermiszellen der Narbe sind zylindrische Zellen mit vorgewölbter Außenwand, die in jüngeren Stadien fest aneinanderschließen. Bis etwa zur Hälfte ihrer Höhe sind sie fest verwachsen; im oberen Teil sind sie mit Kutikula bedeckt. Zwischen den Epidermiszellen findet nun ebenso wie in dem darunter gelegenen Grundgewebe der Narbe interzelluläre Sekretbildung statt, die den Zusammenhang der Zellen hauptsächlich im peripheren Teil und der Epidermis stark lockert. Auch zwischen Kutikula und Innenmembran der Epidermiszellen tritt Sekretbildung ein, wodurch kappenförmige Abhebung der Kutikula zustande kommt. Das sekretführende Gewebe geht weiter unten in das sekretfreie Leitgewebe über, das, ziemlich scharf umschrieben, den zentralen Teil des Griffels einnimmt. Nur in der Mitte des Leitgewebes längs der Naht der Karpellränder ist auch in tieferen Regionen des Griffels noch Sekretbildung vorhanden.

3. *Cassia corymbosa*. Der schwach gebogene Griffel ist etwas schmaler als der etwa dreimal so lange, stark gekrümmte Fruchtknoten. An dem nach innen geneigten Ende des Griffels sitzt die mit bloßem Auge kaum sichtbare Narbe. Sie besteht aus palisadenförmig nebeneinanderstehenden Papillen, die zugespitzt und stark kutikularisiert sind. Dieselben sind kreisförmig angeordnet und umschließen nach innen trichterartig einen Hohlraum, in welchen der breite Griffelkanal mündet. Die Wandung desselben ist im Anfang glatt; später isolieren sich die Zellen des Griffelkanals und bilden ein schwammiges Leitgewebe. Sekretbildung findet sich weder an den Narbenpapillen noch im Griffelkanal.

Es schließen sich also von den *Caesalpinaceae* nur *Gleditschia* und *Cercis* im Narbenbau enger an die *Papilionaceae* an, während *Cassia* keine Beziehungen zu diesen zeigt. Es wäre von großem Interesse, den Narbenbau anderer *Caesalpinaceae* zu studieren.

II. Mimosaceae.

Untersucht wurden *Acacia lophantha* und *Mimosa pudica*.

Die Narben beider Spezies lassen keinerlei Beziehungen zu der Narbe der *Papilionaceae* erkennen. *Acacia lophantha* hat einen sehr dünnen, fadenförmigen und unregelmäßig gebogenen Griffel. Die etwas verbreiterte Endfläche, die als Narbe fungiert, ist schüsselförmig vertieft, eine Einrichtung, die wohl zum Festhalten des Pollens dient. Bei *Mimosa pudica* hat das Narbenende des Griffels überhaupt keine besondere Ausbildung erfahren, sondern der Griffel endet einfach mit stumpfer Spitze. Von Papillen- und Sekretbildung ist bei beiden absolut keine Spur. Die Zellen schließen sämtlich lückenlos aneinander.

III.

Von den den Leguminosen näher stehenden Familien sah ich mir noch einige Vertreter der *Rosaceae* (*Rubus*, *Potentilla*, *Agri-
monia*) und der *Saxifragaceae* (*Saxifraga*) an. Doch konnte hier nirgends etwas an die *Papilionaceae* erinnerndes im Narbenbau gefunden werden. Das ölige Sekret fehlt hier vollständig.

Sekret in großen Mengen findet sich jedoch auf der Narbe mancher *Crassulaceae*. Konstatiert habe ich es an verschiedenen *Echeveria*-arten, bei *Kalanchoe grandiflora* und *Sempervivum urbicum*. Bei *Echeveria* tritt das Sekret als klares Flüssigkeitströpfchen aus der Narbe aus, bei *Kalanchoe* tritt ebenfalls ein Tröpfchen und zwar von milchweißer Farbe auf. Überall gibt auch hier das Sekret die Sudanreaktion.

Untersuchen wir z. B. *Kalanchoe grandiflora* etwas näher, so sehen wir, daß das Sekret nicht nur auf der Narbe auftritt, sondern daß es auch im zentralen Teil des Griffels, dem Leitgewebe, in langgestreckten Interzellularen gebildet wird. Offenbar wird es aus dem Griffel zwischen den keulenförmigen Narbenpapillen hindurch nach außen gedrückt, so daß es hier als freies Tröpfchen auftritt.

Dieselben Verhältnisse finden sich bei *Echeveria* und *Sempervivum*.

Halten wir nun unter anderen Familien Umschau, ob vielleicht ähnliche Verhältnisse, wie bei den *Papilionaceae* sich vielleicht noch sonst wo vorfinden. Es muß da vor allem die Gattung *Corydalis* erwähnt werden, die wie Jost (1907) gezeigt hat, ebenfalls eine zerreibliche Narbe besitzt. In den Narbenhöckern tritt hier interzellulär ein Harz auf, wodurch eine Lockerung des Gewebes herbeigeführt wird. Für die Details sei auf die Arbeit von Jost verwiesen.

Ich erwähne noch einige Spezies verschiedener Familien, bei denen ich Bildung eines öligen Sekrets auf der Narbe vorfand.

1. *Polygala grandiflora*. Der kräftige Griffel trägt an seinem oberen, hakenförmig umgebogenen Ende als kopfförmige Anschwellung die Narbe. Diese besteht aus einem zentralen, paren-

chymatischen Grundgewebe, dem nach außen hin eine aus der Epidermis gebildete Papillenschicht, etwa ähnlich wie bei *Lupinus*, aufsitzt. Diese Papillen, die nach oben hin schwach zugespitzt sind, schließen aber nicht, wie bei *Lupinus*, fest aneinander, sondern lassen Zwischenräume. Diese Zwischenräume sind mit einem Sekret angefüllt, das ebenfalls die Sudanreaktion gibt. Die Papillen sind nur längs eines sehr kleinen Stückes ihrer Basis miteinander verwachsen. An fertig ausgebildeten Blüten läßt sich erkennen, daß von dieser Verwachsungsstelle ab etwa bis zu halber Höhe die Papillen von Kutikula umschlossen sind. In der oberen Hälfte fehlt sie. Untersucht man jüngere Stadien, so findet man solche, wo sich die Kutikula in handschuhfingerförmiger Gestalt von den Papillen abgehoben hat. Offenbar geschieht dies durch die Sekretbildung. Das Sekret ergießt sich dann in die Zwischenräume zwischen den Papillen.

2. *Rhododendron ponticum*. Der walzenförmige Griffel verbreitert sich an seinem Ende keulig und ist mit ebener Endfläche ziemlich scharf abgeschnitten. Der Griffel wird von einem sternförmigen Griffelkanal durchzogen, welcher der Anzahl der Karpelle entsprechend im Querschnitt fünf- oder auch sechsstrahlige Gestalt besitzt. Nach der Narbe hin nimmt jeder Strahl T-förmige Gestalt an, indem die peripheren Enden seitliche Fortsätze entsenden, die in der Narbe schließlich mit den entsprechenden Fortsätzen der Nachbarstrahlen verschmelzen, so daß hier die fünf oder sechs Zweige des Kanals in einen der Peripherie parallel laufenden, ringförmigen Kanal münden. Dadurch wird die Narbe von einem ganzen System von Spalten durchzogen. An der Oberfläche der Narbe und in diesen Spalten wird nun ein glänzendes Sekret abgesondert. Da im Innern des Gewebes solches Sekret nicht zu finden ist, so ist anzunehmen, daß es von der Epidermis sezerniert wird. Alkoholäther löst auch hier das Sekret nicht vollständig, wie es scheint aber doch zum Teil. An so behandelten Schnitten lassen sich dann auch Fetzen abgehobener Kutikula erkennen. Allem Anschein nach geschieht also hier die Sekretbildung an der Oberfläche unter Abhebung der Kutikula.

3. *Atropa Belladonna*. Von Guéguen wird schon angegeben, daß die zweilappige Narbe der *Solanaceae* mit Papillen bedeckt ist, die oft in ein schleimiges Sekret eingebettet sind, das sich mit Vesuvin tief braun färbt. Ich sah mir nur *Atropa Belladonna* etwas näher an. Man findet tatsächlich auf der mit mehrzelligen, papillenartigen Haaren bedeckten Narbe dieses Sekret in großer Menge; dasselbe gibt wieder die typische Sudanreaktion. Aber nicht nur an der Oberfläche trifft man dieses Sekret an, dasselbe wird auch im Grundgewebe der Narbe interzellular gebildet. Beim Übergang ins Leitgewebe des Griffels hört die Sekretbildung auf. An den Papillen selbst scheint wenig Sekret abgesondert zu werden. Man findet an ihnen höchstens ganz kleine Tröpfchen desselben.

Die Narbe von *Atropa Belladonna* ist nicht zerreibbar. Durch Bürsten mit einem Pinsel wird ihre Struktur kaum angegriffen.

Auch keimen, wie ich mich überzeugt habe, die Pollenkörner auf der unzerriebenen Narbe und dringen ein.

4. *Diervilla floribunda*. Die schirmförmige Narbe ist an ihrer Oberfläche ebenfalls wieder papillös und mit einem Sekret bedeckt, in das die Papillen meist vollständig eingebettet erscheinen. Das Sekret, das sich mit Sudanglyzerin wieder intensiv rot färbt, scheint hier zähere Konsistenz zu haben, als wie wir es sonst vorfinden. In Kalilauge nimmt es schaumige Beschaffenheit an. Wo das Sekret herkommt, konnte nicht sicher festgestellt werden. Auch an älteren Schnitten waren die Papillen noch mit einer Kutikula bedeckt. Man muß annehmen, daß es entweder durch die Kutikula der Papillen hindurch diffundiert oder daß es aus tieferen Schichten stammt und zwischen den Papillen hervorgepreßt wird.

Es zeigt sich, daß ölige Sekrete an der Narbe keineswegs selten sind, und weitergehende Untersuchungen werden sie gewiß in noch größerer Verteilung nachweisen können. Bei allen erwähnten „Nichtleguminosen“ sind aber die Verhältnisse der Narbe doch wesentlich von denen der Leguminosen verschieden. Vor allem zeigt das Fehlen der Zerreibbarkeit bei den *Mimosaceae*, daß man aus gelegentlichem Vorkommen solcher Struktur (z. B. bei *Corydalis*, *Polygala*) keineswegs Schlüsse auf die Verwandtschaft ziehen darf.

C. Oekologie der Papilionaceenblüte.

I. Oekologische Bedeutung der Narbenstruktur.

Bei den *Genisteeae* liegt die Bedeutung der Sekretbildung der Narbenpapillen wohl nur in der Abhebung der Kutikula und Freilegung der Zellulosewand. Es wird dadurch der Saftzutritt oder Feuchtigkeitszutritt durch die Membran hindurch zu den Pollenkörnern ermöglicht, der durch die impermeable Kutikula hindurch nicht stattfinden konnte. Diese Ansicht ist schon von Jost bei *Lubinus albus* ausgesprochen worden.

Das gleiche wird durch die Sekretbildung, wie wir gesehen haben, auch bei den andern Gruppen der *Papilionaceae* bewirkt. Es sei hier auf die ebenfalls von Jost schon vertretene Meinung hingewiesen, daß die Sprengung der Kutikula, die also zur Pollenkeimung notwendig ist, bei den selbstfertilen Arten wahrscheinlich durch die Sekretbildung selbst, bei den selbststerilen Arten aber durch einen mechanischen Eingriff bewirkt wird. Zu dieser Annahme berechtigte die Tatsache, daß das bei spontaner Selbstbestäubung unfruchtbare *Laburnum vulgare* auch dann Früchte ansetzt, wenn der Pollen der eigenen Blüte auf der Narbe zerrieben wird. Einige von mir in dieser Richtung angestellte Versuche überzeugten mich, daß die Unfähigkeit des Pollens, auf der unzerriebenen Narbe zu keimen, auch bei anderen *Papilionaceae* die Ursache der Selbststerilität ist.

1. Zunächst stellte ich eine Reihe von Versuchen mit *Tetragonolobus siliquosus* an. Die ungeöffneten Blüten wurden einzeln in Reagenzgläser eingeschlossen, die unten durch einen Wattepfropfen leicht verschlossen wurden. Nach dem Aufblühen wurden die Narben entweder xenogam bestäubt, sich selbst überlassen oder mit eigenem Pollen bestäubt. Letzteres geschah mit kleinen Hölzchen, die jeweils nur einmal zu dem Bestäubungsgeschäft benutzt wurden. Es ergab sich:

- a) Vier xenogam bestäubte Blüten ergaben alle Früchte. Es wurden in dieser Hinsicht deshalb keine weiteren Versuche angestellt.
- b) Von 11 isolierten, vollkommen sich selbst überlassenen Blüten setzte keine einzige an.
- c) Von 17 mit eigenem Pollen bestäubten Blüten setzten 8 normale Früchte an, während 9 nichts ergaben.

2. *Colutea arborescens*. Zunächst wurden ganze Infloreszenzen in Leinensäcken eingeschlossen und davon einige genau bezeichnete Blüten selbstbestäubt. Über zehn unbestäubte Blüten fielen bald ab, und sämtliche selbstbestäubten setzten Früchte an. Allerdings hatten hier zwei unbestäubte Blüten auch schwach angesetzt, aber sie fielen trotzdem bald ab. Wie ich mich überzeuge, waren auch Pollenschläuche in die Narben eingedrungen. Doch genügten diese jedenfalls nicht, ausreichende Befruchtung zu bewirken. Die künstlich selbstbestäubten reiften ganz normal.

Ich stellte noch einige Versuche mit *Colutea* an, indem ich der Sicherheit halber jedesmal eine Einzelblüte für sich in ein kleines Säckchen einschloß. Im ganzen wurden so zehn Blüten eingeschlossen. Es ergab sich:

- a) Alle sieben, die mit eigenem Pollen künstlich bestäubt wurden, setzten Früchte an.
- b) Die drei unbestäubten fielen bald ab.

3. *Coronilla varia*. Es wurden drei Blütenstände in Glaszylinder eingeschlossen. An zweien wurden einige Blüten autogam bestäubt. Nur an diesen gab es einige Früchte und zwar drei an der einen, vier an der anderen Infloreszenz.

4. *Astragalus cicer*. Sechs Infloreszenzen wurden in Glas-tuben eingeschlossen. Drei sich selbst überlassene ergaben nichts. An den drei anderen, an welchen je eine Anzahl von Blüten autogam bestäubt wurden, setzten je vier Früchte an. Ein derartiger Fruchtansatz muß als außerordentlich reichlich bezeichnet werden, denn an offenen, den Insekten zugänglichen Blütenständen wurden in der Regel nur zwei Früchte gebildet.

Diese Versuche an *Tetragonolobus siliquosus*, *Colutea arborescens*, *Coronilla varia* und *Astragalus cicer* zeigen, daß die Selbststerilität dieser Papilionaceen darauf beruht, daß der Pollen auf der intakten Narbe nicht zu keimen vermag. Der Pollen der eigenen Blüte ist aber imstande Fruchtbildung hervorzurufen, wenn die Narbe zerrieben wird.

Es sei erwähnt, daß ich auch bei einer Reihe von Papilionaceen keine Resultate mit künstlicher Selbstbestäubung erzielte. Es bleibe dahingestellt, ob dies auf wirklicher Selbststerilität beruht, wie wir sie z. B. beim roten Klee haben (Henfrid Witte, 1908), oder ob es vielleicht auf Unvollkommenheiten in der Versuchsanstellung zurückzuführen ist.

Abgesehen von der Aufgabe, die Kutikula abzuheben, sie dadurch zu sprengen oder auch die Sprengung durch äußere Eingriffe zu erleichtern, trägt die Sekretbildung, soweit sie in das Innere des Narbengewebes hineingeht, dazu bei, durch Lockerung desselben ein leichteres Eindringen der Pollenschläuche zu ermöglichen. Diese Seite der Erscheinung kommt wohl bei den meisten Narben der Nicht-Papilionaceen, die interzellulare Sekretbildung zeigen und doch die Eigenschaft der Zerreibbarkeit nicht besitzen, in Betracht, z. B. bei *Echeveria*, *Kalanchoe*, *Atropa Belladonna*.

II. Beziehungen von Griffel- und Narbenbau zur Bestäubungsweise.

Die obigen Untersuchungen haben ergeben, daß zwar die Sekretbildung in den Narben aller *Papilionaceae* vorkommt, daß aber im übrigen die Gestalt der Narbe und auch des Griffels bei fast jeder Spezies anders ausfällt. Bestimmte Beziehungen zu dem gegenwärtig üblichen System der Leguminosen waren aber vielfach nicht zu erkennen. Deshalb drängt sich die Frage auf, ob etwa Beziehungen zu den Bestäubungsverhältnissen durch die Insekten gegeben sind.

Die Bestäubungsverhältnisse der Papilionaceenblüten sind seit Delpino außerordentlich häufig und gründlich untersucht worden. Ein prinzipiell neues Resultat konnte dementsprechend nicht mehr erwartet werden. Immerhin haben die vorstehenden Untersuchungen da und dort einige Details weiter aufzuklären vermocht.

Seit Delpino werden vier Typen von Bestäubungseinrichtungen unterschieden: 1. Die Klappeinrichtung, 2. die Explosions-einrichtung, 3. die Nudelpumpeneinrichtung, 4. die Griffelbürsteneinrichtung. Nicht selten finden sich nun mehrere dieser Einrichtungen in einer einzigen natürlichen Gruppe vor. Z. B. ist die Genisteae-gruppe durch Klapp-, Explosions- und Pumpenblüten vertreten. Ebenso verhalten sich die *Trifolieae*. Bei den *Galegeae* finden wir außer Blüten mit Klapp- und Explosionsvorrichtung auch noch solche mit Griffelbürstentypus. Die *Hedysareae* haben Klapp- und Pumpenvorrichtung. Hiergegen ist die *Loteae*-gruppe nur durch Nudelpumpenblüten vertreten; ebenso haben die *Phaseoleae* nur Griffelbürsteneinrichtung. Die *Vicieae* haben bis auf einen Ausnahmefall, der Klappeinrichtung zeigt, sonst nur Griffelbürstentypus. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß hier nur die von mir untersuchten Arten in Betracht gezogen werden und daß es infolgedessen dahingestellt bleiben muß, ob die nicht untersuchten Gattungen andere, bei den einzelnen Gruppen nicht angegebene Bestäubungstypen besitzen.

1. Es scheint nun zweckmäßig, zunächst die zweifellos sehr natürliche Gruppe der *Genisteae* einmal näher zu betrachten und zu untersuchen, wie Griffel und Narbe durch den Bestäubungsmechanismus beeinflußt werden. Es läßt sich nicht vermeiden, auch etwas weiter auszuschauen und den Bau des Schiffchens und der Staubgefäße in die Betrachtung mit einzuziehen.

a) Bei den *Genisteae* findet sich Explosionseinrichtung bei *Ulex europaeus*, *Genista pilosa*, *Cytisus scoparius*, *Cytisus canariensis* und *Spartium junceum*.

Der Griffel hat im allgemeinen schwach gebogene Form; stärkere Krümmung tritt nach der Explosion ein, in exquisitem Maße bei *Cytisus scoparius*, wo der Griffel sich spiralig einrollt. Es ist bekannt, daß die Explosionseinrichtung dieser Spezies darauf beruht, daß die Staubblattgriffelsäule einerseits und das Schiffchen andererseits entgegengesetzte Spannung aufweisen. Das vorzeitige Losschnellen wird durch den Zusammenschluß der vorderen Schiffchenränder verhindert.

Die Spannung des Griffels wurde etwas näher untersucht bei *Cytisus scoparius*. Es wurden sowohl losgeschnellte Griffel als auch solche, die die Explosionsbewegung noch nicht ausgeführt hatten, der Plasmolyse in starker Kochsalzlösung unterworfen. Letzteres wurde so bewerkstelligt, daß das ganze, noch nicht geöffnete Schiffchen in die Lösung gebracht wurde, nachdem es mit einer Öffnung versehen worden war, damit das Plasmolyticum auch Zutritt zu dem Griffel habe. Es zeigte sich nun einerseits, daß die Krümmung durch Plasmolyse nicht rückgängig gemacht werden kann, andererseits auch, daß durch die Plasmolyse die Einrollung nach Befreiung des Griffels aus dem Schiffchen nicht verhindert wird. Denn stets beim Entfernen des Schiffchens bei in toto plasmolysierten Exemplaren nahm der Griffel die spiralig eingerollte Form an. Es beruht somit die Spannung des Griffels auf einem stärkeren Wachstum der Vorderseite des Griffels, die nach der Explosion zu einer Verlängerung der betreffenden Seite und damit zur Einrollung führen muß.

Die Narbe weist meist die schmale, kammförmige Gestalt auf (*Cytisus scoparius*, *Cytisus canariensis*, *Ulex europaeus*), oder sie hat elliptische Form und sitzt dem Griffel einseitig auf (*Genista pilosa*, *Spartium junceum*). Narbenhaare sind meist vorhanden. Sie neigen entweder über der Narbe zusammen und schließen die Narbenpapillen vollständig ein, oder sie sind bedeutend kürzer als die Papillen selbst und können dann natürlich keinen Schutz für diese abgeben. Keine Narbenhaare finden sich bei *Spartium junceum*; sie sind hier durch einen Kragen verholzter Epidermis ersetzt.

Die Gestalt des Schiffchens ist natürlich der schwach gebogenen Griffelform angepaßt. Es zeigt in den meisten Fällen überhaupt keine Schnäbelung, eine geringe bei *Cytisus scoparius* und *Spartium junceum*.

Es war nun von Interesse zu untersuchen, durch was der Verschluß der inneren¹⁾ Schiffchenränder, durch welchen das Los-

¹⁾ Es sei hier noch einmal ausdrücklich auf die Anmerkung auf Seite 84 verwiesen.

schnellen des Griffels verhindert wird, zustande kommt. Einer genauen Untersuchung in dieser Hinsicht diene *Ulex europaeus*. Daß der Verschuß nicht durch ausgeschiedene Stoffe, etwa Wachs oder ähnliches bewirkt wird, geht daraus hervor, daß weder durch Erwärmen noch durch starke Lösungsmittel (Äther und dergleichen) die Verbindung zu lösen ist. Macht man aber dünne Querschnitte durch die verklebte Zone, so zeigt sich, daß die Kutikula der Schiffcheninnenfläche beiderseits Vorsprünge und Vertiefungen bildet; längs der verklebten Ränder passen die Vorsprünge einer Seite genau in Vertiefungen auf der gegenüberliegenden Seite hinein und umgekehrt. Die Erhabenheiten bilden von der Fläche gesehen keine Zapfen, sondern unregelmäßig verlaufende Leisten. Wir werden diese Verbindung mit Raciborski (Raciborski. 1895) eine Kutikularnaht nennen.

Es lag nun die Frage nahe, wie die Verbindung der anderen Ränder auf der Schiffchenvorderseite, die doch eine festere ist, zustande kommt. Untersucht man daraufhin ebenfalls wieder *Ulex europaeus*, so findet man, daß auf dieser Seite des Schiffchens ein Teil der Epidermiszellen der zusammenstoßenden Blattränder zu Haaren ausgewachsen ist. Der Zusammenhalt beider Ränder wird nun dadurch bewirkt, daß diese Haare sich ineinander verfilzen und ein festes Geflecht bilden. Längs eines schmalen Streifens findet man auch auf der Vorderseite Verklebung der Schiffchenränder durch Kutikularnaht, doch kommt diese weniger als die Haare für die feste Verbindung in Betracht. Es sei erwähnt, daß die Haarverfilzung hier etwa die gleiche Erscheinung ist, wie sie Falck von Viola-Antheren angibt (Falck. 1910). Außer bei *Ulex europaeus* kommt dieser Typus nur noch bei *Spartium junceum* vor.

Eine innigere Verbindung der Petala auf der Schiffchenvorderseite finden wir zum Beispiel bei *Genista pilosa*. Hier legen sich die beiden Kronblätter mit ihren schmalen Rändern fest aneinander; aber sie beschränken sich mit ihrer Verbindung nicht auf eine Kutikularnaht, sondern es tritt teilweise Resorption der Kutikula und feste Verwachsung der Zellulosemembranen ein. Auf Querschnitten findet man demgemäß längs der Verbindungsstelle fest verwachsene Membranpartien, die abwechseln mit nicht resorbierten Kutikularresten.

b) Nudelpumpeneinrichtung zeigen bei den *Genisteeae* *Lupinus* und *Laburnum vulgare*.¹⁾ Beide haben den direkt senkrecht vom Fruchtknoten aufsteigenden Griffel und zentrische, kugelige Narbe. Der sie umgebende Haarkranz neigt aber nicht

¹⁾ Der Bestäubungsmechanismus von *Laburnum vulgare* ist in der Literatur (Kirchner. 1888; H. Müller. 1873) stets als Klappvorrichtung beschrieben. Ich konnte jedoch feststellen, daß zunächst nach dem Aufblühen der Mechanismus von *Laburnum vulgare* entschieden als Nudelpumpe wirkt. Erst durch relativ starken Druck auf die Schiffchenwände erreicht man es, daß diese sich voneinander lösen und die ganze Geschlechtssäule aus dem Schiffchen herausklappt. Zum mindesten ist die Einrichtung als Übergang zur Nudelpumpe zu bezeichnen, so wie es Kirchner bei *Cytisus nigricans* tut.

über ihr zusammen, sondern die Haare stehen sämtlich schräg vom Griffel ab und bilden nach oben hin einen tellerförmigen Hohlraum um die Narbe. Dieser Haarkranz ist schon von Hermann Müller bei *Lupinus luteus* als Schutz der Narbe gegen den Pollen der eigenen Blüte gedeutet worden. Ob ihm diese Funktion wirklich zukommt, scheint mir nach meinen Untersuchungen bei *Lupinus albus* zweifelhaft. Man findet stets in noch unbesuchten Blüten reichlich Pollen auf der unzerriebenen Narbe. Da die Narbe gerade zwischen den Antheren der fünf größeren, inneren Antheren steht, so muß auch unbedingt Pollen der eigenen Blüte auf die Narbe gelangen. Dies muß ja auch möglich sein; wie könnten sonst sich selbst überlassene Blüten fruchten, wie es bei *Lupinus albus* ja sicher der Fall ist? Ob hier der auseinanderspreizende Haarkranz aus der Pumpeneinrichtung erklärt werden darf, etwa als Vorrichtung, die dazu dient, den Pollen in dem Schiffchen nach oben zu drücken, ist deshalb zweifelhaft, weil bei dem großen Umfang der Antheren, die hier als Pumpenkolben wirken, eine Mitwirkung dieser kleinen Fläche kaum in Betracht kommen dürfte. Es sei hier bemerkt, daß als Schutz gegen den Pollen der eigenen Blüte wohl eher die Haare bei *Ulex europaeus* angesprochen werden dürfen, die, wie oben erwähnt, vollständig über der Narbe zusammenneigen.

Der Gestalt des Griffels entsprechend ist das Schiffchen hier geschnäbelt. Die Pumpeneinrichtung verlangt eine festere Verbindung der beiden Schriftchenränder auf der Hinterseite als die Klappeinrichtung. *Lupinus esculentus* hat zum Beispiel auf der Hinterseite dieselbe Kutikularnaht, wie wir sie vorhin beschrieben haben. Aber die Verzahnung ist hier eine so feste, daß sie einen viel besseren Zusammenhalt bedingt. Auf der Vorderseite finden wir die schon erwähnte teilweise Verwachsung der Membran unter Resorption der Kutikula an der betreffenden Stelle. An der Spitze bleibt natürlich das Schiffchen offen, damit hier der Pollen und nachher die Narbe durchtreten kann.

c) Klappeinrichtung endlich weisen bei den *Genisteeae* *Cytisus purpureus* und *Genista sagittalis* auf. *Genista sagittalis* schließt an die Explosionseinrichtung an. Es fehlt nur die entgegengesetzte Spannung von Staubblattgriffelsäule und Schiffchen; eine Explosion ist deshalb nicht möglich. *Cytisus purpureus* schließt an die Pumpeneinrichtung an. Die Form des Schiffchens, Gestalt von Griffel und Narbe sind nicht wesentlich verschieden von *Laburnum vulgare*, nur wirkt der Mechanismus nicht als Nudelpumpe, sondern die Geschlechtssäule klappt schon bei geringem Druck auf das Schiffchen heraus.

Die Klappeinrichtung stellt also bei den *Genisteeae* offenbar keinen einheitlichen Typus vor, sondern man muß sie entweder als Reduktion der Nudelpumpeneinrichtung resp. der Explosionseinrichtung ansehen oder aber als primitives Entwicklungsstadium dieser beiden Typen.

Zusammenfassend kann man also sagen (wenn von der Klappeneinrichtung jetzt abgesehen wird): Es prägt sich die Nudelpumpe

schon in dem rechtwinklig gekrümmten Griffel und in dem geschnäbelten Schiffchen aus, während sich bei der Explosionsvorrichtung der gleichmäßig gekrümmte Griffel vorfindet und das nicht- oder schwach geschnäbelte Schiffchen. Daß diese Gestalt des Griffels für die Explosionsblüten von Vorteil ist, sieht man leicht ein. Es wird durch die gleichmäßige Krümmung die elastische Spannung auf eine größere Strecke des Griffels verteilt. Es sei auch noch darauf hingewiesen, daß wir bei dem Explosionstypus überall die elliptische oder kammförmige Narbe vorfinden, während der Pumpentypus durch eine zentrische, kugelige Narbe ausgezeichnet ist. Es mag dahingestellt bleiben, ob damit ein besonderer Vorteil erzielt wird.

2. Es wird nun von Interesse sein, zu sehen, wie diese beiden Typen in den anderen Gruppen entwickelt sind. Wir werden die übrigen Unterfamilien nun also zusammenfassend unter dem Gesichtspunkte ihrer Bestäubungsmodi betrachten. Vorangestellt sei der Nudelpumpentypus.

a) Nudelpumpeneinrichtung. Dieselbe findet sich in der Gruppe der *Trifolieae* bei *Ononis*, ferner bei sämtlichen untersuchten *Loteae* und bei einigen *Hedysareae* (*Coronilla*, *Scorpiurus*). Es zeigt sich, daß der direkt rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzende Griffel, wie wir ihn bei den Nudelpumpen der *Genisteae* vorfinden, nicht unbedingt notwendig ist. Ein solcher findet sich zwar bei *Tetragonolobus*, *Lotus* und *Coronilla*. Dagegen bildet er einen stumpfen Winkel mit dem Fruchtknoten bei *Scorpiurus vermiculatus*. Der Griffel kann aber auch zunächst den Fruchtknoten gradlinig fortsetzen und erst im oberen Teil eine stumpfwinkliger oder rechtwinkliger Biegung erfahren. Ersteres ist bei *Ononis* der Fall, letzteres bei *Anthyllis vulneraria*.

Auch in Gestalt und Stellung der Narbe zeigen sich große Verschiedenheiten. Narbenhaare sind nirgends zu finden. Aber es kann die Narbe ein vollständig zentrisch ausgebildetes Köpfchen sein (*Ononis hircina*) oder sie kann elliptischen Querschnitt haben und dem Griffel schräg aufsitzen (*Coronilla varia*). Sogar Vertreter einer Gattung können sich in dieser Hinsicht unterscheiden, wie z. B. *Lotus Jacobaeus* und *Lotus corniculatus*.

Von der Schiffchenform läßt sich zusammenfassend nur sagen, daß sie bei allen eine mehr oder weniger deutlich geschnäbelte ist. Im einzelnen ist die Form bei den verschiedenen Spezies verschieden. Betrachten wir in dieser Hinsicht etwas genauer die beiden *Tetragonolobus*-arten. Auf die Verschiedenheit in Gestalt des Griffels und Stellung der Narbe bei *Tetragonolobus siliquosus* und *Tetragonolobus purpureus* haben wir schon im ersten Teil hingewiesen. Dementsprechend sind auch die Schiffchen verschieden ausgebildet. *Tetragonolobus purpureus* hat ein ziemlich langgeschnäbeltes Schiffchen, das sich vor seinem Ende plötzlich etwas verschmälert und so zu einer besonderen Spitze absetzt. Hier und zwar an der Hinterseite ist das Schiffchen offen, und an dieser Stelle tritt der Pollen und auch die gerade an dieser Stelle sich befindende Narbe aus. Nehmen wir auf der anderen Seite *Tetragonolobus*

siliquosus, so weist schon die Narbe nach der entgegengesetzten Richtung, also nach vorn. Das Schiffchen ist hier nicht so lang geschnäbelt, auch ist es am Ende abgerundet. Der Stellung der Narbe entsprechend befindet sich nun der Spalt für den Pollenaustritt nicht an der Hinterseite, sondern auf der Vorderseite des Schiffchens.

Tetragonolobus wurde auch hinsichtlich der Verwachsung seiner Schiffchenränder etwas näher untersucht. Das Schiffchen ist auf der Hinterseite ebenfalls durch Kutikularnaht verklebt. Doch ist die Verbindung der beiden Ränder eine so starke, daß es nicht leicht möglich ist, sie zu trennen. Oft reißt sogar bei dieser gewaltsamen Trennung die Kutikula an einzelnen Stellen ab. Es mag dahingestellt bleiben, ob dies auf einer außerordentlich festen Verzahnung oder darauf beruht, daß hier vielleicht schon teilweise Verschmelzung der beiderseitigen Kutikularschichten eingetreten ist. Die Verbindung auf der Vorderseite ist eine weit innigere. Hier sind die beiden Petala vollständig verwachsen und eine Grenze ist nicht mehr zu konstatieren. Epidermis und Kutikula ziehen über die Verwachsungsstelle hinweg, und darunter liegt das ohne wahrnehmbare Grenze aneinanderschließende Parenchym beider Petala. Es sei gleich hier schon erwähnt, daß diese feste Verwachsung auf der Schiffchenvorderseite bei fast allen anderen Vertretern auch der anderen Bestäubungstypen sich zeigt.

Den meisten hier genannten Pumpenblüten kommt noch eine Eigenschaft zu, die den *Genisteeae* desselben Typus fehlt. Es ist dies die keulenförmige Anschwellung der Filamente direkt unterhalb der Antheren. Diese angeschwollenen Filamente wirken bekanntlich als Pumpenkolben bei dem Auspressen des Pollens aus dem Schiffchen. Untersucht man die Filamente etwa von *Tetragonolobus siliquosus*, die diese Anschwellung in exquisitem Maße zeigen, genauer, so findet man, daß das Gewebe des Filaments in dem verdickten Ende in ein lockeres Parenchym übergeht, das mit großen, luftefüllten Interzellularen versehen ist. Dies Parenchym ist außerordentlich zart, es gelingt deshalb nicht leicht, einen intakten Schnitt durch dasselbe zu bekommen. In der Mitte wird der ganze Staubfaden von einem Gefäßbündel durchzogen. Eine noch stärkere Auflockerung des Gewebes zeigt das angeschwollene Ende der Filamente von *Coronilla Emerus*. Diese geht hier soweit, daß das Gefäßbündel, das die Mitte durchzieht, nur mehr durch netzartig verzweigte Zellstränge mit der Epidermis in Verbindung steht. Bei den hier genannten Nudelpumpen konnte nur bei *Coronilla varia* diese Eigenschaft der Antheren nicht festgestellt werden.

b) Explosionseinrichtung. Dieser Bestäubungstypus findet sich außer bei den betrachteten *Genisteeae* noch bei der Gattung *Medicago* der *Trifolieae* und bei *Indigofera dosua* der *Galegeae*.

Die Griffelformen dieser beiden Explosionsblüten sind nicht nur untereinander vollständig verschieden, sie unterscheiden sich auch beide streng von den *Genisteeae* mit Explosionseinrichtung. Was *Medicago*, auf dessen merkwürdige Griffelform nochmals besonders hingewiesen werden soll, von den *Genisteeae* mit Explosions-

vorrichtung unterscheidet, hat schon Hermann Müller (Befruchtung der Blumen . ., Seite 226) hervorgehoben. Wir wollen das dort gesagte hier kurz erwähnen:

a) Während bei *Sarothamnus* (*Cytisus scoparius*) der lange Griffel allein als losschnellende Feder fungiert, bei *Genista tinctoria* dagegen die Geschlechtssäule nach oben, das Schiffchen mit den Flügeln nach unten gespannt ist, liegt bei *Medicago* die Federkraft fast ausschließlich in den oberen Staubfäden. Der Griffel wird bei *Medicago* also nur passiv bewegt.

β) Die Hemmung, welche die aufwärts federnde Geschlechtssäule in der jungfräulichen Blüte gewaltsam in wagerechter Lage gespannt hält, liegt bei *Medicago sativa* nicht, wie bei *Sarothamnus* und *Genista* in der Verwachsung der hinteren Ränder des Schiffchens, vielmehr in zwei nach vorn und zwei nach hinten gerichteten Fortsätzen, mit welchen die vereinigten unteren Blumenblätter die Oberseite der Geschlechtssäule umfassen.

Das hier gesagte gilt für die untersuchten *Genisteeae* mit Explosionsvorrichtung so gut wie für die von H. Müller erwähnte *Genista tinctoria*.

Ein dritte Art von Explosionsblüte finden wir nun in *Indigofera*. Schon in dem rechtwinklig an den langen Fruchtknoten ansetzenden, gerade aufsteigenden Griffel scheidet sie sich von den anderen. Die Beschreibung des Explosionsvorganges ist schon von Hildebrand (Bot. Ztg. 1866. Seite 74 u. 75.) gegeben. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß der Explosionsvorgang lediglich auf der Spannung des Schiffchens beruht, das beim Losschnellen nach vorn klappt, während die Staminalröhre in ihrer Stellung verbleibt. Das gespannte Schiffchen wird hier wie bei *Medicago* durch zwei transversal und einander entgegengesetzt gerichtete Vorsprünge der Basalteile der Schiffchenpetala am vorzeitigen Losschnellen gehindert. Diese Vorsprünge umfassen die Oberseite der Geschlechtssäule und gleiten erst über dieselbe hinweg, wenn durch Druck auf die Flügel die hinteren Ränder des Schiffchens auseinander weichen.

Das Schiffchen ist auch bei den hier besprochenen Explosionsblüten nicht geschnäbelt. Hingewiesen sei noch darauf, daß die Verbindung der das Schiffchen bildenden Petala auf der Vorderseite auf fester Verwachsung beruht.

c) Griffelbürsteneinrichtung. Sie findet sich bei vielen *Galegeae*, allen *Vicieae* außer *Cicer arietinum* und bei den *Phaseoleae*.

Auch hier treffen wir wieder die verschiedensten Griffelformen an. Am häufigsten tritt wieder der einfach senkrecht an den Fruchtknoten ansetzende Griffel auf: Bei allen *Vicieae*, bei *Robinia*, *Swainsonia* etc. *Sutherlandia* hat stumpfwinklig gekrümmten Griffel und endlich die *Phaseoleae*: *Vigna* und *Phaseolus* spiralig eingerollten Griffel. Was alle einheitlich charakterisiert, ist eben die als Griffelbürste bezeichnete Behaarung des Griffels. Diese kann aber die verschiedensten Formen annehmen. Entweder umgibt die Griffelbürste allseitig, wie bei *Robinia*, *Phaseolus*, *Vigna*, den oberen Teil des Griffels, oder sie ist einseitig ausgebildet. Dann erfüllt

sie entweder die ganze Innenseite des Griffels (*Lathyrus*, *Pisum*), oder es sind nur Haare in bestimmt vorgezeichneten Linien ausgebildet (*Vicia*, *Colutea*).

Form und Stellung der Narbe variiert nun hier am meisten. *Robinia pseud-acacia* hat ein gerade aufsitzendes, zentrisches Narbenköpfchen, *Sutherlandia* schief aufsitzende, zentrische, *Pisum* hufeisenförmig gestaltete, *Vicia* kegelförmig ausgebildete Narbe usw. Jede Gattung ist eigentlich durch eine eigene Narbenform charakterisiert.

Am bemerkenswertesten, ökologisch aber ganz und gar unverständlich ist die Narbe von *Colutea*. Sie sitzt vollständig geschützt in dem von dem übergebogenen Griffel gebildeten Winkel, gleichsam als wollte sie sich gegen jede Fremdbestäubung sichern; und doch ist eine solche gerade notwendig. Kirchner hat zwar den Bestäubungsvorgang durch Insekten beschrieben, doch ist immerhin unverständlich, warum hier diese sonderbare Narbe ausgebildet ist und die Pflanze sich nicht mit einer einfacheren und vielleicht vorteilhafteren Form begnügt hat.

Was die Form des Schiffchens anlangt, so herrschen auch hier große spezifische Verschiedenheiten, auf die wir nicht eingehen wollen. Mit derselben Gestalt des Griffels etwa verträgt sich das nicht geschnäbelte Schiffchen von *Swainsonia*, das mehr oder weniger geschnäbelte von *Robinia*, *Lathyrus pratensis*, *Pisum sativum* und das dazwischen die Mitte haltende Schiffchen von *Colutea* und der *Vicia*arten. Erwähnt sei besonders die der spiraligen Einrollung des Griffels folgende eingerollte Form des Schiffchens von *Phaseolus* und *Vigna*.

Ein Wort noch über die Funktion der Griffelbürste bei *Phaseolus multiflorus*. Außer der eigentlichen Griffelbürste, die unterhalb der Narbe aufhört und den obersten Teil des Griffels etwa einen Millimeter weit freiläßt, ist noch ein Kranz von Haaren vorhanden, der die Narbe umgibt. Nach Kirchner (Flora von Stuttgart) hat dieser Kranz außer der Funktion, die Narbe vor dem Pollen der eigenen Blüte zu schützen, noch die Aufgabe, das in großen Mengen abgesonderte Sekret am Abfließen zu verhindern. Wie schon früher, muß auch hier darauf hingewiesen werden, daß der Schutz vor spontaner Selbstbestäubung durch den Haarkranz ein zweifelhafter ist. Findet man doch auch hier in jungfräulichen Blüten immer Pollen der eigenen Blüte auf der Narbe. Daß dem Haarkranz die andere von Kirchner angegebene Funktion zugeschrieben werden darf, will mir ebenfalls unwahrscheinlich erscheinen. Man findet zwar an schon besuchten Blüten mit zerriebener Narbe die umgebenden Haare mit Sekret vollgeschmiert. Doch zweifle ich, ob ohne den Haarkranz ein Herabfließen des Sekrets stattfinden würde. Andere Narben, die sicher das Sekret in ebenso großen Mengen aufweisen (z. B. *Trifolium*, *Vicia*, *Clianthus*), zeigen keinen Haarkranz.

d) Klappeinrichtung. Dieser Bestäubungsmechanismus ist, wenn man von der Griffelbürste absieht, nicht prinzipiell verschieden von dem eben besprochenen. Es ist wohl auch anzu-

nehmen, daß die mit Klappeinrichtung ausgestattete Blüte von *Cicer arietinum*, wenn wirklich sie eine Verwandte der anderen *Vicieae* ist, eine Reduktionsform des Griffelbürstentypus besitzt.

Weiter findet sich außer bei den besprochenen *Genisteae* Klappeinrichtung noch bei den *Trifolieae*, *Galegeae* und *Hedysareae*. Auch hier sind die verschiedensten Formen von Griffel und Narbe vertreten. Es sei nur erinnert an den langen, fadenförmigen Griffel der *Trifolium*-arten, dessen umgebogenes Ende die Narbe trägt, an den gleichmäßig gebogenen Griffel von *Melilotus*, an den rechtwinklig an den Fruchtknoten ansetzenden von *Galega*, *Astragalus galegiformis*, an den einen stumpfen Winkel mit dem Fruchtknoten bildenden Griffel von *Caragana*, endlich an die Formen, bei denen der Griffel selbst rechtwinklige Biegung zeigt, nämlich *Astragalus ponticus*, *Hedysarum*, *Onobrychis* etc. Hand in Hand mit dieser verschiedenen Ausbildung des Griffels geht die verschiedene Ausgestaltung des Schiffchens. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Klappeinrichtung den primitivsten Bestäubungsmechanismus vorstellt, der Anlehnung an sämtliche andere Typen zeigt, und der sowohl Reduktionsform als niedere Entwicklungsstufe einer der drei anderen Typen darstellen kann.

Sowohl bei den Blüten mit Klappeinrichtung als auch bei denen mit Griffelbürsteneinrichtung ist die Verwachsung der Petala auf der Schiffchenvorderseite fast stets eine vollständige. Nicht ganz feste Verwachsung fand ich nur bei *Robinia pseud-acacia*. Hier greifen die beiden Ränder der Kronblätter etwas übereinander, längs der Verwachsungsstelle zeigen sie nur teilweise Resorption der Kutikula. Eine bloße Kutikularverzahnung, wie sie bei den Explosionsblüten der *Genisteae* auf der Hinterseite des Schiffchens vorkommt, fand ich noch auf der Vorderseite des Schiffchens der zu den *Podalyrieae* gehörigen *Baptisia*, die Klappeinrichtung besitzt. Hier greifen die Ränder ähnlich übereinander wie bei *Robinia*. Doch findet sich längs der Berührungsfläche nur eine einfache Kutikularnaht. Die Verbindung ist hier leicht zu lösen.

Die vier Bestäubungstypen überblickend, kommen wir also zu dem Gesamtergebnis: Nur bei der Griffelbürste kann man am Bau des Griffels den Bestäubungsmechanismus erkennen, bei den drei anderen Typen besteht keine allgemein gültige Beziehung zwischen der Bestäubungseinrichtung und der Gestalt und dem Bau von Griffel und Narbe. Auch die Gestalt des Schiffchens pflegt nicht für einen der Typen eine charakteristische zu sein. Immerhin zeichnen sich Griffelbürste und Nudelpumpe in der Regel durch mehr oder weniger geschnäbeltes Schiffchen aus, und bei gewissen Explosionseinrichtungen und Nudelpumpen sind die Schiffchenpetala nicht nur auf der Außenseite, sondern auch auf der Innenseite mehr oder weniger fest verbunden. Die vier Bestäubungstypen lassen sich mithin nicht durch bestimmte Formen von Griffel und Narbe charakterisieren. Es läßt sich also auch in Fällen, wo ein Griffel anders gebaut ist als bei verwandten Formen, nicht sagen, daß die Abweichung ökologisch erklärt werden könne.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Form des Griffels und der Narbe der *Papilionaceae* ist außerordentlich verschieden. Die Verschiedenheiten können aber im allgemeinen durchaus nicht dazu benutzt werden, um die einzelnen Unterfamilien zu kennzeichnen, und sie weisen auch keine durchgreifenden Beziehungen zu den bekannten vier Bestäubungstypen auf. Dagegen zeigt sich, daß sie für einzelne Gattungen oder Arten sehr charakteristisch sein können.

2. Annähernd das gleiche gilt auch von der Gestalt des Schiffchens.

3. Ganz allgemein aber zeigt der feinere Bau der Narbe eine Eigentümlichkeit, die allen untersuchten *Papilionaceae* und mehreren *Caesalpinaceae*, nicht aber den *Mimosaceae* zukommt. Die Narbe ist nämlich zerreiblich; sie wird schon nach leisestem Druck oder schon mit dem Alter desorganisiert und in einen Klumpen öliger Substanz verwandelt.

4. Die ökologische Bedeutung der Zerreibbarkeit dürfte darin liegen, daß die Pollenkörner so in Berührung mit dem Zellsaft des Narbengewebes gelangen, der ihnen dann die Keimung gestattet. Die Selbststerilität vieler *Papilionaceae* beruht darauf, daß die Pollenkörner ohne eine solche Zerstörung der Narbe die Keimungsbedingungen nicht finden.

5. Über die chemische Natur des Öles läßt sich nicht viel sagen. Bei den *Genisteae* löst es sich schon leicht in Alkohol, bei den übrigen Unterfamilien der *Papilionaceae* zeigt es sich gegen sämtliche Lösungsmittel, selbst gegen Äther, Chloroform, Kalilauge, Javellenwasser etc. resistent.

6. Einigermaßen ähnliche Narbenstrukturen finden sich bei den *Crassulaceae*, die den Leguminosen systematisch nahestehen, ferner bei *Polygala*, deren Blüte eine große habituelle Ähnlichkeit mit der Papilionaceenblüte hat; dann auch noch hin und wieder: *Corydalis*, *Atropa*, *Rhododendron*. Dagegen sind von der Papilionaceennarbe vollständig verschieden diejenigen der verwandten Familien der *Mimosaceae*, *Rosaceae* und *Saxifragaceae*.

Die Bedeutung der Öle der hier genannten Formen dürfte darin zu suchen sein, daß sie, sofern sie nicht wie bei *Corydalis* Zerreibbarkeit bewirken, eine Lockerung des Narbengewebes herbeiführen, das den Eintritt der Pollenschläuche erleichtert, oder daß sie auch bloß die Narbenoberfläche klebrig machen und so das Anhaften des Pollens ermöglichen.

Literatur.

- Behrens, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. [Diss.] Göttingen 1875.
- Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1894. Teil III. 1. Hälfte: *Leguminosae* (Taubert).
- Falck, Über die Syngenesen der Viola-Antheren. (Svensk bot. Tidskrift. Bd. 4. 1910. Heft 1.)
- Guéguén, Anatomie comparée du tissu conducteur, du style et du stigmathe des *Phanérogames*. (Journal de bot. XV. 1901.)
- Hildebrand, Über die Vorrichtungen an einigen Blüten zur Befruchtung durch Insektenhülfe. (Bot. Zeitung. 1866.)
- Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. (Bot. Zeitung. 1907. Heft V und VI.)
- Kirchner, Neue Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtungen einheimischer Pflanzen. Stuttgart 1886.
- Flora von Stuttgart und Umgebung. Stuttgart 1888.
- Beiträge zur Biologie der Blüten. Stuttgart 1890.
- Über die Wirkung der Selbstbestäubung bei den Leguminosen. (Nat. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. 1905. 3, 1.)
- Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.
- Müller, Hermann, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873.
- Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig 1881.
- Raciborski, Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. (Flora. Bd. 81. 1895.)
- Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
- Wettstein, Untersuchungen über die Sektion „*Laburnum*“ der Gattung *Cytisus*. (Österr. bot. Zeitschr. 1890.)
- Witte, Über die Selbststerilität des roten Klees. (Svensk. bot. Tidskrift. Bd. II. 1908. Heft 4.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [BH_27_1](#)

Autor(en)/Author(s): Mönch Carl

Artikel/Article: [Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae. 83-126](#)