

Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.

Von

A. Günthart.

Mit 51 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

- I. Erklärung der früher eingeführten morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Bezeichnungen 62
- II. Zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferenblüte 71
 - 1. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Blütenteile 71
 - 2. Die spätere Entwicklung des Kelches und der Kelchsäcke 79

B. Spezieller Teil: Ergänzende Mitteilungen über Bau, Entwicklung und Funktion der Blütenorgane.

- 1. Zur Systematik der Cruciferen 81
- 2. Vorbemerkungen zu den Einzelbeschreibungen 83
- 3. Einzelbeschreibungen 84

- 1. *Matthiola incana* R. Br. 84. 2. *Hesperis matronalis* L. 86.
- 3. *Malcolmia maritima* R. Br. 86. 4. *Cheiranthus maritimus* L. 86. 5. *Cheiranthus cheiri* L. 87. 6. *Raphanus sativus* L. 88.
- 7. *Eruca sativa* Lam. 89. 8. *Brassica napus* L. 89. 9. *Brassica oleracea* L. 89. 10. *Erucastrum Pollichii* Sch. et Sp. 89. 11. *Sinapis arvensis* L. 90. 12. *Sinapis alba* L. 91. 13. *Diplotaxis tenuifolia* D. C. 91. 14. *Diplotaxis Harra* (Forsk.) Boiss. 92.
- 15. *Crambe cordifolia* Stev. 93. 16. *Zilla myagroides* Forsk. 93.
- 17. *Hugueninia tanacetifolia* Rchb. 94. 18. *Sisymbrium officinale* Scop. 95. 19. *Barbarea vulgaris* R. Br. (*Erysimum Barbareae* L.) 96. *Cardamine* 96. 20. *Cardamine pratensis* L. 96. 21. *Cardamine silatica* Lam. 101. 22. *Cardamine trifolia* L. 102.
- 23. *Cardamine hirsuta* L. 102. 24. *Cardamine amara* L. var. *cymbalaria* Beauv. 104. 25. *Dentaria digitata* Lam. (*Cardamine*

digitata O. F. Schulz) 104. 26. *Dentaria bulbifera* L. (*Cardamine bulbifera* Crantz) 105. 27. *Arabis albida* Stev. 106. 28. *Arabis alpina* L. 107. 29. *Arabis arenosa* Scop. (*Cardamine arenosa* Roth.) 107. 30. *Arabis coerulea* (All.) Haenke. 107. 31. *Arabis verna* (L.) R. Br. 108. *Heliophila* 108. 32. *H. mafubensis* Beauv. 108. 33. *H. amplexicoulis* L. 109. 34. *H. cornuta* Sonder 109. 35. *H. linearis* D. C. 109. 36. *H. rigidiuscula* Sonder 109. 37. *H. squammata* Schlechter. 110. 38. *H. subcornuta* Beauv. 110. 39. *Biscutella laevigata* L. 110. 40. *Capsella bursa pastoris* Moench. (*Thlaspi bursa pastoris* L.) 111. 41. *Hutchinsia alpina* R. Br. (*Lepidium alpinum* L.) 112. 42. *Thlaspi rotundifolium* Gaud. (*Hutchinsia rotundifolia* R. Br., *Lepidium rotundifolium* Reich, *Iberis rotundifolia* L.) 113. 43. *Lepidium sativum* L. 114. 44. *Lepidium campestre* R. Br. 114. 45. *Aethionema saxatile* R. Br. 115. 46. *Iberis umbellata* L. 115. 47. *Iberis sempervirens* L. 115. 48. *Iberis amara* L. 117. *Draba* 117. 49. *D. aizoon* Wahlb. 118. 50. *D. aizoides* L. 119. 51. *D. Majellensis* Kern 119. 52. *D. incana* L. 119. 53. *D. dedeana* Boiss. 120. 54. *D. altaica* Bge. 120. 55. *D. ciliata* Scop. 121. 56. *D. olympica* Sibth. 122. 57. *D. verna* L. (*Erophila verna* E. Mey.) 122. 58. *D. repens* Bieb. 122. 59. *D. hirta* L. 122. 60. *D. contorta* 122. 61. *D. nuralis* L. 122. 62. *Alyssum montanum* L. 122. 63. *Alyssum saxatile* L. 122. 64. *Alyssum argenteum* Vitm. (*A. murale* W. et K.) 123. 65. *Farsetia incana* R. Br. (*Alyssum incanum* L., *Berteroa incana* D. C.) 123. 66. *Farsetia aegyptiaca* Turra. 123. 67. *Lobularia maritima* Desf. (*Alyssum maritimum* Lam.) 124. 68. *Lunaria rediviva* L. 125. 69. *Lunaria annua* L. (*L. biennis* Moench) 125. 70. *Aubrietia purpurea* D. C. 126.

4. Zusammenfassung der oekologisch wichtigsten Resultate 126

C. Allgemeiner Tell.

I. Über die an der Ausbildung der Blütenplastik beteiligten mechanischen Faktoren 131

II. Über die Beeinflußbarkeit des Blühens und der Blühvorgänge.

1. Der Einfluß der Befruchtung 142

2. Der Einfluß äußerer Faktoren.

a. Die Cruciferenblüte unter natürlichen Lebensbedingungen . . 145

Abänderungen bei konstanten äußeren Bedingungen . . . 145

Abänderungen infolge wechselnder Bodenbeschaffenheit . . 146

Erste und letzte Blüten der Vegetationsperiode] 146

Refloration 147

Abänderungen der Blüten in den verschiedenen Vegetationsperioden 147

Abänderungen an demselben Stock bei wechselnder Witterung 147

Lokale Unterschiede im Blütenbau und im Verlauf der Anthese 150

b. Künstlich hervorgerufene Änderungen 151

c. Zusammenfassung: Die Beeinflußbarkeit der Cruciferenblüten. 161

d. Über den Anteil der äußeren Einflüsse am Entstehen der jahreszeitlichen und lokalen Unterschiede 164

e. Ziele der weiteren Forschung 165

Literaturverzeichnis 166

A. Einleitung.

I. Erklärung der früher eingeführten morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Bezeichnungen.

Um einen knappen und exakten Ausdruck zu ermöglichen, werden in dieser Schrift die vom Verf. für die Morphologie der Cruciferenblüten früher [Prinz.¹⁾ und Arab.²⁾] definierten Bezeichnungen verwendet. Sie seien zunächst, um die späteren Darstellungen selbständig lesbar zu machen, in sachlichem Zusammenhange, soweit möglich, kurz wiederholt; der Leser, dem die eine der beiden angegebenen Schriften bekannt ist, mag sich die Durchsicht dieses Abschnittes I ersparen. —

Die medianen, d. h. die vorderen und hinteren Sepala der Cruciferenblüte sind gehoben, d. h. auf dem kegelförmigen Blütenboden höher oben eingefügt, als ihrer Stellung als zweitem, innerem Sepalenkreis entspricht. Wenn diese Hebung stark ist, so werden

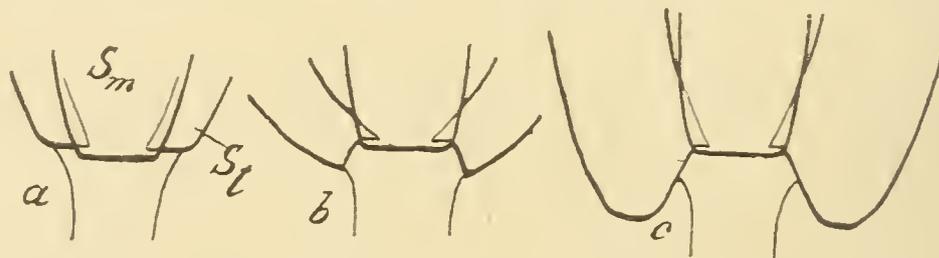


Abb. 1. Die Hebung der medianen Blütenteile.

a Kelchwurzel einer Cruciferenblüte ohne Medianhebung, b und c mit Medianhebung: in b echte, in c echte und unechte Kelchsäcke (schematisch).

auch die Wurzeln der übrigen medianen, d. h. in der Nähe der Medianachse entspringenden Blütenteile, der Petalen und der inneren Staubblätter, emporgehoben; wir sprechen einfach von Blüten mit geringer (Abb. 1 a) oder starker (1 b und c) Hebung der medianen Blütenteile. Ferner wirkt die Hebung der medianen Kelchblätter auch auf die benachbarten lateralen ein. Da jene nämlich die letzteren decken, so ziehen sie die Ränder derselben bei ihrer Hebung mit empor. Dadurch entstehen an der lateralen Stamina die bekannten Kelchsäcke.

Diese Kelchsäcke nannten wir echte (Abb. 1 b). Sie stehen in der angeführten Weise mit der Hebung der medianen Sepala in Korrelation. Sie sind innen am Grunde nie hohl, sondern durch die lateralen Staubblätter und Honigdrüsen ausgefüllt. Von ihnen lassen sich die unechten Säcke leicht unterscheiden. Dieselben

¹⁾ Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie. Jena 1910.

²⁾ Beitrag zu einer blütenbiologischen Monographie der Gattung *Arabis*. (Biblioth. botan. H. 77. 1912.) Diese beiden Schriften werden auch weiterhin unter diesen Abkürzungen zitiert werden.

entstehen, indem sich die seitlichen Sepalen unmittelbar über ihrem Grunde noch stärker nach unten und außen vorwölben. Diese Säcke sind hohl. Daß sie durchaus nicht immer als Safthalter („Honigsäcke“) funktionieren, sondern in sehr vielen Fällen ohne ökologischen Wert sind, hat Verf. früher [vgl. C. C. S.¹⁾ auf S. 37 und Prinz. etc. S. 144] nachgewiesen. Echte und unechte Säcke kommen am häufigsten zusammen vor (Abb. 1 c). Die Gesamt-Aus-

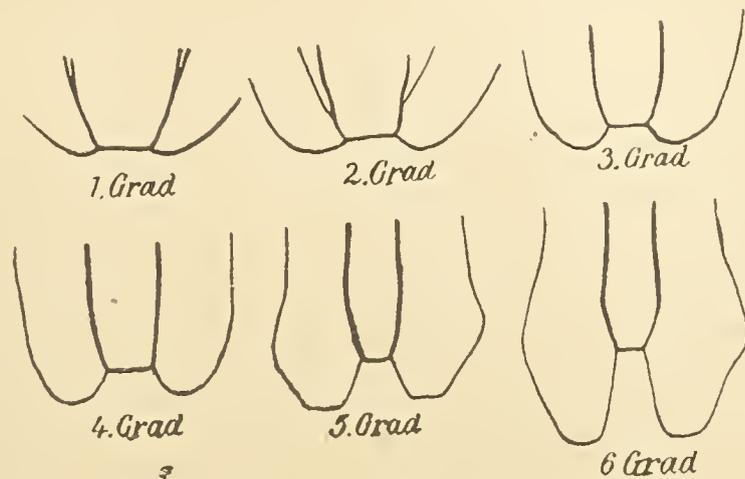


Abb. 2. Die Größe der Kelchsäcke (schematisch).

buchtung des Kelchgrundes erreicht dann oft bedeutende Dimensionen. Es wurden hierfür die in Abb. 2 dargestellten Gradabstufungen eingeführt.

Die seitlichen Kelchblätter besitzen ziemlich breite, die Basis des Blütenbodens weit umfassende Wurzeln. Die medianen Sepala sind oft ebenfalls breit, oft aber auch nur mit kurzen Wurzeln



Abb. 3. Die Kelchwurzel der gehöbeneden Cruciferenblüte. Mediane Sepala *a* mit kurzen, *b* mit breiten, *c* mit breiten und nach innen (oben) gekrümmten, *d* mit breiten und nach außen gekrümmten Wurzeln (schematisch.)

eingefügt (Abb. 3). Im letzteren Falle sind die Wurzelflächen manchmal in der Mitte stärker gehoben als zu beiden Seiten, also nach innen gekrümmt, oft aber, namentlich wenn starke mediane Drüsen vorhanden sind, auch umgekehrt nach außen gekrümmt.

Die 4 inneren, längeren Staubblätter liegen dem Fruchtknoten dicht an und bilden mit ihm zusammen eine, die ganze Blüte durchziehende Längsscheidwand, welche die Kronöffnung in 2 „Blüten-

¹⁾ Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga*. (Biblioth. botan. H. 58. 1902.) — Auch diese Schrift des Verf. wird im Nachfolgenden stets mit der oben verwendeten Abkürzung bezeichnet werden.

eingänge“ zerlegt (vgl. z.B. Abb. 29 e). Bei den meisten Blüten kann das Insekt nur an diesen beiden Stellen in die Blüte eindringen. Jeder dieser beiden Eingänge wird aber von den stäubenden Innenseiten je dreier Antheren flankiert. Die innern Staubblätter drehen sich nämlich in den meisten Blüten mehr oder weniger in dem aus Abb. 12 u. 29 ersichtlichen Sinne, d. h. gegen die benachbarten äußern hin. Diesen Merkmalen, die Verf. zuerst in C. C. S. beschrieben hat, kommt also unzweifelhaft ein ökologischer Wert zu,

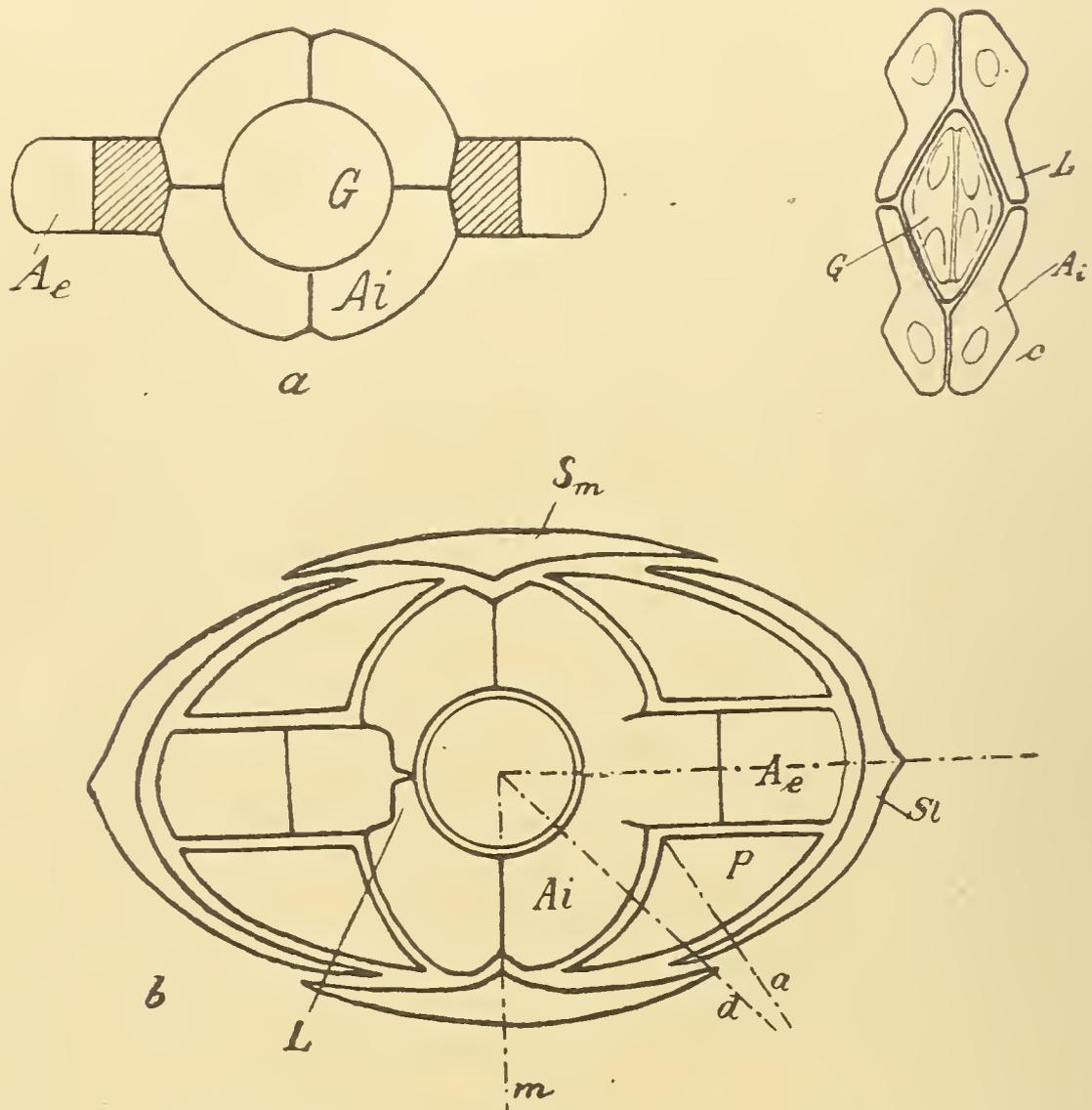


Abb. 4. Schematische Querschnitte durch den Blütengrund der Cruciferen. (Der Schnitt b ist etwas schief geführt, die linke Hälfte liegt etwas höher als die rechte.)

G Stempel, *Ai* innere, *Ae* äußere Staubblätter, *m* Medianachse, *t* Transversalachse der Blüte, *a* Achse der Kronblattwurzel *P*, *Sm* mediane, *St* laterale Sepula.

wenn auch die Größe desselben in den einzelnen Fällen stark wechselt.

Um die Entstehung dieser Blüteneingänge mechanisch zu begreifen, führen wir einen Schnitt quer durch die Fruchtknotenbasis (Abb. 4 a). Dieser trifft die seitlichen Stamina schon beträchtlich über ihren Wurzeln, da die letzteren weit außen (unten) liegen. Zwischen ihnen und dem Stempel befinden sich die seitlichen Gewebepartien des Blütenbodens, die in der Abbildung schraffiert sind. Wegen dieser stark nach den Seiten verschobenen Stellung der äußeren Staubblätter ist der gesamte Querschnitt

durch den Blütengrund nicht isometrisch, sondern transversal verbreitert. Die Abbildung 4a entspricht jedoch der Wirklichkeit noch nicht, weil bekanntlich [Wretschko (111)¹⁾ und Prinz. etc. S. 25, vgl. jedoch auch Klein (55)] die Wurzeln der inneren Staubblätter der Cruciferen nicht diagonal liegen, sondern vorne und hinten gegen die Medianachse der Blüte hin zusammengeschoben sind. Die folgende Abbildung 4b trägt dieser Tatsache Rechnung. Jene seitlichen Gewebepartien sind hier noch größer, weil die Wurzeln der inneren Stamina bei der Transversalachse nicht mehr zusammenstoßen (Abb. 4b rechts). Allerdings gilt dies nur für die unterste Region der Blüte: schon ganz wenig höher oben überwallen nämlich die inneren Staubblätter mit den Fortsätzen L ihrer Filamente die innersten, dem Stempel benachbarten Teile der seitlichen Gewebepartien (Abb. 5b links).

In den Diagonalen liegen nun die 4 Kronwurzeln. Aber sie füllen die Räume, die ihnen hier zur Verfügung zu stehen scheinen,

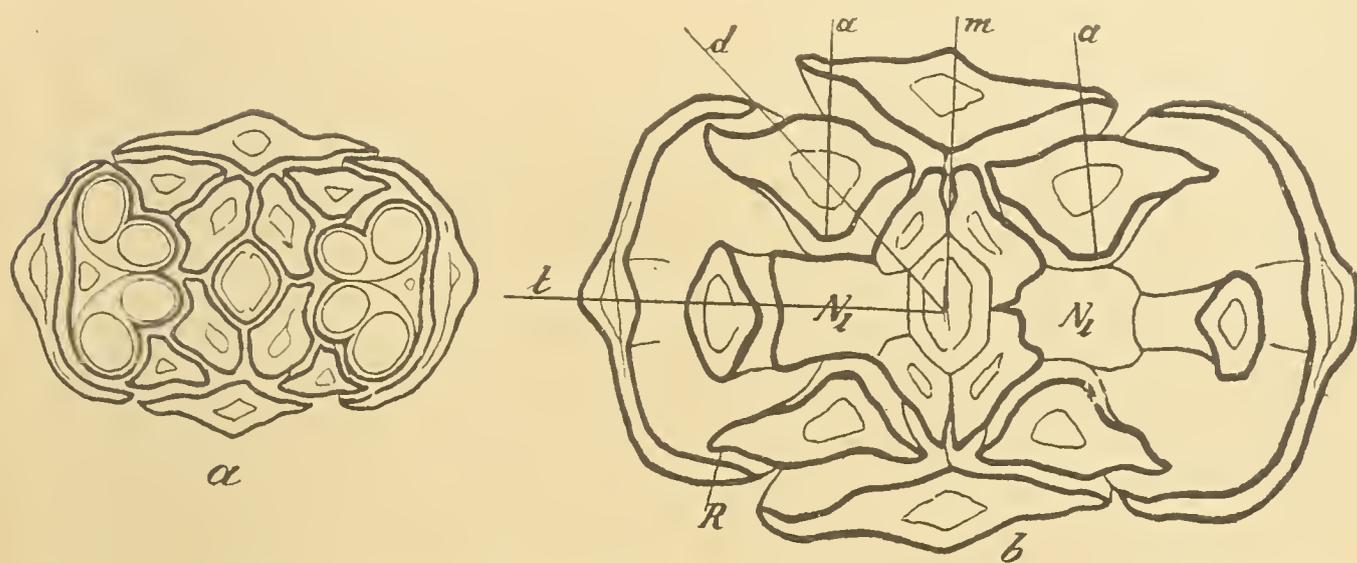


Abb. 5. Querschnitt durch eine Knospe (a) und eine Blüte (b) von *Raphanus sativus*. Blütenachsen und Achsen der Kronwurzeln sind wie in der vorigen Abbildung bezeichnet. Die seitlichen Gewebepartien des Blütengrundes sind hier durch große laterale Nektariendrüsen (N_2) ausgeführt.

nicht so, wie dies Abb. 4b darstellt, ganz aus, sondern sie sind sehr stark nach vorne und hinten verschoben, wie aus der, nach einem Mikrotomschnitt gezeichneten Abb. 5b zu entnehmen ist, so daß zu beiden Seiten der Blüte weite Höhlen offen bleiben. Diese Höhlen werden verständlich, sobald wir dieses Bild vergleichen mit einem durch eine Knospe geführten Querschnitt (Abb. 5a): Hier sehen wir diese Höhlen genau ausgefüllt von den beiden, schon sehr früh mächtig entwickelten, aber noch ganz filamentlosen Beuteln der seitlichen Staubblätter. Wenn sich die beiden Beutelhöhlen später durch Längenwachstum der Blütenteile, die ihre Umgrenzungen bilden, in die Länge strecken, so gehen aus ihnen die beiden bereits erwähnten, dem besuchenden Insekt als Zufahrten dienenden „Blüteneingänge“ hervor.

¹⁾ Die Zahl bezeichnet die Nummer des Literaturverzeichnisses.

Welche Wirkung die beiden seitlichen Beutel auf die Stellung der Kronblätter haben müssen, leuchtet ohne weiteres ein: Die Achse *a* der Petalenwurzel, die schon infolge der stark verbreiterten Gestalt des Blütengrundes aus der Richtung der Diagonalachse der Blüte *d* abgelenkt war (Abb. 4b rechts unten), nähert sich, wie Abb. 5b zeigt, noch mehr der Medianrichtung *m*. Die seitwärts gewendeten Ränder *R* der Petalen werden durch die beiden seitlichen Antheren oft etwas umgekrepelt, wie Abb. 5b und die in Abb. 6 wiedergegebene Seitenansicht der Staubbeutelhöhle von *Raphanus sativus* zeigen.

Die überwallenden Fortsätze *L* der Wurzeln der inneren Staubblätter strecken sich später bei vielen Arten zu langen Fila-

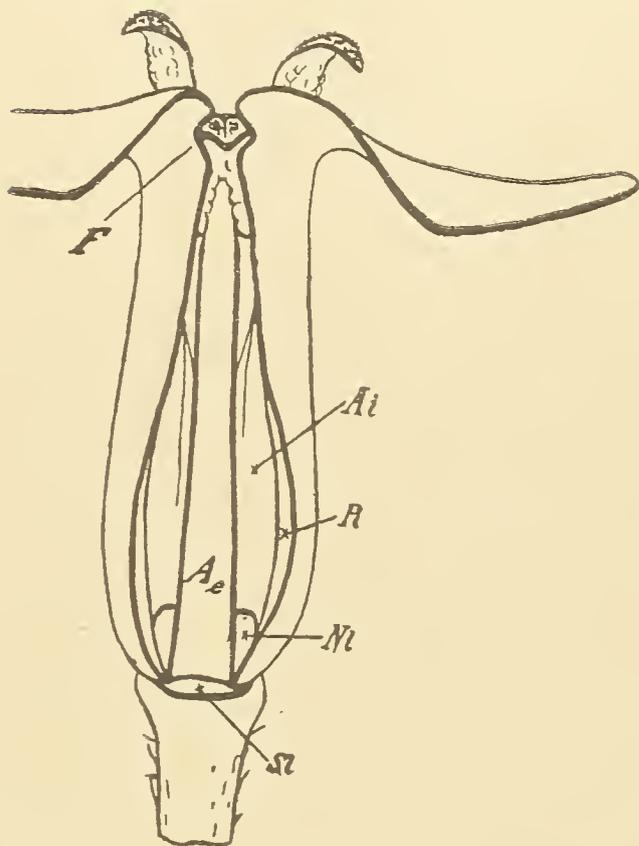


Abb. 6. Beutelhöhle von *Raphanus sativus* von der Seite gesehen. Der Kelch ist entfernt. Bezeichnungen wie in den vorigen Abbildungen. Die Abb. zeigt den eng zwischen die Petalenränder eingezwängten Beutel des seitlichen Staubblattes: es entstehen an dieser Stelle der Petala oft kleine Fältchen *F*.

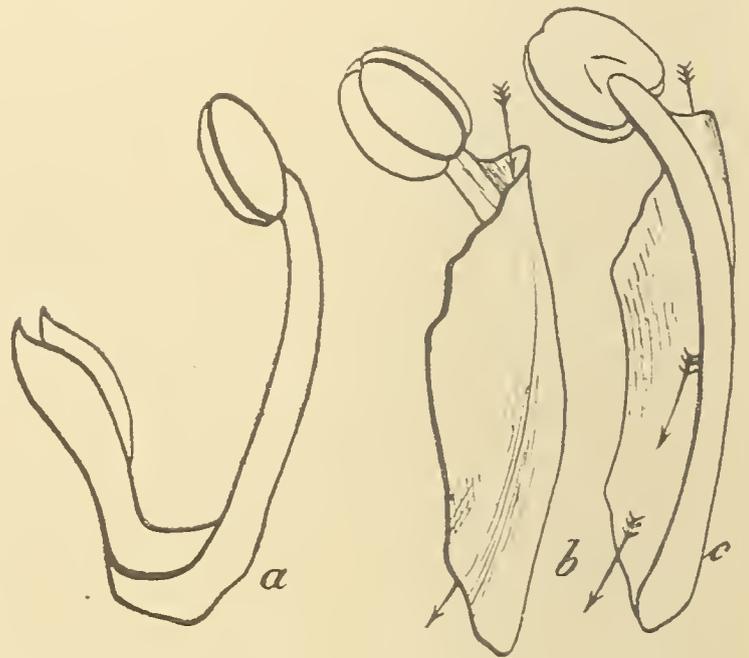


Abb. 7. Die Filamentleisten von *Alyssum montanum*. *a* äußeres (seitliches), *b* inneres Staubblatt, letzteres von innen und von außen gesehen. Die Pfeile bezeichnen den Weg des Saugrüssels des besuchenden Insektes.

mentleisten. Namentlich bei der breitwandigen *Siliculosae* entwickeln sich diese oft außerordentlich stark, denn hier werden die eigentlichen Filamentwurzeln, wegen der starken dorsoventralen Entwicklung des Stempelquerschnitts, sehr weit nach vorne und hinten verschoben, so daß für die Leisten viel Raum disponibel wird (Abb. 4c). In der Abbildung 7 sind die Leisten von *Alyssum montanum* dargestellt. Die Außenseiten der Leisten der inneren Stamina zeigen hier leicht spiralig verlaufende Furchen, welche von den Insekten oft als Führungskanäle für ihren zum Nektar

vordringenden Saugrüssel benutzt werden. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß alle diese, oft so komplizierten Formen durch mechanische Beeinflussung seitens der benachbarten Blütenteile entstanden sind.

Schon in C. C. S. hat Verf. (S. 33) darauf hingewiesen, daß der Kronteller der Kreuzblütler (Abb 8) nicht immer strahlig-kreuzförmig gebaut ist, (b), sondern daß bei sehr vielen Arten

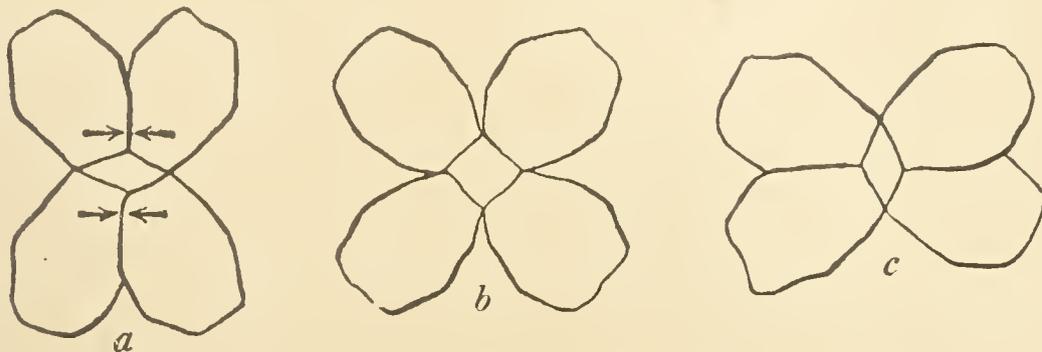


Abb. 8. Der Habitus des Krontellers.

die Petalen zu beiden Seiten auseinanderweichen, so daß sie sich dort nicht mehr berühren. Früher nahm man an, dieser dorso-ventral gestreckte Habitus (a) sei nachträglich entstanden, oder stelle wenigstens ein charakteristisches Merkmal einer hochentwickelten oder besonders zweckmäßig eingerichteten Cruciferenblüte dar. In Prinz. etc. wurde aber gezeigt, daß er im Gegen-

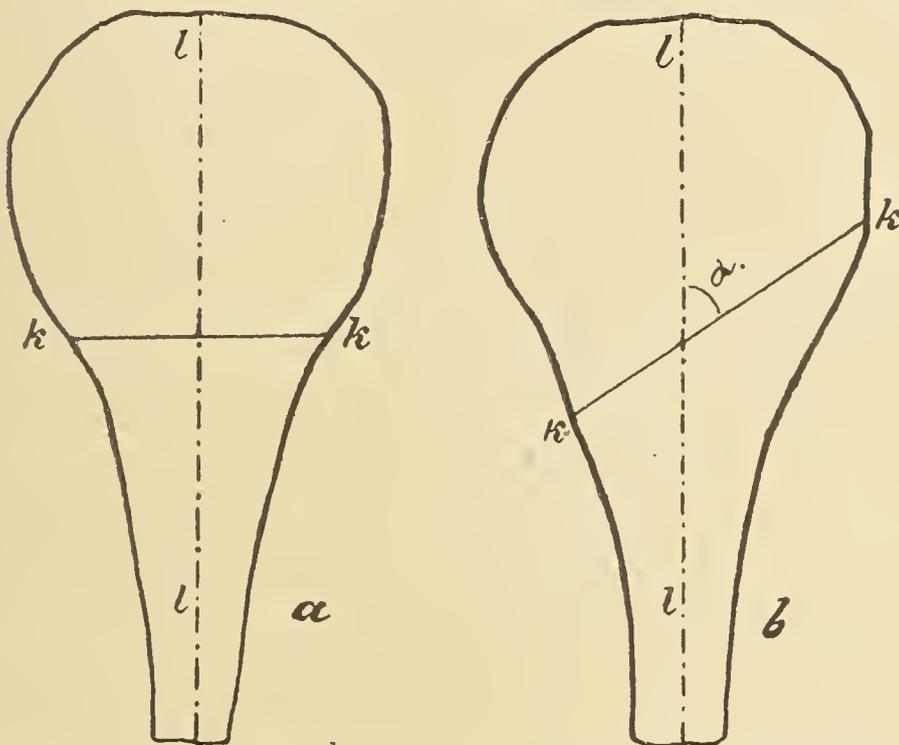


Abb. 9. Die Petalenfaltung der Cruciferen.

teil der Habitus der einfachern Blüten dieser Familie ist und daß aus ihm der transversal gestreckte (c), aber auch der strahlig-kreuzförmige, nur infolge weitergehender Veränderungen entstehen:

Der entscheidende Einfluß auf die Form des Krontellers geht schon vom Blütengrunde aus. Da nämlich, wie wir feststellten, die Achsen a der Petalenwurzeln nicht diagonal, sondern beinahe parallel der Medianachse verlaufen, so muß, wenn die Petala sich

beim Öffnen der Blüte normal, d. h. so falten, daß die Falte *kk* (Abb. 9) senkrecht zur Längsachse *ll* des Kronblattes steht, ein dorsoventral gestreckter Kronteller entstehen. Während der Umfaltung üben zwar die in der Medianachse aufeinander stoßenden Plattenränder seitwärts in der Richtung der in der Abb. 8a eingetragenen Pfeile wirkende Kräfte aufeinander aus, die, wenn sie nicht durch andere Kräfte gehemmt werden, eine Schiefseitwärtsfaltung der Petalen zur Folge haben. Diese Art der Faltung ist in Abb. 9b dargestellt. Der spitze Winkel α ist

| Habitus des Krontellers | Querschnittsform des Nagels | | |
|-------------------------------|---|--|--|
| | gerade | nach außen gekrümmt | nach innen gekrümmt |
| dorsoventral gestreckt |  rhombisch (häufig) |  oval (häufig) |  geschweift (häufig) |
| strahlig- kreuzförmig |  quadratisch |  rund] |  quadratisch- geschweift (selten) |
| transversal gestreckt |  verkehrt-rhombisch |  verkehrt-oval selten |  verkehrt geschweift selten |

Abb. 10. Die Kronöffnung der Cruciferen.

dem benachbarten seitlichen Staubblatte zugewendet, so daß also Verschiebung der Platte nach der Seite der Blüte hin erfolgt, — man veranschauliche sich den Vorgang durch ein einfaches Papiermodell! — und somit ein strahlig-kreuzförmiger, bei stärkerer Schiefseitwärtsfaltung sogar ein transversal gestreckter Kronteller entsteht. In der Regel werden jene seitwärts gerichteten Schubkräfte aber gehemmt und dadurch der ganze Vorgang der Schiefseitwärtsfaltung unmöglich gemacht, und zwar durch die seitlichen Stamina, die mit ihren Beuteln zur Zeit des Öffnens meistens ge-

rade in der Kronöffnung stecken (Abb. 6) und sehr oft federnd nach außen drücken (vgl. unten S. 86, 89 u. 133). Diese schieben während des Öffnens der Blüte die Platten wieder von sich weg und zwingen sie so, bei der normalen Faltung zu bleiben. Sitzen jedoch diese Beutel zur Öffnungszeit noch unter der Kronöffnung, so erfolgt die Faltung normal, in einzelnen Fällen sogar schief-einwärts, so daß ein weniger oder mehr dorsoventral gestreckter Kronteller entsteht.

Durch die Schiefseitwärtsfaltung wird also der Einfluß der Medianstellung der Achsen *a* der Petalenwurzeln aufgehoben. Diese Kompensation erfolgt in einzelnen Fällen auch noch auf andere Weise (vgl. Prinz. etc., S. 146), insbesondere durch Verlagerung des Nagels, d. h. dadurch, daß die Nagelquerschnitte in höheren Regionen der Blüte sich mehr und mehr drehen, bis die Achse *a* schließlich diagonal steht, so daß dann schon bei Normalfaltung ein strahlig-kreuzförmiger Kronteller resultiert. Namentlich bei

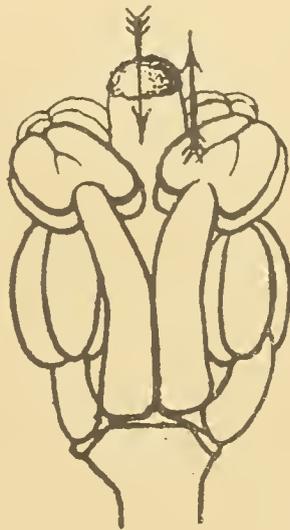


Abb. 11. Stempel und Staubblätter einer Cruciferenknospe von vorn gesehen, schematisch. Die relative Bewegung der Beutel der inneren Staubblätter gegen den Stempel ist durch Pfeile angedeutet.

schlanknageligen Formen, wie *Matthiola* und *Aubrietia*, kommt diese Erscheinung vor.

Die Form der Kronöffnung, die übrigens nur bei scharfer Umfaltung der Petala deutlich erkennbar ist, hängt nicht von der schiefen oder normalen Faltung, sondern von der Stellung der Petalenwurzeln im Blütengrunde und der Querschnittsform des obersten Teils des Nagels ab. Die verschiedenen möglichen Formen der Kronöffnung sind in der Abb. 10 zusammengestellt.

Einige Zeit vor dem Öffnen werden die Beutel der längeren, inneren Staubblätter infolge der Streckung der Filamente rasch gehoben und gegen das noch geschlossene Gewölbe der Blütenhülle gepreßt und dadurch vorübergeneigt und seitwärts gedreht, so daß ihre oberen Teile in die über den Beuteln der seitlichen, kürzeren Staubblätter befindlichen freien Räume zu liegen kommen. Wir nennen die vor dem Öffnen der Krone stattfindende Streckung

primäre Filamentstreckung, die um diese Zeit erfolgende Drehung der inneren Staubblätter primäre Staubblattdrehung. Das Drehmoment entsteht namentlich dadurch, daß der Stempel um diese Zeit langsamer gehoben wird als die 4 Beutel der inneren Stamina: seine relative Bewegung in Bezug auf diese Beutel ist daher eine abwärtsgerichtete (vgl. Abb. 11), und da er nun den Beuteln reibend angepreßt ist, so übt er auf die inneren, nach

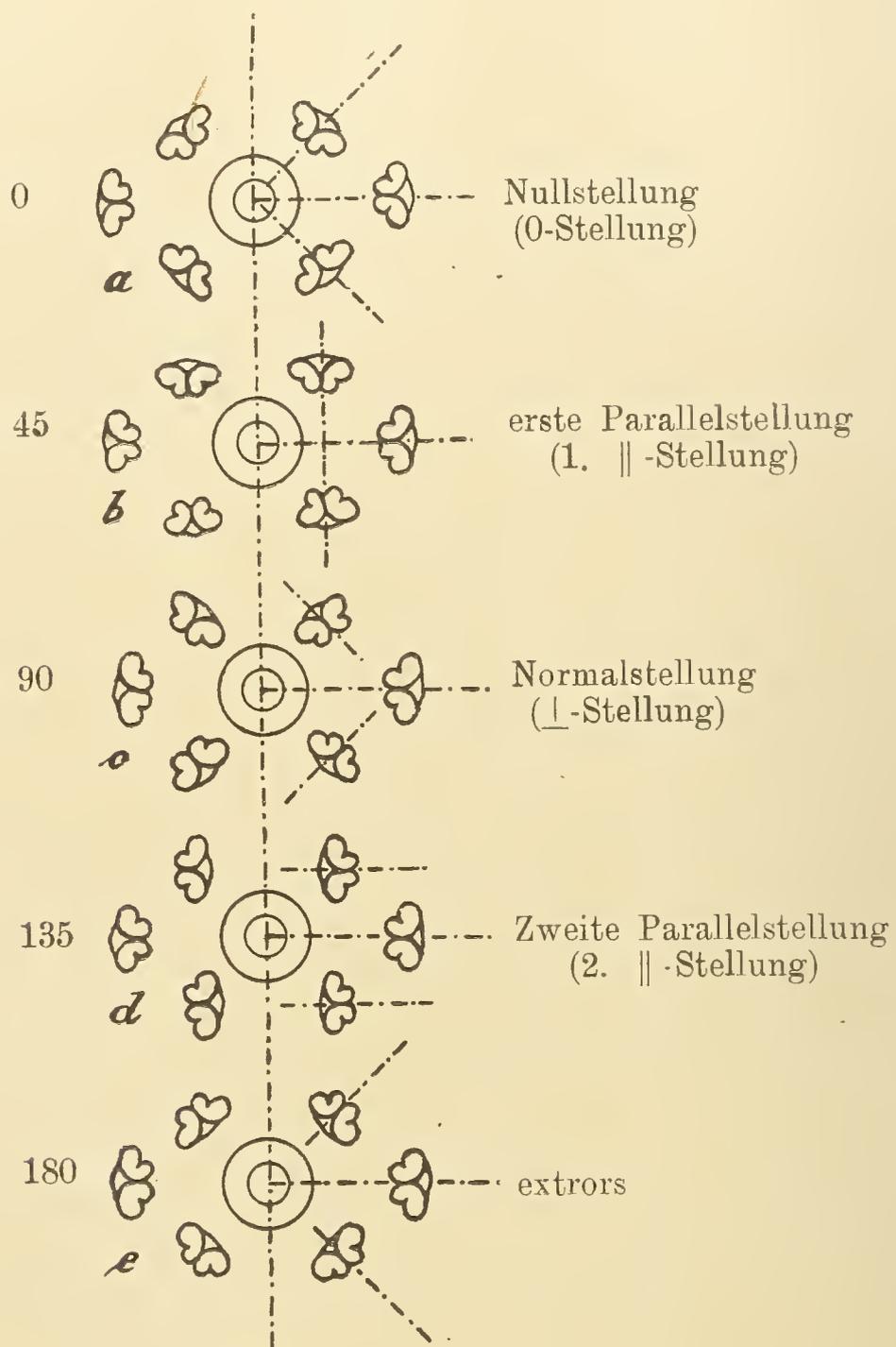


Abb. 12. Die Drehungen der inneren Staubblätter der Cruciferen.

der Medianachse gewendeten Ränder derselben eine abwärts gerichtete Kraft aus, welche die beschriebene Drehung bewirkt. Nach dem Entfalten werden Streckung und Drehung in sehr vielen Blüten weitergeführt; wir nennen die erst während des Blühens erfolgenden Bewegungen sekundäre Filamentstreckung resp. sekundäre Staubblattdrehung. In Prinz. etc. wurde gezeigt, daß sekundäre Drehungen nur dann vorkommen, wenn primäre vorangingen: die sekundäre Drehung hat ihre Ursache offenbar in

den durch die primäre entstandenen spiralförmigen Deformationen des obersten Teils der Filamente. — Um uns über die verschiedenen, durch diese beiden Arten der Drehung herbeigeführten Endstellungen der Beutel rasch verständigen zu können, führten wir die in Abb. 12 wiedergegebenen Bezeichnungen ein. — Wenn die Staubblätter zu verwelken beginnen, kommen hin und wieder Rückdrehungen vor (vgl. unten S. 127).

Der Bau des Nektariums der Cruciferen ist starkem Wechsel unterworfen. Es kommen laterale Drüsen vor, die entweder innerhalb (endandrische Lateraldrüsen, Abb. 13 a) oder außerhalb (exandrische Lateraldrüsen, b) der Wurzeln der

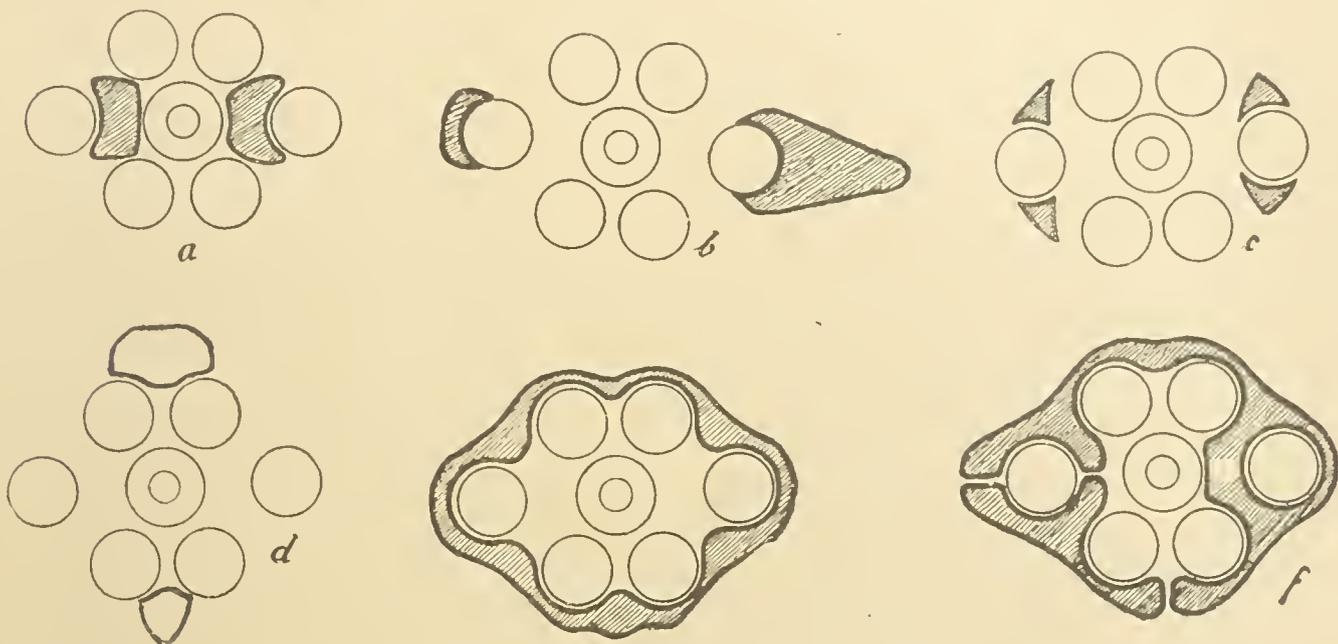


Abb. 13. Das Nektarium der Cruciferen.

(In *d* ist die Schraffierung versehentlich ganz, in *f* teilweise unterblieben.)

äußeren Staubblätter oder zwischen ihnen und den benachbarten inneren (amphiandrische Lateraldrüsen, *c*) liegen, außerdem Mediandrüsen (*d*). Häufig verschmelzen die Drüsen zu einem ringförmigen (*e*) oder vollkommenen (*f*) Nektarium. Unsere Abbildung zeigt einige häufige Formen dieser Drüsen, jedoch bei Weitem nicht alle, die vorkommen. Hierüber, sowie namentlich über die charakteristischen, in der Median- und der Transversalachse der Blüte verlaufenden Trennungsfurchen vgl. Arab. S. 6 und 7.

II. Zur Entwicklung der Blüte.

1. Wachstumsgeschwindigkeit der Blütenteile.

Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Cruciferenblüte enthält außer den Arbeiten von I. Klein (55) und Wretschko (111) namentlich das Tafelwerk von Payer (71). In diesem sind (Taf. 44) Anlage und früheste Entwicklung der Blütenteile von *Cochlearia officinalis* L. und *Cheiranthus cheiri* L. wiedergegeben. Einige Bilder Payer's sind in unserer Abb. 14 wiederholt. In den Monaten April und Mai 1915 und im März und zu Anfang April 1916 untersuchte ich nun die Blütenentwicklung von *Arabis*

albida Stev. Ich erhielt ähnliche Bilder wie Payer: Auch hier eine zentripetal fortschreitende Anlage, d. h. Abschnürung der Teile vom Sproßscheiden.

Die bei *Cheiranthus* sehr bedeutende Verzögerung des hinteren Sepalums ist bei *Arabis* nur eben noch angedeutet, bei *Cochlearia* gar nicht mehr wahrnehmbar.

Ich verfolgte nun auch die spätere Entwicklung von *Arabis albida*, um den Anschluß an die in meinen früheren Arbeiten (Prinz. etc. und Arab.) dargestellten Entwicklungsvorgänge zu gewinnen. Da sich die Blüten auch während der Zeit ihrer Funktion, der sog. Anthese, und bis zum Verwelken der Blütenteile immer noch verändern, so muß die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung ihre ganze Lebenszeit umfassen. Diese läßt sich in 7 Epochen gliedern, die allerdings, da in der Entwicklung eigentliche Sprünge nicht vorkommen, ineinander übergreifen. Die Zuwachsgeschwindigkeiten der verschiedenen Blütenteile sind nämlich, wie schon

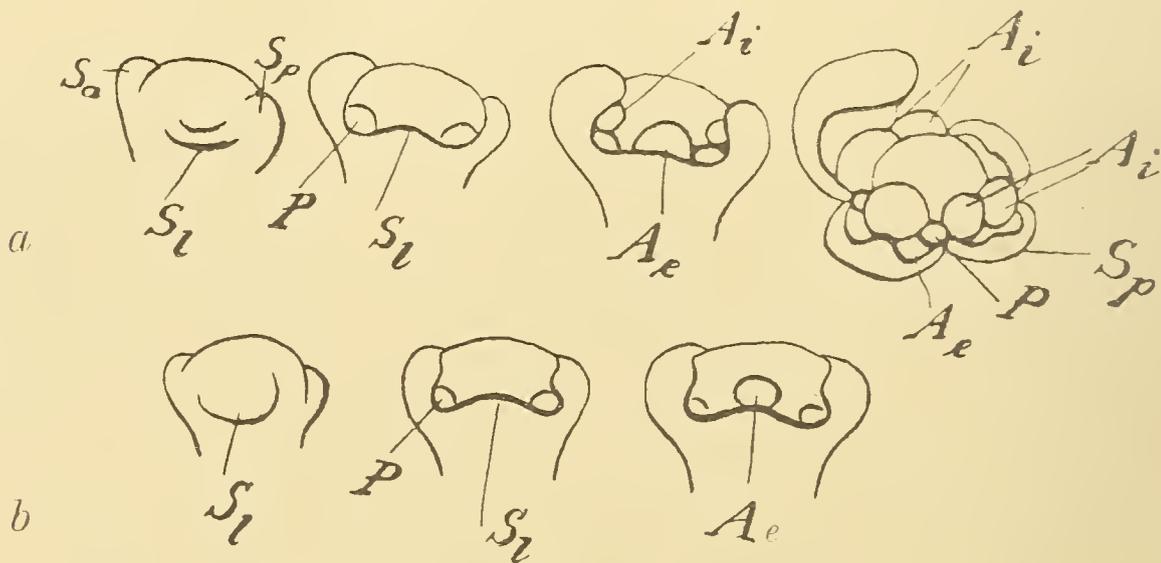


Abb. 14. Die Anlage und erste Entwicklung der Blüte von *Cheiranthus cheiri* (a), *Cochlearia officinalis* (b) nach Payer.

Sa vorderes, *Sp* hinteres Kelchblatt, *P* Kronblätter, *Ae* äußere, *Ai* innere Staubblätter, in der Mitte die Anlage des Stempels.

Payer erkannte, nicht gleichmäßig, sondern einzelne Blütenkreise eilen voraus und andere bleiben zurück, und dieses Vorseilen und Zurückbleiben ist zu verschiedenen Zeiten ein ungleiches, indem Blütenteile, die lange zurückblieben, von einem bestimmten Zeitpunkt ab die benachbarten überflügeln. Diese wechselnden Zuwachsgeschwindigkeiten sind es, die jene Entwicklungsepochen kennzeichnen, und, da die Beschleunigungen und Verzögerungen doch meist ziemlich plötzlich eintreten, immerhin genügend scharf von einander trennen.

Epöche I umfaßt die Zeit der Abschnürung der Teile vom Sproßscheiden, also die in den ersten drei Figuren unserer Abbildung 14a und in 14b dargestellten Entwicklungsstadien.

Epöche II ist durch starkes Vorseilen des Kelches charakterisiert. Dasselbe setzt bei unserer Beobachtungspflanze, *Arabis albida*, und offenbar auch bei *Cheiranthus cheiri* (Abb. 14a, letzte Figur) schon vor der deutlichen, äußeren Differenzierung des Gynäceums ein. Am

Ende dieser Epoche schließen die Kelchblätter über den Anlagen der inneren Teile zusammen. Weil dieser Zusammenschluß so frühzeitig erfolgt, haften die Kelchränder später auch so fest zusammen: Mittels dünnhältiger, sich überdeckender Ränder und kapuzenförmiger Spitzen, wie sie Verf. früher wiederholt (Prinz. etc. S. 38, 40, 100, 127, 156, 166) beschrieben, bei anderen Familien wohl auch mittels Papillen und Zähnen, wie sie Raciborski (75) an verschiedenen Phanerogamenblüten beobachtete, greifen sie über- und ineinander.

Epoche III: Der Stempel, obwohl zuletzt angelegt, wächst nun so rasch, daß er die inneren Blütenteile bald überholt. Ihm folgen, etwas langsamer, die Staubblätter, während die Anlagen der Petala in dieser Zeit noch sehr zurückbleiben. Sobald die Stamina die Kronanlagen überholt haben, schwellen sie auch in der Breite, d. h. in tangentialer und radialer Richtung der Blüte mächtig an und zeigen nach einiger Zeit die den Pollensäcken entsprechenden Längsfurchen. So erreichen die Antheren relativ mächtige Größe und ihre endgültige Gestalt, während die Filamente unter ihnen noch nicht angedeutet sind (Abb. 15 a und b).

Epoche IV. Diese dauert bis zum Aufbrechen des Kelches.

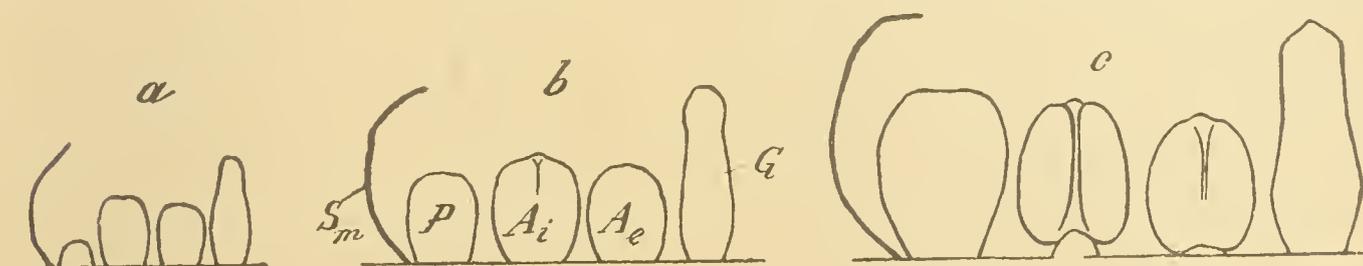


Abb. 15. Die Blütenteile von *Arabis albida*, a aus einer Knospe von 1 mm, b aus einer Knospe von 1 $\frac{1}{2}$ mm Länge (Epoche III), c aus einer Knospe von 2 mm Länge (Mitte der Epoche IV). Halbschematisch, die Kelchblätter im Längsschnitt dargestellt, Bezeichnungen wie bei früheren Figuren.

Sie ist charakterisiert durch ein ziemlich unvermittelt einsetzendes, intensives Wachstum der Petala, die schließlich die Staubblätter und sogar das Gynäceum erreichen und überholen. Dieser Zuwachs der Petala ist also im Wesentlichen ein Längenzuwachs, und zwar hat derselbe seinen Sitz an der Basis des Kronblattes. Die älteren, oberen Teile werden dadurch allmählich gehoben. Die letzteren wachsen aber unterdessen doch auch etwas, und zwar in der Richtung ihrer Fläche, d. h. in tangentialer Richtung der Blüte, so daß in dieser Zeit der gesamte obere Teil des Kronblattes, die spätere „Platte“, zwar noch bei Weitem nicht in ihrer entgültigen Größe, aber doch in einer der definitiven geometrisch ähnlichen Form, mit der gesamten charakteristischen Aderzeichnung, angelegt wird. Abbildung 16 zeigt das Kronblatt am Schluß dieser Epoche (a) und, zum Vergleiche, auch am Ende der Anthese (b). Wenn die Petala schließlich oben zusammenstoßen oder etwas übereinandergreifen, so hat ihr Wachstum bereits stark nachgelassen. Die Fältelungen, die ihre oberen Ränder beim Aufeinandertreffen erhalten (Abb. 16 a), werden darum nicht durch

Wachstum fixiert (vgl. unten S. 134), sondern verstreichen später, nach dem Öffnen der Blüte, sehr bald wieder. — Am Ende dieser Epoche sind die noch fast filamentlosen Stamina meist etwas kürzer als der Stempel, der sich inzwischen langsamer als früher, aber in gleichmäßigem Tempo, verlängert hat. Längsschnitte durch die Knospe zeigen um diese Zeit über den mächtigen Antheren ganz kleine, feine Räume. Im Übrigen aber füllen jetzt die Teile den durch das geschlossene Kelchgewölbe bestimmten Raum lückenlos aus. — Die Sepala verlängern sich während dieser Epoche nur noch wenig, später gar nicht mehr.

Epoche V: Nun reißt der Kelch oben auf und die Kronspitze tritt, zunächst noch fest geschlossen, immer weiter heraus. Die Petalen strecken sich während dieser Epoche mit fast unverminderter Geschwindigkeit. Diese Streckung ist jetzt in noch höherem Maße auf die basalen Teile des Kronblattes lokalisiert. Die basalen Teile verbreitern sich dabei nicht mehr wesentlich, sondern bleiben schmal und bilden so die späteren „Nägel“ der

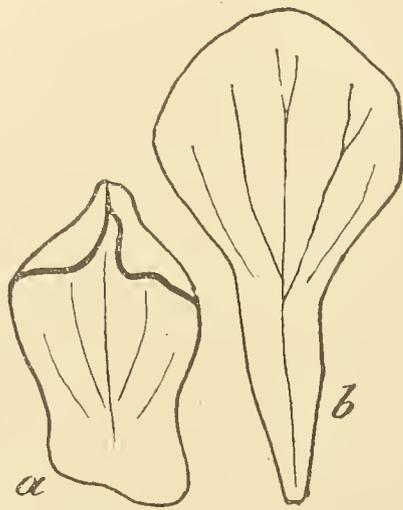


Abb. 16. Kronblatt von *Arabis albida*, *a* am Schluß der Epoche IV oder Anfang der Epoche V, *b* am Schluß der Anthese (Epoche VI), letztere Figur verhältnismäßig etwas kleiner gezeichnet.

Petala. Charakteristische Neuerscheinungen dieser Epoche sind ein neuerdings verstärktes Wachstum des Stempels und die ziemlich scharf einsetzende Streckung der bisher noch sehr kurzen Filamente. Die Antheren wachsen nur noch ganz wenig. Die Filamentstreckung setzt zwar später ein, ist dann aber intensiver als die des Stempels, so daß letzterer am Ende der Epoche die 4 inneren Staubblätter nur noch um eine halbe Antherenlänge, oft auch gar nicht mehr, überragt. Der Stempelzuwachs verlangsamt sich auch gegen Ende der Epoche mehr und mehr, während die Filamentstreckung andauert.

Epoche VI wird durch das Entfalten der Kronblätter, das eigentliche „Öffnen“ der Blüte, eingeleitet und umfaßt die Zeit der Funktion der Blüte, die „Anthese“. Die Filamentstreckung dauert in wenig verminderter Stärke an, um erst gegen Ende der Epoche allmählich stille zu stehen. Auch der Petalenzuwachs ist anfangs nur wenig vermindert, erstreckt sich aber jetzt wieder größtenteils auf die Platten, die sich, je nach den äußeren Be-

dingungen (vgl. unten S. 148 u. 162), mehr oder weniger in die Länge und in die Breite ausdehnen — und hört ebenfalls erst am Schluß der Epoche ganz auf. (Daß die Kronblätter und ebenso die inneren Blütenorgane auch während der Anthese noch wachsen, scheint, entgegen der Angabe Velenovsky's (108, S. 1035), bei Phanerogamenblüten eine ganz allgemeine Erscheinung zu sein.) Der Stempel streckt sich in dieser Zeit nur noch wenig, so daß schon bei Beginn des Öffnens die 4 inneren Staubblätter die Länge des Griffels erreicht haben und sie nachher sehr bald um eine halbe Antherenlänge überholen. Gegen Ende der Epoche überragen sie den Stempel sogar um eine ganze Antherenlänge oder noch mehr. — Bei anderen Cruciferen weichen, wie wir später sehen werden, die Längenverhältnisse von Stempeln und Staubblättern um diese Zeit von den hier gegebenen Angaben etwas ab.

Epoche VII, eine Art Postanthese, kommt dadurch zustande, daß, nachdem der Staub entleert und die Petala verwelkt, oft sogar schon abgefallen sind, die Narbenpapillen noch längere Zeit frisch bleiben. Diese Erscheinung des „Überlebens“ der Narbe kommt zwar nicht in allen Blüten vor. Dasselbe gilt von einem zweiten Vorgang dieser Postanthese, der jedoch schon im Verlauf der Anthese (Epoche VI) einsetzt und während der Epoche VII weitergeführt wird, nämlich einem neuerdings kräftig verstärkten Wachstum des Stempels. Auf diese Erscheinungen und ihre Ursachen werden wir später (S. 142) zurückkommen. Die entgültige Länge, die der Stempel durch die beschriebene „Nachstreckung“ schließlich erreicht, ist in unserer Abb. 35 e, S. 106, wiedergegeben. Über Beginn und Ende der Funktion der Stamina und des Gynäceums von *Arabis albida* vgl. im Übrigen die später (S. 106 u. 143) folgenden Angaben.

Die absolute Zeitdauer wurde bei *Arabis albida* nur für die Epochen V bis VII bestimmt. Sie beträgt für Epoche V, nach einem Durchschnitt aus 17 Beobachtungen, 5 Tage, für Epoche VI (8 Beobachtungen) 2—3 Tage. Diese Zeitbeobachtungen wurden bei sonnigem und mehr oder weniger bewölktem Himmel ausgeführt (vgl. S. 148). Auf die Dauer der Epoche VII kommen wir unten (S. 142) zurück.

Die absolute Länge der Blütenteile wurde bei *Arabis albida* nicht bestimmt. Dagegen hatte ich schon im Mai 1911 an *Sinapis arvensis* L. (am Zürichseeufer bei Herrliberg) einige Längenmessungen ausgeführt, die hier wiedergegeben seien:

| Bei einer Länge des Kelches von | betrug die Länge der übrigen Blütenteile | | |
|------------------------------------|--|-----------------------------|-----------------------------|
| | der Kron- blätter | der äußeren Staubblätter | der inneren Staubblätter |
| 1) $1\frac{1}{3}$ mm | $\frac{1}{2}$ mm | $\frac{2}{3}$ mm | $\frac{2}{3}$ mm |
| 2) $2\frac{1}{2}$ " | $1\frac{1}{2}$ " | 1 " | $1\frac{1}{2}$ " |
| 3) 4 " (Ende Ep. IV) | 4 " | | $2\frac{1}{3}$ " |
| 4) $5\frac{1}{3}$ " (Mitte Ep. V) | $8\frac{1}{3}$ " | | $4\frac{1}{2}$ " |
| 5) $5\frac{2}{3}$ " (Ende Ep. V) | 10 " | | $6\frac{1}{3}$ " |
| 6) 6 " (Anf. Ep. VI) | $11\frac{1}{2}$ " | $4\frac{1}{2}$ " | $7\frac{2}{3}$ " |
| 7) 6 " (Mitte Ep. VI) | 13 " | | $8\frac{2}{3}$ " |
| 8) 6 " (Ende Ep. VI) | 13 " | $6\frac{1}{2}$ " | $9\frac{1}{3}$ " |

Jede dieser Zahlen ist ein Mittelwert aus 5 bis 14, an verschiedenen Stöcken vorgenommenen Messungen. — Die jüngeren Entwicklungsstadien wurden unter dem Mikroskop bei 13- bis 40facher Vergrößerung mit Hilfe des Okularmikrometers, die späteren durch Auflegen auf Koordinatenpapier am Präpariermikroskop mit 4fach vergrößernder, achromatischer Zeißlupe beobachtet und gemessen. Als Objektisch wurde beim Präpariermikroskop ein Stück weicher Pappe verwendet, auf dem die Objekte nicht rutschten und gelegentlich auch festgesteckt werden konnten.

Die Zuwachsverhältnisse von *Sinapis arvensis* stimmen also im Wesentlichen mit denen von *Arabis albida*, im Längenverhältnis der Teile am Ende der Epoche V noch mehr mit der im Folgenden genauer beschriebenen *Cardamine pratensis* überein. Nachstreckung des Stempels (vgl. S. 91) kam nicht in allen Blüten vor und wurde bei der Zusammenstellung der obigen Zahlentabelle nicht berücksichtigt.

Umfassende Wachstumsbeobachtungen wurden an *Cardamine pratensis* L. gemacht und zwar Ende April 1912 am „Pfannenstiel“ am Zürichsee und Ende April 1916 in Gundorf bei Leipzig, sowie an Gartenexemplaren, die von der letzteren Lokalität stammten. Dabei wurden Zeitmessungen mit Längenmessungen kombiniert, so daß es möglich wurde, die Beobachtungen, wenigstens von den Epochen IV bis VII, zu einem Wachstumsdiagramm (Abb. 17) zu vereinigen. Dieses Diagramm entspricht, von kleineren Abweichungen (Antherenkurve auf der Filamentkurve aufgebaut, ebenso die Kurve der Platten auf die der Nägel), den Diagrammen, die Schüepp (81), freilich nur auf Grund von Schätzungen, für verschiedene Papilionaceenblüten konstruiert hat. Es wurde zunächst eine größere Zahl junger, möglichst gleichalteriger, also an gleicher Stelle in gleich weit entwickelten Infloreszenzen stehenden Knospen bezeichnet (mit schwarzem Lack), so daß dann täglich, für die späteren Stadien 2 Mal pro Tag, verschiedene Blüten gleichen Alters gemessen werden konnten und, trotzdem jede Blüte bei der Messung natürlich zerstört werden mußte, immer noch genügend Material für die folgenden Messungen übrig blieb. Die sämtlichen Messungen wurden bei sonnigem oder nur leicht bewölktem Himmel ausgeführt. Das Diagramm wurde nach den Mittelwerten entworfen, die Zahl der jeweils ausgeführten Messungen betrug 6—15. Die Abweichungen von den Mittelwerten waren bei den jüngeren Stadien sehr gering und betrug, von den Erscheinungen der Epoche VII abgesehen, in den älteren Knospen und Blüten höchstens 10 Prozent. — Zum genaueren Verständnis des Diagramms sei noch bemerkt, daß das Sinken der Kron- und Staubblattkurven am Schlusse auf der durch das Verwelken und das Umrollen der Antheren erfolgenden Verkürzung beruht. Im Übrigen wurden, ebenso wie bei *Sinapis arvensis*, alle Blütenteile in gestrecktem Zustande gemessen; darum überragt schon kurz vor Beginn der Epoche V die Kurve der Kronblätter diejenige des Kelches, trotzdem die Krone um diese Zeit noch nicht aus dem

(Epoche VII), doch ist die Nachstreckung des Stempels hier schwächer, so daß der Stempel dieser Blüten zuletzt die inneren Staubblätter nicht oder nur ganz wenig überragt (vgl. Abb. 31f. auf S. 99). —

Das Zuwachsdigramm von *Cardamine pratensis* scheint bis einschließlich Epoche IV für alle Cruciferen zuzutreffen, Abnormitäten, wie sie bei Erstlingsblüten und infolge Ernährungs- und Witterungseinflüssen (S. 145 u. f.) vorkommen, natürlich ausgenommen. Während der Epoche V kommen dann, wie wir schon aus dem Vergleich der 3 bisher beobachteten Arten ersahen, Unterschiede vor; wir werden auf solche bei der Beschreibung der betreffenden Fälle im speziellen Teil dieser Schrift zurückkommen. Etwas größer sind dann die Zuwachsdifferenzen während der Anthese; mit diesen werden wir uns in dem zusammenfassenden Rückblick S. 126 u. f. zu beschäftigen haben.

Zu Vergleichen mit anderen Familien fehlt vorderhand das nötige Material: Die Abweichungen von der typischen, aufsteigenden Anlage der Blütenkreise und verschiedene Unterschiede im rela-

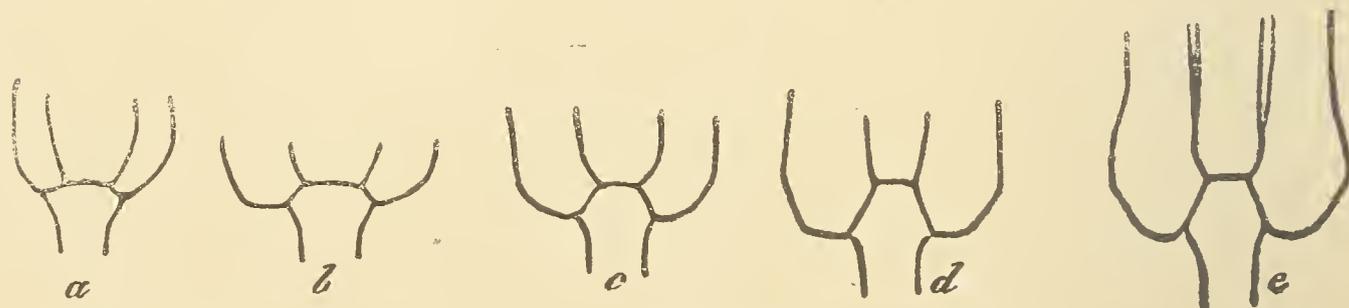


Abb. 18. Die Entwicklung der Kelchsäule bei *Cheiranthus maritimus* (zur Darstellung der späten Anlage und anfangs langsamen Entwicklung der Säcke).

Die Abbildungen a—d beziehen sich auf 2 (Epoche III), resp. 2¹/₂ (Anfang Ep. IV), 4 (Ende IV) und 6¹/₂ (Anf. V) mm Länge, Abb. e auf eine soeben geöffnete Blüte.

tiven Längenzuwachs in den ersten Epochen könnten zwar auf Grund der Bilder Payer's festgestellt werden. Aber eine Fortsetzung dieser vergleichenden Betrachtung bis in die späteren Epochen, in denen die Einzelheiten der Blütenplastik, die gerade für die Bestäubung von besonderer Bedeutung sind, fixiert werden, wäre nicht möglich. Ein genauer Vergleich mit Schüpp's Papilionaceenkurven ist nicht durchführbar, da dort keine Zeiten angegeben sind. Immerhin kann festgestellt werden, daß dort die Filamentstreckung schon früher einsetzt und die Verlängerung des Stempels und der Nägel intensiver ist, als bei den Cruciferen und bis gegen das Ende der Anthese andauert. —

Wir haben uns eingehend mit den Wachstumsverhältnissen beschäftigt, weil sie von ausschlaggebender Bedeutung für die Gestaltung der Blütenplastik sind. „Bedeutende Verschiedenheiten im fertigen Zustande können zustande kommen durch verhältnismäßig geringfügige Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung.“ Mit diesen Worten spricht Goebel in seiner „Organographie“ (23, S. 729) einen für die Blütenent-

wicklung äußerst wichtigen Grundsatz aus, den er schon früher (21) am Beispiel einiger Grasblüten entwickelt hatte und den bereits Sachs (78) für die Entwicklung der Laubblätter aufgestellt hatte. Sehr nachdrücklich weist neuerdings Schüepf (S. 8) auf diesen Grundsatz hin und erläutert seine Wirkung am Beispiel der Papilionaceenblüte im Einzelnen. Wir werden darum in unserem entwicklungsmechanischen Kapitel (S. 131 u. f.) wiederholt auf die Ergebnisse der vorstehenden Mitteilungen über die Wachstumsverhältnisse der Blütenteile zurückkommen.

2. Die spätere Entwicklung des Kelches und die Entstehung der Kelchsäcke.

Es folgen nun einige Angaben zur späteren Entwicklungsgeschichte der Cruciferenblüte, die geeignet sind, den vorigen Abschnitt und die Mitteilungen in Prinz. etc. und Arab. in einem wesentlichen Punkte zu ergänzen. Sie betreffen die entgültige Gestaltung des Kelches und die Ausgestaltung der Kelchsäcke.

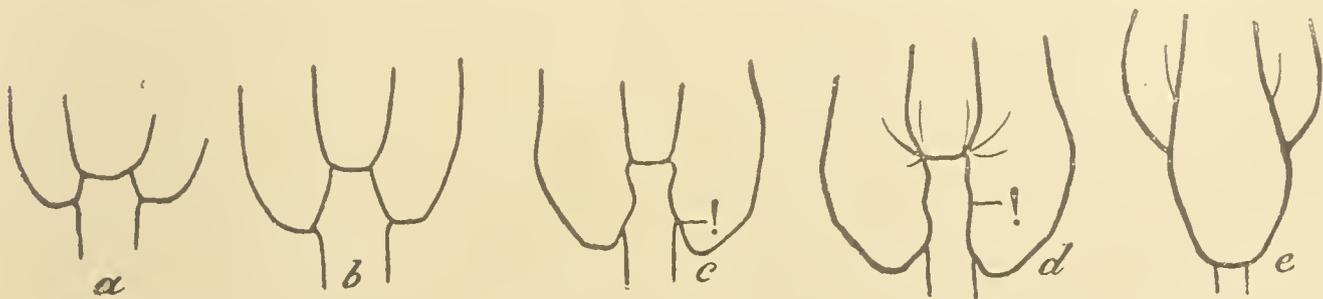


Abb. 19. Kelchentwicklung von *Lunaria annua* (namentlich zur Darstellung der sehr späten Anlage der unechten Teile der Säcke).

a Knospe von $3\frac{1}{3}$, b von 6 mm Länge, c unmittelbar vor dem Öffnen, d und e offene Blüte.

Cheiranthus maritimus L. wurde anfangs Juni 1911 an Material, das aus Erfurter Samen gezogen worden war, untersucht. Ich stellte hier zum ersten Mal fest — später habe ich dies an allen anderen daraufhin untersuchten Vertretern der Familie bestätigt gefunden —, daß die Kelchsäcke, sogar die echten Teile derselben, spät angelegt werden und in der Entwicklung sehr lange zurückbleiben. Die großen Säcke (5. Grades) von *Cheiranthus maritimus* sind zum größten Teil echt, doch finden sich am Grunde auch noch kleinere Teile, die innen hohl sind, also „unechte“ Säcke. Diese entstehen erst, nachdem die echten Partien schon ziemlich fertig ausgebildet sind, nämlich erst im Verlaufe der zweiten Hälfte der Epoche V, d. h. kurz vor dem Öffnen der Blüte. Einige Stadien der Kelchentwicklung dieser Art zeigt unsere Abb. 18. Die echten Säcke entstehen durch Streckung des Blütenbodens und der in ihnen verwachsenen Wurzeln der lateralen Kelchblätter. Durch diese Streckung werden die Wurzeln des vorderen und des hinteren Kelchblattes mehr und mehr gehoben. Diese „Hebung der medianen Blütenteile“ hat Verf. früher (vgl. oben S. 62), lediglich durch Vergleich fertiger Blütenformen, festgestellt. „Hebung der

medianen Blütenteile“ war also damals ein formaler Begriff, der der vergleichenden Morphologie angehörte. Jetzt aber bezeichnet er zugleich eine reale Erscheinung der Entwicklungsgeschichte. Abb. e zeigt die infolge des Druckes der auseinander weichenden inneren Teile allmählich entstehenden Spalten zwischen den Kelchrändern.

Lunaria annua L. (*biennis* Mnch.) wurde Ende April 1912 an Gartenexemplaren in Meilen bei Zürich untersucht. Die mächtigen Säcke (beinahe 6. Grades) dieser Art entwickeln sich ebenso spät. Die hier relativ und absolut viel größeren unechten Teile erreichen sogar erst nach dem Öffnen der Blüte ihre entgültige Größe. Der Horizontalstrich in unserer Abb. 19c gibt an, wie weit der Kelch mit dem stark verlängerten Blütenboden verwachsen ist; was unter diesem Strich liegt, ist also unechter Kelchsack. Die Seitenansicht e zeigt, daß hier die medianen Sepala, allerdings nicht an ihrer Wurzel, sondern etwas über ihrem Grunde, ebenfalls ausgeweitet sind, eine Erscheinung, die (Prinz. etc.) auch anderwärts festgestellt worden ist.

Cheiranthus cheiri L. wurde in den ersten Tagen des Mai 1915 an Leipziger Gartenexemplaren untersucht. Die medianen Sepala

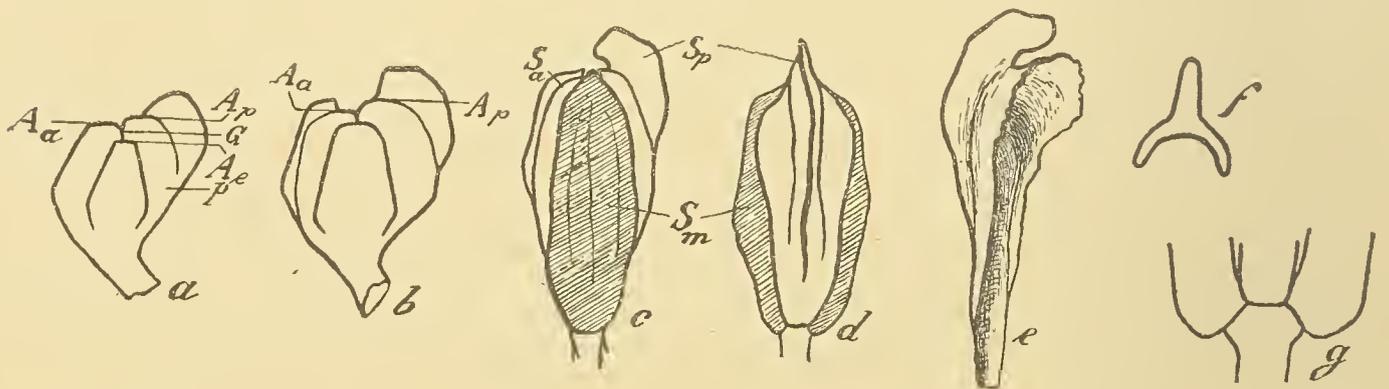


Abb. 20. Die Entwicklung des Kelches von *Cheiranthus cheiri* (zur Darstellung der früheren Anlage des oberen Teils des Kelches).

a und *b* stellen 2 resp. $2\frac{1}{2}$ mm lange Knospen, die hinteren Blätter *Ap* des inneren Staminalkreises und die etwas kürzeren vorderen *Aa* heben sich deutlich ab, die kurzen um diese Zeit übrigen inneren Blütenteile sind angegeben, Bezeichnungen wie in den früheren Abbildungen. *c* Knospe am Ende d. Ep. IV, *d* dieselbe von der Seite gesehen. *e* hinteres Kelchblatt einer von vorn offenen Blüte, *f* Querschnitt durch den oberen Teil derselben.

g Kelchbasis einer offenen Blüte von vorn.

zeigen hier, ähnlich wie bei manchen anderen Arten (vgl. oben S. 73), an ihrer Spitze kapuzenartige Vorwölbungen. Diese sind gerade an der der Mutterachse zugewendeten Seite der Blüte, die, wie oben (S. 72, Abb. 14) festgestellt wurde, in der ersten Entwicklung etwas zurückgeblieben, also am hinteren Kelchblatt, besonders stark entwickelt. Diese in der Abbildung 20 dargestellten Organe sind bei dieser Art besonders groß und nicht hohl, sondern aus einer einzigen aufgerichteten Haut gebildet. Diese Haut kann allerdings leicht in 2 Schichten gespalten werden, was auf ihre Entstehung durch Verwachsung der beiden den Kelchblattrücken bildenden Zellschichten hindeutet. Aber selbst in der in *a* dargestellten,

noch sehr jungen Knospe ist diese Verwachsung schon zum größten Teil vollendet.

Auffallend ist namentlich, wie viel früher die kapuzen- oder richtiger hahnenkammförmigen Fortsätze der Vorder- und Hinterkelche angelegt werden, als die Säcke an den Wurzeln der lateralen Sepala: diese sind in a und b noch nicht einmal angedeutet. Später erreichen auch bei *Cheiranthus cheiri* die Kelchsäcke ziemlich ansehnliche Größe (beinahe 4. Grades, vgl. Abb. 20 g). Sie sind hier im Gegensatz zu *Lunaria annua* zum größten Teil echt.

Die dünnhäutigen, papillösen Ränder der medianen Sepalen, die in e dargestellt sind, überdecken die benachbarten, seitlichen Kelchblätter stark und schließen sehr fest an sie an. Legt man um den großen Hahnenkammfortsatz des hinteren Kelchblattes die Schlinge eines feinen Fadens, so läßt sich, indem das andere Ende dieses Fadens an einer empfindlichen Briefwage oder einer feinen, auf halbe Gramme geachten und graduierten Stahlspirale befestigt und die Blüte in geeigneter Weise festgehalten oder festgeklemmt wird, die Kraft, die zum Abreißen dieses Kelchblattes erforderlich ist, leicht messen. Sie beträgt, wenn der Zugfaden senkrecht zur Längsachse der Blüte läuft, ganz kurz vor Schluß der Epoche IV noch 20, während der Epoche III sogar 25 Gramm. In dem erstgenannten Stadium erfordert auch das Wegreißen des vorderen Kelchblattes, nachdem das hintere bereits entfernt, noch eine Kraft von 10 bis 15 Gramm. (Vgl. eine ähnliche Angabe in Prinz. etc. S. 40.)

B. Spezieller Teil.

Ergänzende Mitteilungen über Bau, Entwicklung und Funktion der Blütenorgane.

I. Zur Systematik der Cruciferen.

Die Entwicklungsmechanik unterscheidet aktiv-formbildende und passive Blütenmerkmale (vgl. S. 131 u. f.). Durch fortschreitende Zurückführung der letzteren auf die ersteren, wie dies in Prinz. etc. S. 147 u. f. genauer ausgeführt ist, gelangen wir schließlich zu „letzthin aktiven“ Merkmalen, die uns zur Zeit nicht weiter mechanisch beeinflußt erscheinen. Diese bringen dann „das wahre Wesen der Pflanze und ihre Verwandtschaft mit anderen Formen“ (Prinz. etc., S. 153), also den „Genotypus“ der betreffenden Formen (Schüepp (81), S. 48), am deutlichsten zum Ausdruck und sind also von besonderem Wert für die Systematik. (Über die Wertlosigkeit mechanisch ableitbarer Merkmale vgl. auch Porsch (73). Das letzthin aktive Merkmal der Cruciferenblüten ist neben der Querschnittsentwicklung und der Länge des Fruchtknotens vor allem der Grad der Hebung der medianen Blütenteile, und, weil nun der Drüsenbau als bequemer Index für den Grad jener Medianhebung dienen kann, ist ihm ein ganz besonderer Wert zuzuschreiben.

In Prinz. etc. wurde eine Gruppierung der Cruciferen durchgeführt, die in erster Linie auf der Hebung der medianen Blüten- teile beruht. In Arab. wurde diese Gruppierung dann weiter aus- gebaut. Sie liegt nun auch der Anordnung der Arten in den nachstehenden Einzelbeschreibungen zu Grunde. Die Einfügung der neu hinzugekommenen Gattungen erfolgte nach denselben Ge- sichtspunkten, wie die Aufstellung der ganzen Anordnung. Die Stellung jeder neu hinzugekommenen Gattung möchte ich hier nicht begründen; vielleicht bietet sich später Gelegenheit, im Zu- sammenhang auf die Anwendung der durch das entwickelungs- mechanische Blütenstudium gewonnenen Mittel auf die Systematik der Cruciferen zurückzukommen. Die Arten der Gattungen *Carda- mine* und *Arabis* wurden übrigens vorläufig nicht nach systema- tischen Gesichtspunkten untergebracht [über die Systematik dieser Gattungen vgl. Arab. und O. E. Schultz (82) sowie Schweid- ler (18)].

Ähnlich wie früher Hildebrand, Velenovsky-Schweidler und Bayer (41, 90 und 2, vgl. auch Arab. S. 30 u. f.), kommt neuerdings auch R. von Hayek in einer Studie über die Systematik der Cruciferen (38) zu dem Schlusse, „daß die den Honig- drüsen entnommenen Merkmale zu den verlässlichsten und wich- tigsten in der Systematik der Familie gehören“ (S. 169). Aber, ähnlich wie jene Autoren, behandelt er das Nektarium als unab- hängiges Gebilde, — nicht wie ich es getan habe, als Ausdruck einer anderen, das systematische Wesen der betreffenden Blüten- form ungleich tiefer erfassenden Erscheinung, nämlich der Median- hebung. Es ist recht schade, daß R. von Hayek meine Schrift Prinz. etc. erst kurz vor Abschluß seiner Arbeit bekannt wurde, so daß er sie nicht mehr benützen konnte, denn ich hätte mir von der Verwendung meiner Grundsätze auf ein so ausgedehntes Material guten Erfolg versprochen. — Nur nebenbei sei hier be- merkt, daß der Satz R. von Hayek's (S. 170), daß laterale Drüsen immer vorhanden seien, unrichtig ist; ich habe diese von Vele- nowsky-Schweidler stammende Behauptung in Arab. (S. 33) bereits richtig gestellt.

Die Trennung in *Siliculosae* und *Siliquosae* hält R. von Hayek für undurchführbar. Mir erschien sie, wie ich in Prinz. etc. (S. 151) darlegte, nicht so wertlos; immerhin möchte ich auch diese Trennung nicht zu einem höheren Einteilungsprinzip erheben. Sie hat sich dagegen im Prinz. etc. bei der nach ganz anderen Ge- sichtspunkten gewonnenen Gruppierung gewissermaßen von selbst ergeben, und solange auch die neu hinzu gekommenen Gattungen hieran nichts ändern, möchte ich sie darum doch beibehalten.

Von entschiedenem systematischen Wert ist dagegen auch nach R. von Hayek (S. 172 und 173) die Gliederung in *Angustiseptae* und *Latisseptae*, weil im allgemeinen schon in der Blüte die Stempelwurzel entsprechend geformt ist, die Querschnittsform des Stempels aber weitgehende Einwirkung auf andere Blütenteile hat (vgl. Prinz. etc. S. 149). Schon Velenovsky stellte ja eine

Korrelation zwischen der Querschnittsform der Früchte und der Lage der Honigdrüsen fest (vgl. Knuth's Handb. II. 1. S. 78).

Im Übrigen verwendete R. von Hayek namentlich noch das von Schweidler (97, 98) erkannte Merkmal der Myrosinführung. Es sei daran erinnert, daß auch Verf. (Arab. S. 9) eine auffallende Übereinstimmung der Schweidler'schen Anordnung der Arten der Gattung *Arabis* mit seiner eigenen, auf ganz anderen Grundlagen, nämlich auf der Medianhebung und den übrigen Blütenmerkmalen beruhenden Gruppierung festgestellt hat.

II. Vorbemerkungen zu den Einzelbeschreibungen.

In Prinz. etc. (Vorwort und S. 152) und Arab. (Vorwort) hat Verf. eine besondere Darstellung über die Vorgänge während der Anthese, welche das Verhältnis zwischen Autogamie und Kreuzung bei den Cruciferen bedingen, und über die Beeinflußbarkeit derselben in Aussicht gestellt. Diese Angaben zu liefern, ist eine Aufgabe der nachstehenden Einzelbeschreibungen und der vorliegenden Schrift überhaupt. Derartige Beobachtungen wurden bei der Vorbereitung jener beiden Schriften zwar angeführt, denselben jedoch nicht beigelegt. Die damals aufgenommenen Notizen sind nun, zusammen mit neuen, in den nachfolgenden Einzelbeschreibungen verwendet worden. Wo bei diesen Einzelbeschreibungen weder Datum noch Lokalität, sondern nur eine jener beiden früheren Schriften des Verf. genannt ist, wurden die mitgeteilten Beobachtungen an dem in der betreffenden Schrift genannten und in seinen übrigen Merkmalen dort bereits beschriebenem Material ausgeführt. Die Folgerungen aus diesem Teile der Einzelbeschreibungen werden in der Zusammenfassung am Schlusse dieses Teils und in Abschnitt II des abschließenden allgemeinen Teils dieser Schrift gezogen.

Eine zweite Aufgabe der nachfolgenden Einzelbeschreibung besteht darin, weitere Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüten zu liefern, die dann sowohl in der nachfolgenden Zusammenfassung als auch im Abschnitt I des allgemeinen Teils weiter verarbeitet werden.

Am Eingang jeder Einzelbeschreibung findet sich ein Hinweis auf diejenige der Schriften des Verf., in welcher die betreffende Art zuletzt behandelt wurde und wo auch weitere Literaturangaben zu finden sind. Wenn die betreffende Art in meinen eigenen Schriften noch nicht behandelt wurde, ist ein Verweis auf Knuth's Handbuch gegeben, wo sich ebenfalls weitere Literaturangaben finden. Nur wenn außerdem neue, weder in Knuth's Handbuch, noch in meinen Schriften genannte Literatur vorliegt [Fisch (13), Kirchner (50), Stäger (103, 105), Fritsch (19), von Hayek (38), Beauverd (3—5)], so ist auch diese noch angegeben. Falls diese Autoren bereits auf Knuth's Handbuch ver-

weisen, ist dann der Hinweis auf dieses weggelassen. Die Gattungsdiagnosen des Nektariums, die von Hayek gibt, wurden nur da verwendet, wo die vorliegenden Beschreibungen des Nektariums sonst sehr von einander abweichen oder unvollständig sind. Wo Literaturhinweise ganz fehlen, liegen noch keine Publikationen über die betreffende Art vor.

Die Beschreibungen beruhen größtenteils, und soweit nicht besonders angegeben, auf eigenen Beobachtungen; Ort und Zeit derselben ist jeweils angegeben. Referierende Mitteilungen sind im Zusammenhang als solche leicht kenntlich.

III. Einzelbeschreibungen.

1. *Matthiola incana* R. Br. Ende April 1912 untersuchte ich Abkömmlinge der schon früher (Prinz. etc. S. 25—35) beschriebenen Exemplare. Damals waren schon im August aufgebrochene Letztlingsblüten beobachtet worden, diesmal waren es die in der ersten Zeit des Blühens der Stöcke entwickelten Blüten.

Die hackig übergreifenden medianen Sepala bilden einen sehr festen Kelchverschluß. Die in Prinz. etc. (vergl. dort Abb. 21 a, S. 33) dargestellte Aufwärtsbiegung der langgestreckten Wurzeln dieser Kelchblätter bildet sich erst im Verlauf der Epoche V aus, d. h. die Medianhebung der Blüte erreicht, ähnlich wie bei den Arten, deren Kelchentwicklung in der Einleitung dieser Schrift betrachtet wurde, resp. sehr spät ihren entgeltigen Betrag. Sie mag ungefähr gleich stark sein, wie bei den in Prinz. etc. beschriebenen Letztlingsblüten. Dort wurden zwar (S. 30) Kelchsäcke 5. Grades ausgegeben, die aber zum größten Teil unecht waren, hier dagegen geht die gesamte Kelchausbuchtung nur sehr wenig über den 4. Grad hinaus, dafür sind aber die Säcke zum größten Teil echt.

In den früher (Prinz. etc.) beschriebenen Letztlingsblüten blieben die Staubblätter, namentlich die äußeren, auffallend kurz. Die Blüten von 1912 entsprachen in dieser Beziehung dagegen mehr dem normalen Verhalten der meisten Cruciferenblüten: Die inneren Staubblätter wurden stärker über den Kronteller emporgehoben, und namentlich die äußeren zeigten einen viel intensiveren Filamentzuwachs, so daß ihre Beutel zuletzt sogar beinahe bis zu denen der inneren Stamina emporgehoben wurden und mit ihren Spitzen und der Kronöffnung hervorragten. Es wurden demgemäß auch normale Beutelhöhlen ausgebildet und diese, und nicht die in Prinz. etc. beschriebenen, außergewöhnlichen Stellen dienten den besuchenden Honigbienen zur Einführung ihres Saugrüssels. Die inneren Staubblätter überragten, ähnlich wie bei *Cardamine pratensis*, den Stempel schon bei Beginn der Anthese und verlängerten sich dann am Anfang derselben noch etwas. Sie zeigten auch, im Gegensatz zu den in Prinz. etc. beschriebenen Blüten, deutliche sekundäre Drehungen. Diese führte allerdings kaum bis zur 1. ||-Stellung.

Über künstliche Beeinflussung des Blütenlaufes durch Änderung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit vgl. S. 161.

Die Kronblätter waren größer als in den früher beschriebenen Blüten. Ihr Wachstum wurde auch während der Anthese noch fortgesetzt, und zwar vergrößerten sich dann namentlich die Platten noch wesentlich. Die in Prinz. etc. beschriebene Verlagerung der

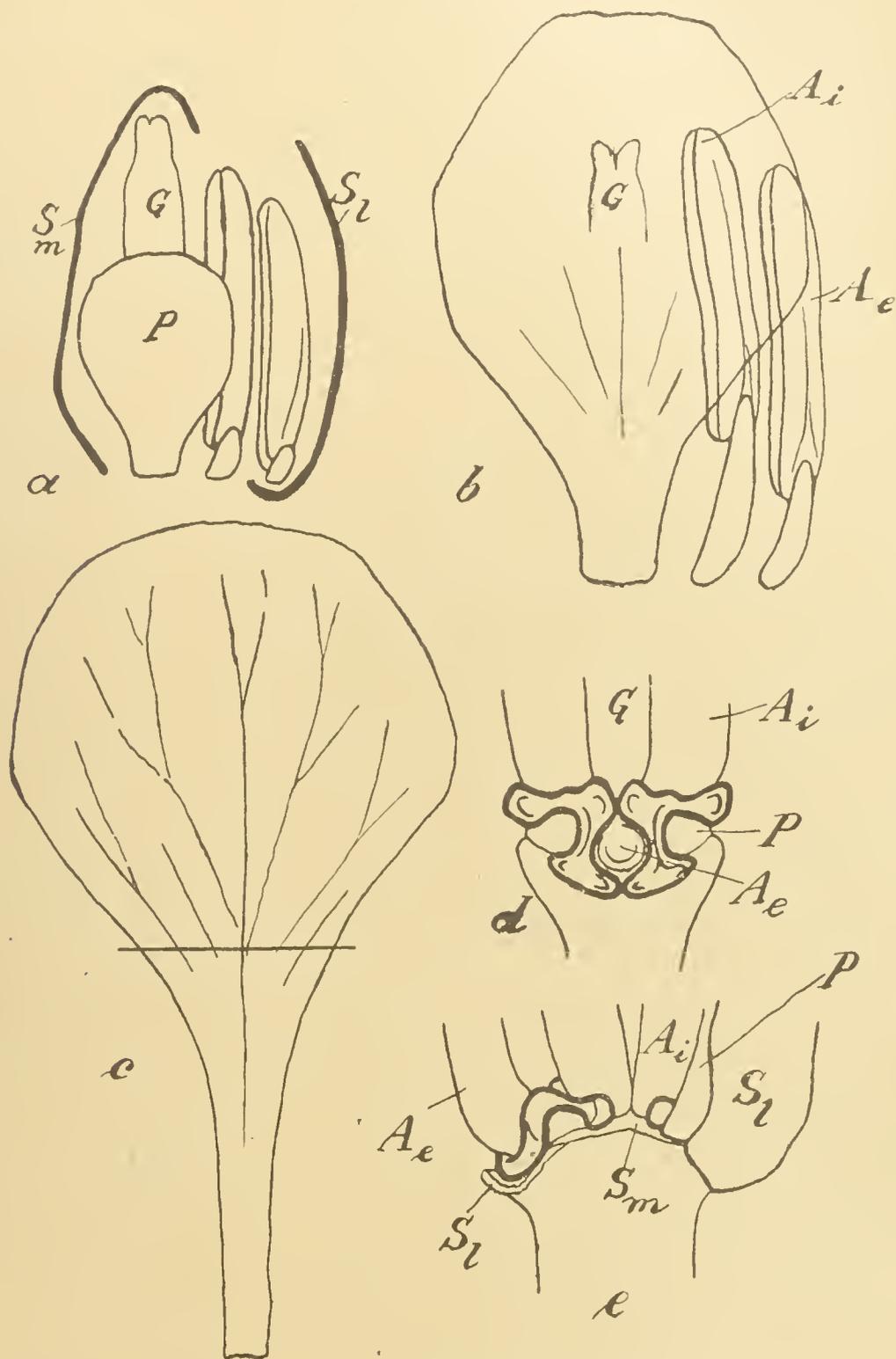


Abb. 21. *Matthiola incana*. *a* innere Blütenteile aus einer 2 mm langen, *b* aus einer älteren Knospe, Länge des Kronblattes in *b* = 10 mm. *c* Kronblatt einer offenen Blüte, *d* Nektarium von der Seite, *e* dasselbe von vorn. Bezeichnungen wie in den früheren Abbildungen. In *a* sind die Kelchblätter im Längsschnitt dargestellt.

Petalennägel kam hier nicht vor; sie hängt also wirklich mit der dort beobachteten, rudimentären Ausbildung der seitlichen Stamina zusammen. Die Kronöffnung war demgemäß auch nicht quadratisch, sondern rhombisch bis spitz-rhombisch, der Kronteller dorso-

ventral gestreckt. Die Nägel von *Matthiola incana* sind so schlank, daß die Antheren der seitlichen Staubblätter die bei anderen Arten, z. B. *Raphanus sativus* L. und *Eruca sativa* Lam. beobachteten Umkrepelungen ihrer Ränder (vgl. oben Abb. 6) nicht hervorzurufen vermögen.

Die in unserer Abb. 21 d und e gegebene Darstellung des Nektariums entspricht im Wesentlichen den früheren Angaben.

2. *Hesperis matronalis* L. (Prinz. etc. S. 34 und 35.) Die 4 inneren Staubblätter überragen die Narbe bei Beginn der Anthese etwas. Papillen kurz vor Beginn der Anthese fertig entwickelt; das Stäuben beginnt kurze Zeit nach dem Entfalten der Petala. Keine Stempelnachstreckung beobachtet.

3. *Malcolmia maritima* R. Br. (Prinz. etc. S. 36—39.) Belegen der Narbe mit eigenem Staub erscheint bei der gegenseitigen Stellung der Fortpflanzungsorgane unvermeidlich. Hier wurde eine Nachstreckung des Stempels beobachtet: wenn die letzten Pollen-

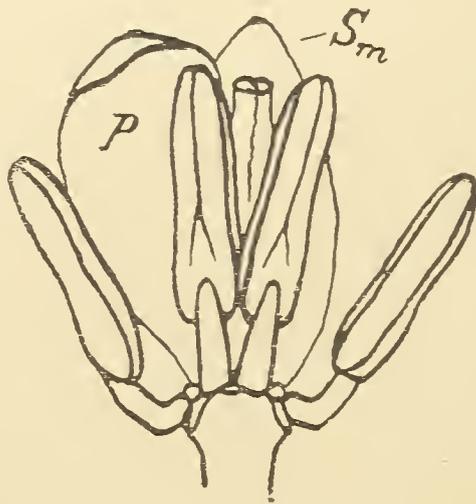


Abb. 22. *Cheiranthus maritimus* (Material von 1913)
Länge der Blütenteile am Anfang der Ep. V.

körner entleert werden, wird die schwach überlebende Narbe bis zur Spitze der Beutel der inneren Staubblätter emporgehoben. — Nach Velenovsky und Prinz. etc. 2 durch das äußere Hauptblatt eingeschnürte, also nach außen stark konkave, endandrische Lateraldrüsen; nach v. Hayek's Gattungsdiagnose (S. 225) sind diese in 4 amphändrische Drüsen zerteilt.

4. *Cheiranthus maritimus* h. Diese Pflanze, die im Juni blüht, wurde in den Jahren 1911 und 1913 an Erfurter Material untersucht. Über die Kelchentwicklung ist oben (S. 79) bereits berichtet. Die übrigen Zuwachsverhältnisse entsprechen bis einschließlich Epoche IV denen von *Cardamine pratensis*. Dann bleibt aber der Griffel zurück: Zu Anfang der Epoche V sind die inneren Staubblätter schon so lang oder selbst etwas länger als jener (Abb. 22). Bei Beginn der Anthese überragen sie ihn sogar um den vollen Betrag der hier sehr langgestreckten Antheren. Später wächst dann allerdings der Stempel noch etwas nach. — Die Narbe wird schon zu Anfang der Epoche V völlig papillös. das Stäuben der Antheren beginnt unmittelbar nach dem Öffnen der Blüte. — Das Wachstum der Krone bleibt, verglichen mit

Cardamine, gegen Ende der Epoche IV zurück, ist dafür aber nach dem Öffnen der Blüte intensiver.

Im Jahre 1915 wurden neuerdings Stöcke, die aus Samen der früheren gezogen worden waren, untersucht. Das Stempelwachstum war diesmal bedeutend stärker, so daß das Wachstumsdiagramm um diese Zeit dem von *Cardamine* viel mehr glich. Hierzu muß bemerkt werden, daß in den beiden Jahren 1911 und 1913, namentlich im letzteren, die Anlage und Entwicklung der Blüten durch Regen stark gehemmt worden war. Nachstreckung des Stempels kam 1911 wahrscheinlich in allen Blüten, 1915 nur in vereinzelt vor; 1913 wurde hierauf nicht geachtet.

Vier kleine amphandrische Lateraldrüsen, gegen die Außenseiten der inneren Staubblätter hin verlagert und eine große endandrische, dazu 2 sehr kleine Mediandrüsen. (v. Hayek's Gattungsdiagnose nennt nur zwei laterale Drüsen, große, die Basis der kurzen Staubblätter umgebende, beiderseits gelappte Ringe. Über künstliche Beeinflussung des Blühens durch Änderung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit vgl. S. 161.

Cheiranthus cheiri L. Knuth II. 1. S. 82. An den im Jahre 1915 untersuchten Exemplaren, deren Kelchentwicklung wir (S. 80) bereits kennen lernten, wurden gleichzeitig einige Beobachtungen über den Zuwachs der übrigen Blütenteile gemacht. Die inneren Staubblätter überragten bei Beginn der Anthese den Stempel um $\frac{3}{4}$ einer Antherenlänge. Später steigt dieser Längenunterschied bis zum Betrag einer ganzen Antherenlänge. Die Antheren der inneren Staubblätter sind von Anfang an bis zur 1. ||-Stellung abgedreht. Die Spitze der äußeren Stamina erreicht zuletzt die Basis der Antheren der inneren und die Höhe des Krontellers, so daß also die Beutel jener Staubblätter während der ganzen Anthese in der Kronröhre stecken bleiben. — Das Stäuben beginnt unmittelbar nach dem Öffnen. Sehr ergiebiges Belegen der Narbe mit eigenem Staub wurde stets beobachtet. Die Narbenpapillen erreichen erst unmittelbar vor dem Öffnen, oder sogar erst während des Entfaltens der Petala ihre entgültige Größe. Die Narbe überdauert nicht. Schwache aber deutliche Nachstreckung bei der Mehrzahl der Blüten. Über die jüngsten Blütenanlagen wurde eingangs (S. 72, Abb. 14) berichtet.

Knospen dieser Art wurden im Verlaufe der Epoche IV mit einem feinen Seidenfaden quer umschürt. Die meisten Versuchsblüten starben, trotzdem die Pflanzen in einem feuchten Raume gehalten wurden, ab. Die übrigen zeigten nach einigen Tagen schwache Einschnürungen an den Antheren und in der Entwicklung zurückgebliebene Stempel. Auch waren die Filamente kurz geblieben. Die in den normalen Blüten schwach ausgebildeten Leisten an den seitlichen Rändern der Filamente der inneren Stamina waren stärker ausgebildet, und zwar auch im oberen Teil des Filamentes, wo sie in normalen Blüten allmählich auslaufen. Ja, es traten sogar Leisten an Stellen auf, wo solche in normalen Blüten ganz fehlen, nämlich an den inneren, gegen die Medianachse der Blüte zugewendeten Rändern der Filamente (vgl. Abb. 23).

Andere Blütenknospen wurden gegen Ende der Epoche IV an der Spitze mit einem Lacküberzug versehen und dadurch beträchtlich länger geschlossen gehalten. Die Kronblätter blieben in diesen Blüten auch nach dem nachherigen Öffnen löffelförmig eingekrümmt; offenbar darum, weil sie in dieser Lage zu verharren gezwungen worden waren, bis die Zeit ihrer größten Wachstumsintensität bereits vorüber war. Auch die Staubblätter dieser Blüten blieben während der ganzen späteren Anthese rund einwärts gebogen. Die Leisten am Grunde der Filamente waren zwar nicht so stark entwickelt wie die in den vorigen Versuchspflanzen, zeigten aber deutlich eine beträchtlichere Größe als in normalen Blüten. Über künstliche Beeinflussung des Blühverlaufes durch Änderung der Feuchtigkeit und Temperaturen vgl. S. 161.

6. *Raphanus sativus* L. Prinz, etc. S. 39—48. Die inneren Staubblätter überragten an beiden Standorten den Stempel beim Öffnen der Blüte um eine halbe Antherenlänge. Schon während

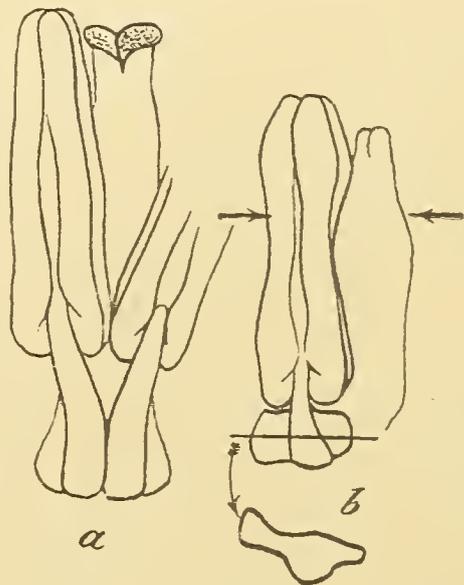


Abb. 23. *Cheiranthus cheiri*.

a zwei innere Staubblätter und Stempel einer normalen Knospe in der ersten Hälfte der Epoche V, *b* inneres Staubblatt und Stempel um dieselbe Zeit, jedoch aus einer Knospe, die zu Anfang der Ep. IV an der mit Pfeilen bezeichneten Stelle umschnürt worden war. Unter *b* ein Querschnitt durch das in *b* dargestellte Filament.

des Öffnens steigt diese Höhendifferenz auf den Betrag einer ganzen Antherenlänge, später noch etwas darüber. Gegen Ende der Anthese neue Stempelstreckung, so daß der Stempel die inneren Stamina schließlich seinerseits wieder etwas überragt. Die inneren Staubblätter enthalten um diese Zeit nur noch Spuren Staub, die äußeren stehen jedoch dann gewöhnlich erst am Anfang ihrer Tätigkeit. Sie sind also zeitlich sehr stark verzögert und bleiben auch an Länge stets um mehr als eine Anthere hinter den anderen zurück. In den letzten Blüten einiger Stöcke beobachtete ich fast filamentlose äußere Staubblätter, die sich gar nicht mehr öffneten.

In Richterswil wurden vereinzelt seitwärts gebogene Griffelenden beobachtet, die das Belegen der Narben mit eigenem Staub sehr erleichterten (vgl. S. 141).

7. *Eruca sativa* Lam. Prinz. etc. S. 49 und 50. Die Narbe überlebt oft sehr stark. Entfernt man den Kelch einer frischen Blüte, so bewegen sich die seitlichen Stamina, ähnlich wie dies früher (Prinz. etc. S. 42 resp. 37) bei *Raphanus sativus* und *Malcolmia maritima* beobachtet worden war, nach außen, ein Beweis, daß vorher latente Druckkräfte auf sie eingewirkt hatten.

8. *Brassica napus* L. Prinz. etc. S. 50 und 51. Erst wenn die Krone sich entfaltet, erreichen die inneren Staubblätter die Länge des Stempels. Nachher überholen sie ihn um etwa Antherenlänge, und erst zuletzt wird die Narbe wieder beinahe auf die Höhe der Spitze des inneren Staminalkreises gehoben. Letzterer enthält um diese Zeit kaum mehr Staub. Die Narbe überdauert nur schwach.

9. *Brassica oleracea* L. Prinz. etc. S. 51 und 52. In Meilen bei Zürich, Ende April 1912 untersucht. Besonders mächtige Kapuzen an der Spitze sämtlicher Kelchblätter, besonders der vorderen und hinteren.

10. *Erucastrum Pollichii* Sch. et Sp. Prinz. etc. S. 52 und 53. Bei Beginn der Anthese haben die beiden äußeren Staubblätter die

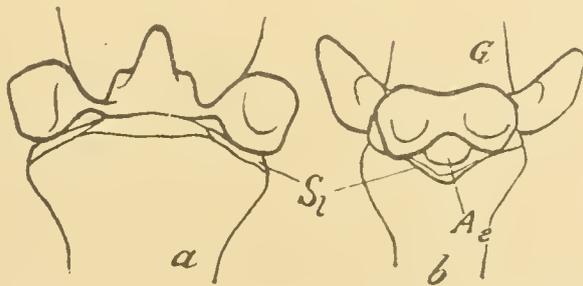


Abb. 24. *Erucastrum Pollichii*.
Nektarium, *a* von vorn, *b* von der Seite.

Höhe der Kronöffnung und beinahe auch die der Narbe erreicht, während die inneren dann schon um den Betrag einer Anthere länger sind als der Stempel. Die Papillen sind lange vor dem Öffnen fertig ausgebildet. Die inneren Stamina beginnen kurz nach dem Öffnen zu stäuben, die äußeren, wie immer, erst später. Zuletzt erreicht der Stempel beinahe die Länge der inneren Staubblätter. Die Narbe überlebt die Staubblätter meist beträchtlich.

Im Juni 1911 wurden bei sehr sonniger Witterung andere Stöcke, die in einem Garten in Zürich IV als Unkraut gewachsen waren, untersucht. Die zur Hälfte echten Kelchsäcke waren bei diesen etwas kleiner (4. Grades). Die Mediandrüsen waren dementsprechend größer und sezernierten, ebenso wie die lateralen; sie waren mit diesen durch ziemlich kräftige Drüsenbrücken verbunden (Abb. 24). Petalenfaltung wie früher, Kronteller ebenfalls strahlig-kreuzförmig, bei einzelnen Blüten sogar transversal gestreckt. Kronöffnung, solange sie erkennbar ist — die Petala fallen später auseinander — geschweift. Die inneren Staubblätter überragen hier bei Beginn der Anthese den Stempel um eine, die Spitze der äußeren Stamina und die Kronöffnung um $1\frac{1}{2}$ Antherenlänge.

Die Narbe überlebt die Staubblätter nie. In der Mehrzahl der Blüten wurde starke Nachstreckung des Stempels festgestellt. Die ersten Vorgänge der Anthese werden sehr rasch abgewickelt, so daß man nur in den Morgenstunden frisch geöffnete Blüten vorfindet. In den übrigen Merkmalen, namentlich auch den Drehungen der Staubblätter, verhielten sich die Blüten wie die früheren. Sehr vollkommener Fruchtansatz

Aus Knospen, die durch einen Lacküberzug an der Spitze des Kelches länger geschlossen gehalten worden waren, entstanden Blüten mit geknickten inneren Staubblättern, ähnlich wie sie ständig bei *Kerneria saxatilis* (Prinz. etc. S. 109—111) und ausnahmsweise bei *Sinapis arvensis* (S. unten, S. 91 u. 141) vorkommen.

11. *Sinapis arvensis* L. Im August 1908 wurden an den in Prinz. etc. S. 53—55 beschriebenen Hottinger-Blüten weitere Beobachtungen gemacht, die mit neueren, im Juni 1915 in Leipzig gesammelten übereinstimmen: Kurz vor dem Öffnen überragt der

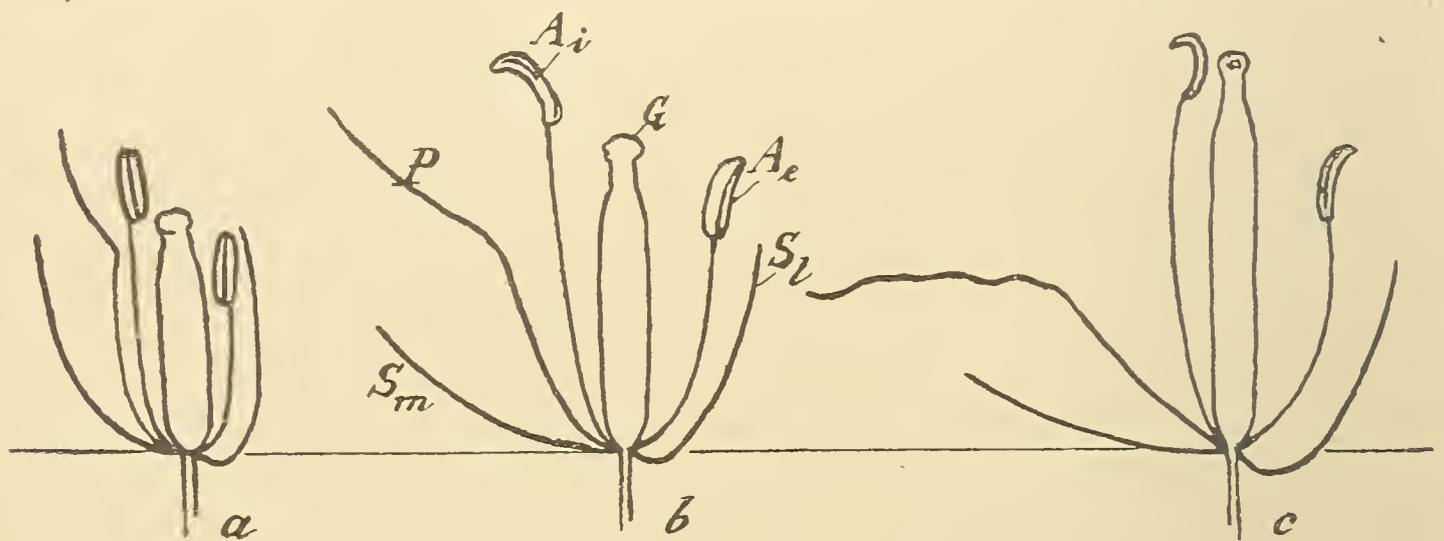


Abb. 25. *Erucastrum Pollichii*.

Längenverhältnis der Blütenteile, *a* beim Entfalten, *b* in der Mitte der Anthese, *c* am Ende derselben und zwar in einer Blüte mit Nachstreckung des Stempels. Material von 1911. Schematisch.

bereits empfängnisfähige Stempel die inneren Staubblätter noch um einen ganz geringen Betrag. Die Beutel der letzteren sind aber dann doch bereits bis zur 1. ||-Stellung abgedreht. Bei sonnigem Wetter verlaufen die ersten Stadien der Anthese sehr rasch, so daß nur in den Morgenstunden Blüten mit aufrechten Nägeln, scharf gefalteten Platten und wohlbegrenzten Kronöffnungen zu sehen sind. Petalen und innere Staubblätter wachsen im Verlaufe der Anthese noch recht kräftig, während die äußeren Stamina sehr zurückbleiben, so daß sie mit ihren Antherenspitzen nie aus der Kronöffnung hervorragen. Gegen Ende der Anthese wird die Narbe bis zu den um diese Zeit um 180° abgedrehten und nach hinten, d. h. nach der Narbe hin übergeneigten Beuteln der inzwischen sehr lang gewordenen inneren Stamina emporgehoben. Da diese jetzt noch etwas Pollen enthalten und dem Stempel dicht anliegen, ist Belegen mit eigenem Pollen sehr wahrscheinlich. Die Anthese dauert bei sonnigem Wetter nicht einmal 2 Tage, die

Narbe bleibt aber noch bis in den dritten Tag hinein frisch. Sie wird um diese Zeit in den meisten Blüten durch Nachstreckung des Stempels über die inneren Stamina emporgehoben.

Oben (S. 75) wurden bereits die Zuwachsverhältnisse der 1911 untersuchten Blüten, die übrigens mit den vorstehenden Angaben nicht ganz übereinstimmen, wiedergegeben. Zur Ergänzung ist nur noch zu bemerken, daß bei der Messung No. 5 die Antheren der inneren Staubblätter bereits bis zur 1. ||-Stellung, bei Messung No. 7 zur ⊥-Stellung abgedreht waren und in dem, durch die letzte Messung No. 8 wiedergegebenen Stadium diese Drehung bis zum Betrage von 180° fortgeschritten war. Nachstreckungen des Stempels kamen hier nur in einem kleineren Teil der Blüten vor.

Fast alle der im Jahre 1915 untersuchten Blüten zeigten die in Abb. 26 dargestellte Knickung der Filamente der inneren Staubblätter. Es wurden nun die Kelche einzelner Knospen an der Spitze vorzeitig gelockert. Da dieser Eingriff erst am Anfang

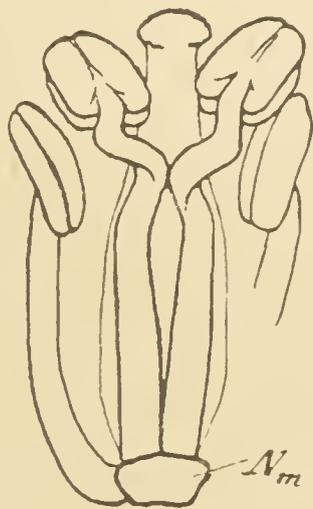


Abb. 26. *Sinapis arvensis*.

Staubblätter und Stempel vor Beginn der Anthese von vorn. Material von 1915.

der Epoche V vorgenommen wurde, litten die Blüten meist nicht darunter, nur einige wenige welkten. Die übrigen zeigten ausnahmslos gerade gestreckte Filamente, ein Beweis dafür, daß jene Knickung durch den Druck des geschlossenen Kelches hervorgebracht worden war. Dieser Versuch hat besonderes Interesse, wenn wir ihn mit dem an *Erucastrum Pollichii* ausgeführten, der seine direkte Umkehrung darstellt, vergleichen.

12. *Sinapis alba* L. Prinz. etc. S. 55 und 56. Am Schlusse der Anthese überragten in den Hottinger Blüten die stark verlängerten inneren Staubblätter den Stempel um 1, die äußeren Stamina um 2 bis 3 Antherenlängen.

13. *Diplotaxis tenuifolia* D. C. Prinz. etc. S. 56—60. Auch hier sind die Narbenpapillen schon vor dem Öffnen völlig ausgebildet. Der Stempel erreicht am Schluß der Anthese beinahe die Länge der inneren Staubblätter. Wenn beide Fortpflanzungsorgane noch teilweise funktionieren, verfärben sich die welkenden Kronblätter oft weiß und bewegen sich nach innen. Die Narbe überdauert meist gar nicht.

14. *Diplotaxis Harra* (Forsk.) Boiss. Nach Fisch (S. 29—31), der diese Art im Winter 1897/98 beobachtete.

Kelchsäcke wohl etwas stärker als bei *D. tenuifolia*. Am Grunde zwischen den Sepala kleine Spalten, durch welche die Honigdrüsen sichtbar werden; der Autor gibt an, daß diese infolge kleiner hakiger Vorsprünge entstehen, die er an der Innenseite der medianen Sepala beobachtete. Die rundlichen, gelben Platten sind von den schlanken Nägeln ziemlich scharf abgehoben und um 90° oder mehr gegen sie gefaltet; Krondurchmesser 10—18, Länge der Kronröhre $4\frac{1}{2}$ —6 mm, — „welche letztere, da die Kronblätter sich leicht etwas auseinanderrücken lassen, keinen entsprechend langen Rüssel erfordert, eine für die Bestäubung aller Cruciferen nicht unwichtige Beobachtung. Scharfer, aber angenehmer Duft, ähnlich wie wir ihn auch bei *Sinapis arvensis* und anderen Cruciferen finden.“

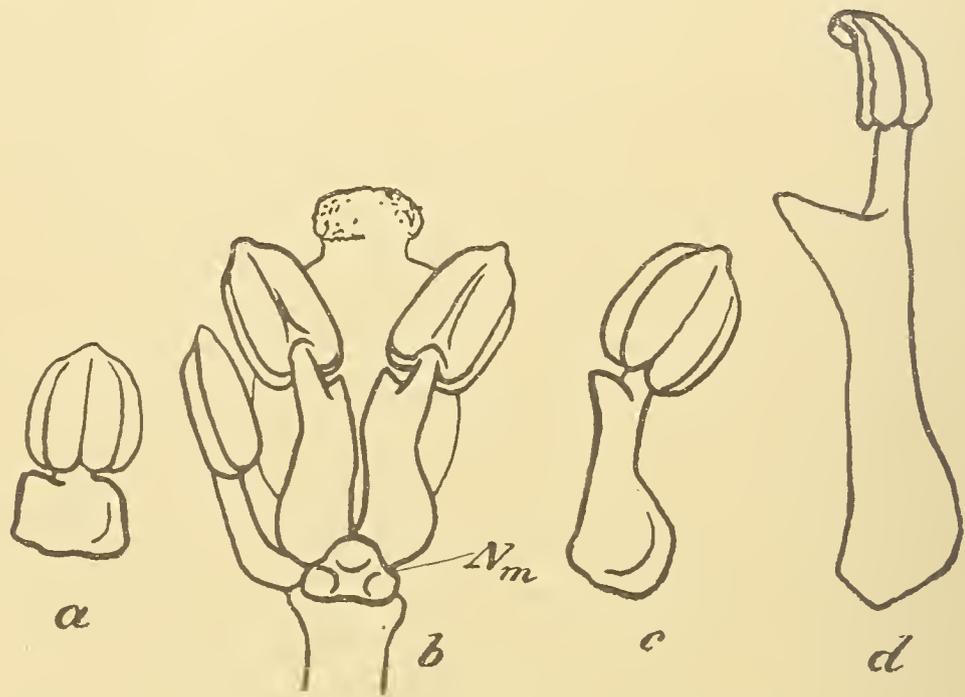


Abb. 27. *Crambe cordifolia*.

a, *c* und *d* längeres Staubblatt von innen, *a* zu Anfang, *c* um die Mitte der Ep. V, *d* am Ende der Anthese. *b* Staubblätter und Stempel um die Mitte der Ep. V.

Staubblattdrehungen bis 180° . Die Antheren der inneren Stamina stehen in der vollen Anthese auf der Höhe der Narbe, diese mit ihren Spitzen nur wenig überragend, die Beutel der beiden äußeren dagegen viel tiefer, nämlich auf dem Niveau der Kronöffnung. Narbe beim Öffnen schon völlig entwickelt. Das Stäuben beginnt erst kurze Zeit nach dem Öffnen. Da auch die inneren Staubblätter oben etwas spreizen, ist Autogamie anfangs erschwert; erst gegen Ende der Anthese wird sie unvermeidlich, weil die jetzt extrorsen Antheren der inneren Stamina sich über die Narbe zurückkrümmen und der so entstehende Antherenkegel in ähnlicher Weise, wie dies oben für *Sinapis arvensis*, in weniger vollkommenem Maße auch für *Erucastrum Pollichii* und *Diplotaxis tenuifolia*, angegeben wurde, zuletzt durch den nachwachsenden Stempel durchbrochen wird.

Zwei walzig-zapfenförmige Mediandrüsen und zwei unscheinbare, napfförmige, endandrische Lateraldrüsen. Erstere funktionieren nur schwach. Stempel etwas gestielt. Drüsen manchmal von oben sichtbar.

15. *Crambe cordifolia* Stev. Im Juni 1915 und 1916 an Leipziger Gartenexemplaren, die vom Schulgarten Köln a. Rh. bezogen worden waren, untersucht.

Die medianen Blütenteile sind nicht gehoben, die medianen Sepala haben breite, nach außen gebogene Insertionen. Unechte Säcke, die jedoch kaum wahrnehmbar sind. Dem Kelchbau entspricht nach den in Prinz. etc. (S. 149, 153 u. f.) dargelegten Grundsätzen der Bau des Nektariums: Mächtige, rundlich-dreieckige, gewöhnlich etwas dreihöckerige Mediandrüsen, außerdem kleine, außen konkave endandrische Lateraldrüsen.

Starke Leisten an den Filamenten der inneren Staubblätter, die oben in freien Zipfeln endigen. Sie erreichen erst während der letzten, stärksten Filamentstreckung, also in Epoche V und zu Anfang der Anthese, ihre entgültige Gestalt (Abb. 27).

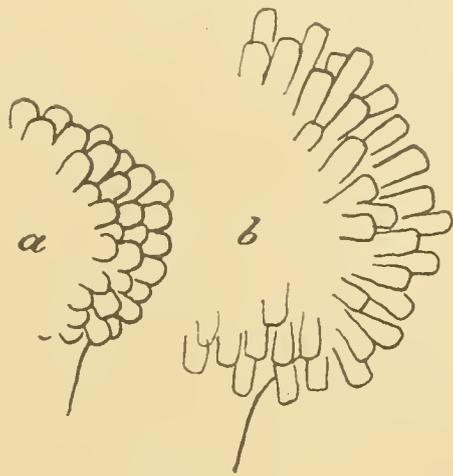


Abb. 28. *Crambe cordifolia*.

Narbenpapillen *a* am Anfang der Ep. V, *b* bei Beginn der Anthere (Ep. VI).

Die große Narbe ist schon zu Anfang der Epoche V stark papillös, aber ihre volle Ausbildung erreichen die Papillen doch erst bei Beginn des Blühens (Abb. 28). Das Stäuben beginnt sehr bald nach dem Entfalten der Petala. Die inneren Staubblätter überragen die Narbe während der Anthese um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge, die äußeren sind etwas kürzer als der Stempel. Sämtliche Staubblätter spreizen so stark, daß Autogamie ausgeschlossen ist, und zwar auch bei regnerischem Wetter. Die mächtigen Blütenstände wurden sehr reichlich von Insekten besucht. Die Anthese dauerte 1916 durchschnittlich 2 Tage. Die Narbe überdauerte die Staubblätter nie. Eine schwache Nachstreckung des Stempels wurde in allen Blüten beobachtet; Staubblätter und Stempel waren um diese Zeit bereits verwelkt. — Über Versuche zu künstlicher Abänderung des Blühens vgl. S. 161.

16. *Zilla myagroides* Forsk. Im Winter 1897/98 von Fisch (S. 25—27) in Heluan beobachtet.

Nach diesem Autor: Reichlich sezernierende, aber unschein-

bare, napfförmige, endandrische Lateraldrüsen und walzig-zapfenförmige, wenig oder gar nicht sezernierende Mediandrüsen. (Nach v. Hayek's Gattungsdiagnose (38, S. 268) sind die Lateraldrüsen größer, halbmondförmig und mit Fortsätzen gegen die längeren Staubblätter hin, die medianen kleiner, schuppenförmig.) Die letzteren sind, da sich die Mediankelchblätter am Grunde etwas nach außen biegen (vgl. *Diplotaxis Harra* und Prinz. etc. S. 160), von der Seite sichtbar und Besuchern auf diesem Wege zugänglich.

Die beiden Kelchpaare sind „wie bei anderen Cruciferen von einander ziemlich verschieden. Die transversalen Blätter sind breiter, eiförmig-lanzett, . . . die medianen dagegen sind schmal, zungenförmig-lanzett, länger als vorige und am Grunde auf der inneren Seite, ähnlich wie diejenigen von *Diplotaxis Harra*, mit einem Haken versehen, durch welchen der über dem Haken liegende Teil des Kelchblattes sich bogig nach außen krümmt und der ganze Kelch sein krugförmiges Aussehen erhält.“ Diese Kelchfortsätze, die wahrscheinlich denen von *Iberis umbellata* (Prinz. etc., S. 103) entsprechen, dürften für entwicklungsmechanische Untersuchungen besonders dankbar sein.

Lange, keilförmige Platte, anfangs rosa, später karmin, steht in scharfem Kontrast zu den gelben Beuteln; sie ist nur wenig vom Nagel abgesetzt. Kronröhre 6—7 mm lang, Blütendurchmesser 15—33 mm. „Letzterer ist bei älteren Blüten größer als bei jüngeren“, also auch hier ein starkes Wachstum der Krone noch während der Anthese. Bei Nacht und bei Regenwetter bleiben die Blüten offen. Die von Hansgirg (37) gemeldeten gamotropischen und karpotropischen Bewegungen der Blüten- resp. Fruchtsiele fehlen.

Filamente unten viel breiter als oben. Die Antheren der längeren Staubblätter überragen die Narbe, die der kürzeren stehen mit ihr und dem Kronteller auf gleicher Höhe. Keine Drehungen.

Narbenpapillen schon in der Knospe. Das Stäuben beginnt sogleich nach dem Öffnen. Autogamie unvermeidlich und auch von Erfolg.

17. *Hugueninia tanacetifolia* Rchb. Stäger (105, S. 293) untersuchte diese Art Ende Juli 1909 im Alpengarten der Linnaea in Bourg-St. Pierre (700 m) und bei Hospitalet (2100 m) am großen St. Bernhard (Wallis).

Am ersteren Standort betrug der Blütendurchmesser 4 bis 5, am letzteren 7 mm. Kelchblätter fast so gelb wie die Kronblätter, lateral aufgerichtet, vordere und hintere stark, bisweilen sogar wagerecht abstehend. Ähnliche Unterschiede zwischen den beiden Kelchpaaren fanden wir auch bei *Brassica oleracea*, *Erucastrum Pollichii*, *Sinapis arvensis*, *S. alba*, *Diplotaxis tenuifolia* (Prinz. etc. S. 51 resp. 52, 53, 55, 58).

Zwei laterale Drüsen „sondern ziemlich reichlich Honig ab, der von oben sichtbar ist“.

„Die zweilippige Narbe entwickelt ihre Papillen erst recht, wenn die Antheren verstäubt und die Petalen am Welken sind. Die kürzeren 2 Staubblätter sind so lang als der Griffel, die 4

langen überragen anfangs die Narbe um 2 bis 3 Antherenlängen. Alle . . . spreizen stark . . . ; dabei neigen die Antheren der 4 langen gegen die der 2 kurzen Staubblätter . . . Zunächst wird also unbedingt Fremdbestäubung angestrebt . . . Der Griffel wächst dann rasch, so daß die Narbe bald die Höhe der (längeren) Staubblätter erreicht, biegt sich aber in diesem Stadium bogig nach einer Seite der Blüte, oft sogar zur Blüte hinaus.“ Die Narbe überdauert stark.

18. *Sisymbrium officinale* Scop. Prinz. etc. S. 62 und 63. Im Mai und Juni 1915 und 1916 auf Schuttstellen beim Völkerschlachtdenkmal in Leipzig neuerdings untersucht.

Besonders interessant sind bei dieser Art die lokalen Abänderungen des Nektariums. Beim vorliegenden Material vollständiges Nektarium nach Abb. 29; vgl. dagegen Prinz. etc. S. 62.

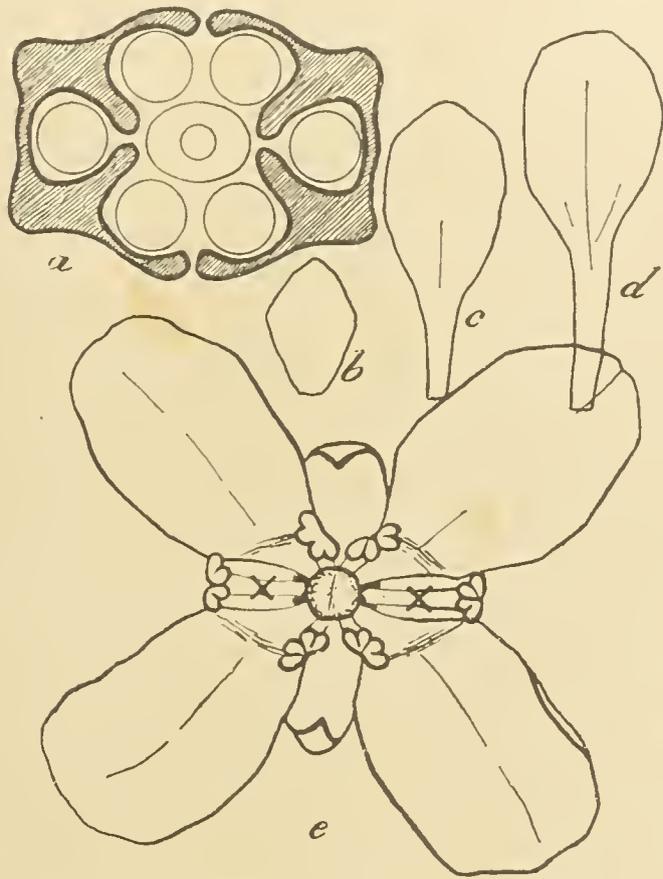


Abb. 29. *Sisymbrium officinale*.

a Bauplan des Nektariums, b Kronblatt aus einer $1\frac{1}{2}$ mm langen Knospe (kurz vor Mitte der Ep. IV), c dasselbe aus einer $2\frac{1}{3}$ mm langen Knospe (Ende Ep. V), d dasselbe am Ende der Anthese (Ep. VI), e Blüte in der Mitte der Anthere von oben.

Dem Bau des Nektariums entsprechend sind hier die Kelchsäcke noch etwas schwächer als in Prinz. etc. angegeben.

Unsereschematischen Zuwachszeichnungen (Abb. 29 b—d) zeigen, daß das Wachstum der Krone im Verlauf der Epoche V schwächer ist als bei *Cardamine pratensis*. Auch am Ende der Anthese sind die Petala noch verhältnismäßig kleiner als bei dieser Art.

Schon vor dem Öffnen vollständig ausgebildete Papillen. Das Öffnen beginnt vormittags zwischen 8 und 9 Uhr. Die inneren Stamina beginnen zu stäuben, sobald die Krone entfaltet ist, die äußeren erst 1 bis 2 Stunden später. Zur Zeit der vollen Anthese berühren die Antheren der dem Griffel nahe anliegenden inneren

Staubblätter mit ihrem unteren Teil die Narbe, so daß Autogamie nicht zu vermeiden ist. Wenn kein Regen fällt, ist die Funktion der Staubblätter am Abend desselben Tages schon beendet und am folgenden Morgen sind Stamina, Petala und Narbenpapillen verwelkt. Nachstreckung des Stempels in allen untersuchten Blüten beobachtet; sie beginnt frühestens am Nachmittag des zweiten Tages. Vollständiger Fruchtansatz, aber viele unvollkommen entwickelte Früchte. — Primäre Staubblatt Drehungen bis zur 1. || -Stellung, sekundär fortgesetzt bis zur || -Stellung.

19. *Barbarea vulgaris* R. Br. (*Erysimum Barbareae* L.) Prinz. etc. S. 68 und 69. In den letzten Ende August im botanischen Garten noch aufgegangenen Blüten wurden, ähnlich wie bei den in Prinz. etc. S. 64 und 65 beschriebenen Blüten von *Erysimum orientale* R. Br., die ebenfalls Letztlinge waren, die Staubblätter allmählich immer kürzer, so daß sie schließlich die Länge des Stempels im ganzen Verlaufe der Anthese nie mehr erreichten. Autogamie war in diesen Blüten natürlich unmöglich. — Engler hat (12) Monstrositäten festgestellt.

Cardamine. O. E. Schultz gibt in seiner Monographie (82) an, daß manchmal an der Basis der Nägel umgebogene gezähnelte Läppchen vorkommen (vgl. *Heliophila*). Stempel nach diesem Autor durch eine Verlängerung der Blütenachse etwas gestielt.

20. *Cardamine pratensis* L. Untersucht: Im April 1906 in „Sprensenbühl“-Zürich V, zu Anfang Mai 1908 beim „Rigiblick“-Zürich V, Ende April 1911 beim „Rigiblick“-Zürich IV, im April 1912 am „Pfannenstiel“ oberhalb Meilen (am Zürichsee), Ende April und Anfang Mai 1916 in Gundorf bei Leipzig. — Die nachfolgenden Angaben treffen, soweit keine Abweichungen vermerkt sind, für alle Standorte zu, ebenso die Abbildungen.

Einige vorläufige Angaben über diese Art finden sich in C. C. S., S. 8—10. Dort wurden bereits die schlanken, von den Platten jedoch nicht sehr scharf abgesetzten Nägel und die Umkrepelungen an den an die seitlichen Staubblätter angrenzenden Nagelrändern abgebildet (Taf. I, Abb. 20a). Diese Umkrepelungen wurden später (Prinz. etc.) als Teile der seitlichen „Beutelhöhlen“ erkannt, d. h. als entstanden durch den Druck der Beutel der seitlichen Stamina. Bei *Cardamine pratensis* ist die Erscheinung allerdings nur schwach ausgebildet. — Die kräftigen Kelchsäcke (reichlich 4. Grades) waren bei dem Material von 1912 und namentlich von 1908 etwas größer als an den übrigen Standorten und dort zur Hälfte, an den übrigen Standorten kaum zu einem Drittel echt.

Der Grundplan des Nektariums besteht aus 2 die Wurzeln der äußeren Filamente umgebenden ringförmigen Lateraldrüsen und 2 Mediandrüsen. Verbindungsstreifen zwischen diesen und jenen kommen nicht vor. In den Einzelheiten zeigt aber das Nektarium starke lokale Unterschiede. In den Blüten von 1906 waren die medianen Drüsen relativ größer als in den in C. C. S. beschriebenen.

Der exandrische Teil der Lateraldrüsen war an dem 1908 untersuchten Material sehr schmal, oft kaum mehr erkennbar. Diese Blüten zeigten überhaupt die stärksten Abweichungen im Bau des Nektariums. Das Fehlen der Mediandrüsen und stärkere Ausbildung der unechten Kelchsäcke bewies, daß bei ihnen die Medianhebung stärker war als in den übrigen untersuchten Blüten. — An den übrigen Standorten entsprach das Nektarium auch im Einzelnen der Abbildung Velenovsky's (Taf. I, Abb. 27): Endandrische Teile der Lateraldrüsen durch Transversalfurchen geteilt, oft breiter, oft schmaler als die exandrischen; stark vorspringende, flache, eng zwischen Filamente und Kelch eingekeilte Mediandrüsen.

Ein Querschnitt durch den Blütengrund (Abb. 30 c) von *Cardamine pratensis* zeigt die für die Cruciferen charakteristische Zu-

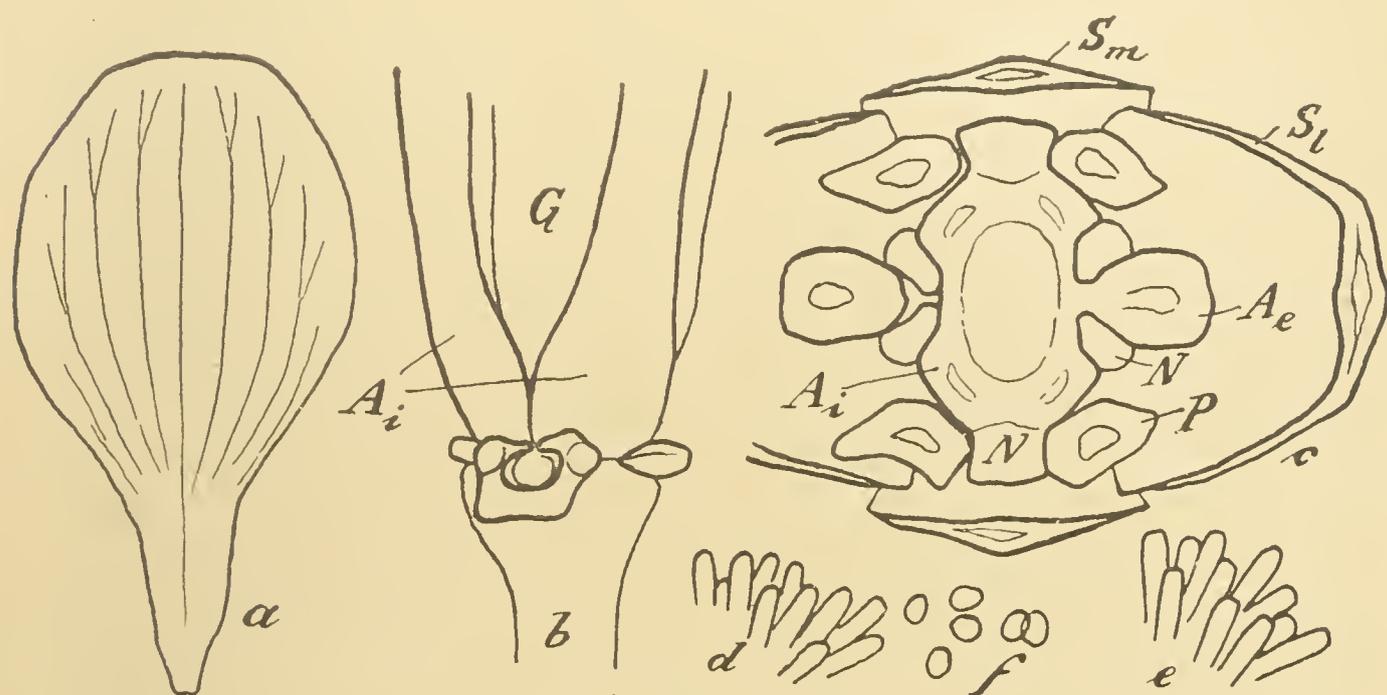


Abb. 30. *Cardamine pratensis*.

- a Gerade gestrecktes Kronblatt zu Beginn der Anthese; rechts grenzt das benachbarte kürzere, links ein längeres Staubblatt an. Länge ca. 11 mm.
 b Unterer Teil des Stempels und der Staubblätter mit Nektarium, 1906.
 c Querschnitt durch den Blütengrund, rechts etwas tiefer geschnitten, 1906.
 d Narbenpapillen um die Mitte der Ep. V, e in der Mitte der Anthese,
 f Pollenkörner. d—e sind im gleichen Größenverhältnis und nach Material von 1911 gezeichnet.

sammenschiebung der Wurzeln der inneren Staubblätter gegen die Medianachse m der Blüte (vgl. S. 65).

Die Achsen a der Petalenwurzeln sind jedoch wegen der starken medianen Drüsen nicht so weit aus der Diagonalstellung d abgelenkt, wie bei Kreuzblütlern ohne Mediandrüsen. Diese Korrelation wurde im Schlußteil von Prinz. etc. nicht genügend betont. Sie wird ersichtlich aus dem Vergleich unserer Abbildung 30c oder von Abb. 42 im Prinz. etc. mit stark gehobenen Blüten, z. B. mit unserer Abb. 5b oben oder mit Abb. 16 oder 24 in Prinz. etc. — Die Kronblätter sind während der vollen Anthese ziemlich scharf,

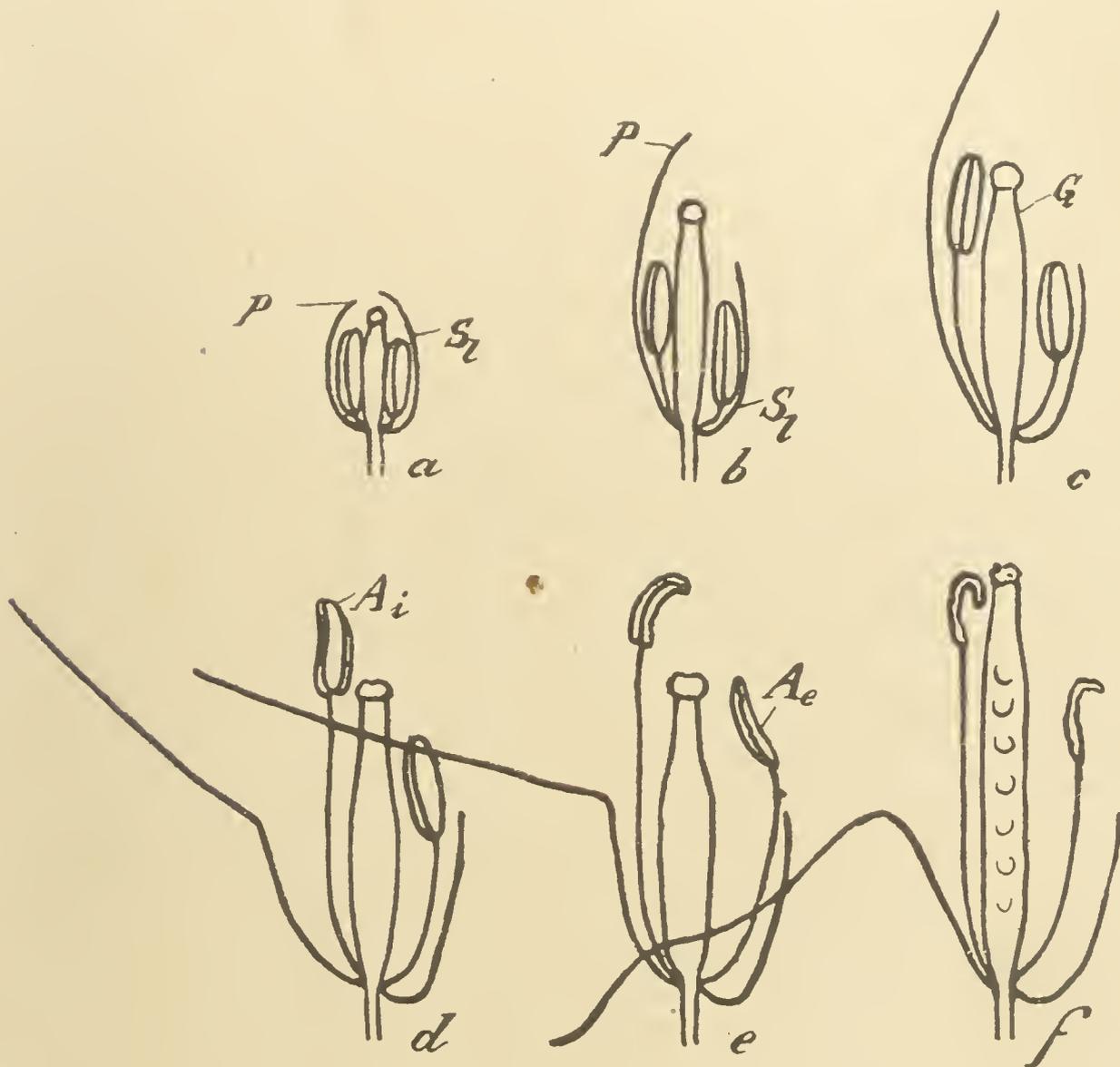
aber nur schwach schief-seitwärts gefaltet, so daß der Kronteller, der Stellung der Petalenwurzeln entsprechend, doch immer noch etwas dorsoventral gestreckt bleibt.

Die Zuwachsverhältnisse der Blütenteile wurden schon eingangs (S. 76 u. f.) besprochen und durch das Diagramm Abb. 17 wiedergegeben. Einige Stadien aus der Entwicklungsgeschichte der Blüte zeigt die nebenstehende Abb. 17. — Die Beutel der inneren Staubblätter sind schon vor dem Öffnen bis zur 1. ||-Stellung, oft auch schon etwas darüber, abgedreht. Während der Entfaltung der Petala geht diese Drehung weiter bis zur ⊥-Stellung der Beutel. Nachher wird sie meist noch langsam fortgesetzt. Zuletzt standen diese Antheren in den 1906 und 1908 beobachteten Blüten in der ⊥-Stellung, selten in der 2. ||-Stellung, in den Exemplaren von 1911 in der 2. ||-Stellung, in denen von 1912 und 1916 meist in der Extrors-Stellung. Es sei nochmals daran erinnert, daß die in C. C. S. beschriebenen Pflanzen, im Jahre 1900 in verschiedenen Obstgärten in Zürich gewachsen, Drehungen bis zur Extrors-Stellung aufgewiesen hatten. Die in C. C. S. beschriebenen Rückdrehungen am Ende der Anthese (vgl. C. C. S., Tafelerklärungen) wurden auch an dem Material von 1912 in einigen Blüten, an den übrigen Standorten aber nicht beobachtet. Alles in allem bestehen also im Grade der sekundären Staubblattdrehungen sehr bedeutende lokale Unterschiede.

Bei *Cardamine pratensis* fielen mir (C. C. S., S. 9) die Staubblattdrehungen der Cruciferen zum ersten Mal auf. Sie wurden damals ökologisch erklärt: als Vorrichtungen zur Verhinderung der Autogamie am Anfang und zur Herbeiführung derselben am Ende der Anthese. Da *Cardamine pratensis* selbststeril ist [Hildebrand (43); Jost (47) lag eine vollständig sterile, also auch mit fremdem Pollen keine Früchte ansetzende Rasse vor; vgl. auch Correns (10)], so fallen diese Erklärungen größtenteils dahin. Die Normal-Stellung der inneren Staubblätter kann zwar nach wie vor einen ökologischen Wert besitzen, indem dadurch die stäubenden Innenseiten der Antheren dieser Staubblätter vor die beiden dem Insekt als Blüteneingänge dienenden Beutelhöhlen gestellt werden. Aber die Bedeutung eines Autogamieschutzes kommt dieser Erscheinung nicht zu, ebensowenig wie das Zurückbiegen der oberen Teile der um 180° abgedrehten Antheren dieser Staubblätter am Ende der Blütezeit (Abb. 31f) umgekehrt eine Vorrichtung zur Herbeiführung der Autogamie darstellt. Dieses Beispiel zeigt deutlich, wie gefährlich die ökologische Betrachtung in der Blütenbiologie ist.

Die inneren Stamina beginnen unmittelbar nach dem Öffnen, die äußeren immer erst etwas später zu stäuben. — Die Narbenpapillen sind mit der Lupe schon am Anfang der Epoche V deutlich zu sehen. Um die Mitte dieser Epoche erreichen sie die in Abb. 30 d wiedergegebene relative Größe. Aufgestrichene Pollenkörner bleiben um diese Zeit ebenso fest an der Narbe haften wie später und die Papillen verlängern sich auch später nur noch sehr wenig (Abb. 30 e). — Die im Diagramm (Abb. 17) punktiert dar-

gestellte Nachstreckung des Stempels beobachtete ich 1912 in der Mehrzahl, 1916 in fast allen Blüten, 1911 schien sie nur in der Hälfte der untersuchten Blüten vorzukommen. 1906 und 1908 kamen ebenfalls Blüten mit Nachstreckung und solche ohne diese vor, doch wurden damals über die relative Häufigkeit beider keine Beobachtungen gemacht. — 1916 wurden Beziehungen zwischen Nachstreckung und Überleben der Narbe beachtet. Am zahlreichsten waren die Blüten mit früh welkender Narbe und nachstreckendem Stempel, weniger häufig solche, in denen umgekehrt die Narbe überlebte, der Stempel aber sich später nicht mehr



Ab. 31. *Cardamine pratensis*.

Relative Länge und Stellung der Blütenteile in den in Abb. 17 (S. 77) mit a-f bezeichneten Zeiten, halbschematisch.

verlängerte, am spärlichsten Blüten mit beiden Merkmalen der Postanthese (Epoche VII).

Am 23. und 24. April 1916 wurden in Gundorf einige Beobachtungen über Witterungseinflüsse gemacht, die Interesse verdienen. Es herrschte sehr trübes Wetter, jedoch ohne stärkere Regenfälle. Die Blüten, die am 23. morgens ca. 9 Uhr sich zu öffnen begonnen hatten, verharren, wenn die Kronspitzen oben kaum 1 mm auseinandergewichen waren, in diesem Zustande, nicht nur das Entfalten, sondern auch das weitere Wachstum der Petala wurde sistiert. Die Wachstumsverhältnisse der inneren

Blütenteile und die Drehungen der Stamina wurden jedoch dadurch nicht beeinflusst, ebenso nicht die Zeit der Narbenreife. Nur das Stäuben, das bei gutem Wetter vormittags gegen 10 Uhr begann, setzte jetzt innerhalb der fast geschlossenen Blütenkrone erst am nachmittag oder am folgenden Morgen ein. — Die Blütenstiele, die sich sonst mit beginnender Anthese seitwärts bis schief-aufwärts richten, bleiben bei Regenwetter schief-abwärts geneigt. — Auf die an *Cardamine pratensis* ausgeführten Experimente über Abhängigkeit der Blühvorgänge von den Umgebungsbedingungen kommen wir unten (S. 153) zurück, über Bodeneinflüsse vgl. S. 146.

Einmal, nämlich im April 1912, fand ich am „Pfannenstiel“ oberhalb Meilen am Zürichsee unter zahlreichen normalen Stöcken von *Cardamine pratensis* eine kleinere Zahl mit sehr kurzen Griffeln. Sämtliche Blüten der betreffenden Stöcke zeigten diese Erscheinung;

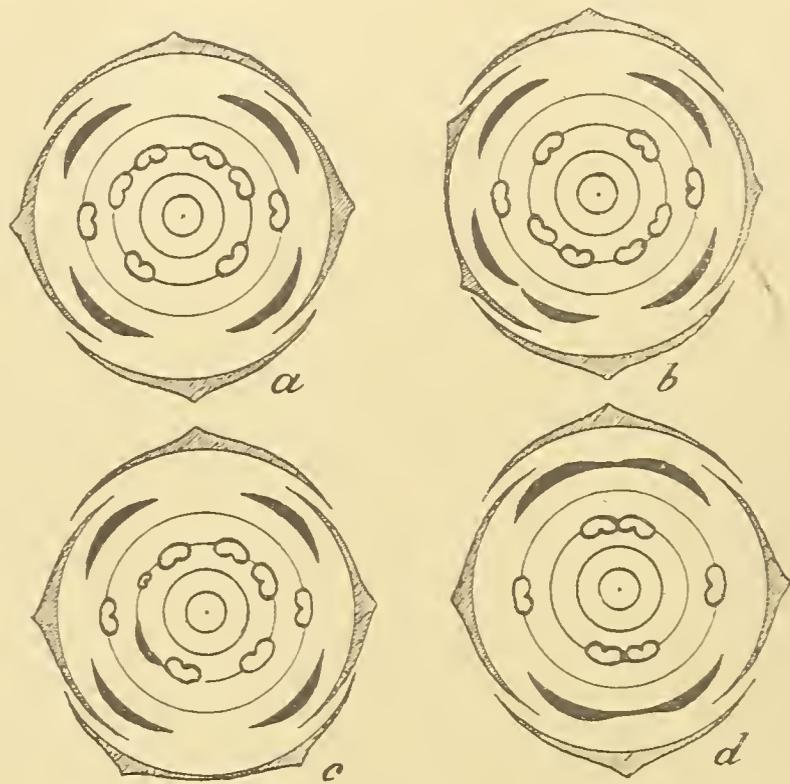


Abb. 32. *Cardamine pratensis*.

Diagramme an häufigsten Blütenmonstrositäten.

irgend eine Beziehung zur Beschaffenheit des Bodens war nicht erkenntlich, da die Stöcke ziemlich gleichmäßig unter die anderen eingesprengt waren. Hier liegt also offenbar eine erblich fixierte Erscheinung vor.

Kultivierte Stöcke neigen im allgemeinen sehr zu Monstrositäten (vgl. Penzig (72), S. 248 und 249): Füllungen, Verwachsungen und Vergrünungen. Füllungen fand ich Ende April 1905 im botanischen Garten in Zürich. Goebel fand in der Umgebung Münchens durch Mutation entstandene Stöcke mit gefüllten unfruchtbaren Blüten. Hildebrand beobachtete Metamorphose der Petala in Staubblättern und gab (42 und 44) einige Mitteilungen über die Vererbbarkeit dieser Erscheinung. Aber auch wild wachsende Pflanzen zeigen gelegentlich Monstrositäten. So beobachtete ich Ende April 1911 in einer Wiese in Zürich V einen Stock mit sehr reich verzweigten Infloreszenzen, die zu innerst

ausschließlich, weiter außen größtenteils monströse Blüten hatten. Die Kronblätter dieser Blüten waren zu schmalen, blaß gefärbten Schüppchen reduziert, die meist kaum die Länge der Staubblätter erreichten, trotzdem auch diese etwas kürzer waren als in normalen Blüten. Die Kronblätter und namentlich die Stamina waren oft verdoppelt, seltener verwachsen. Auch die Sepala waren hie und da verdoppelt. Am häufigsten fand ich die in Abb. 32 wiedergegebenen Diagramme. Die Staubblätter dieser Blüten hatten normale Antheren. Alle diese Monstrositäten kamen an ein und demselben Stocke vor! Die Umbildungen waren fast immer auf der einen Seite, entweder vorne oder hinten, oder rechts oder links, stärker als auf der anderen, die oft gar nicht betroffen war. Auf der nicht oder nur schwach betroffenen Seite fand sich ein wohlentwickeltes vollständiges Nektarium, wo dagegen sehr viele Staubblätter entwickelt waren, fanden sich meist gar keine Drüsen mehr. — Der Stock wurde in den Garten verpflanzt

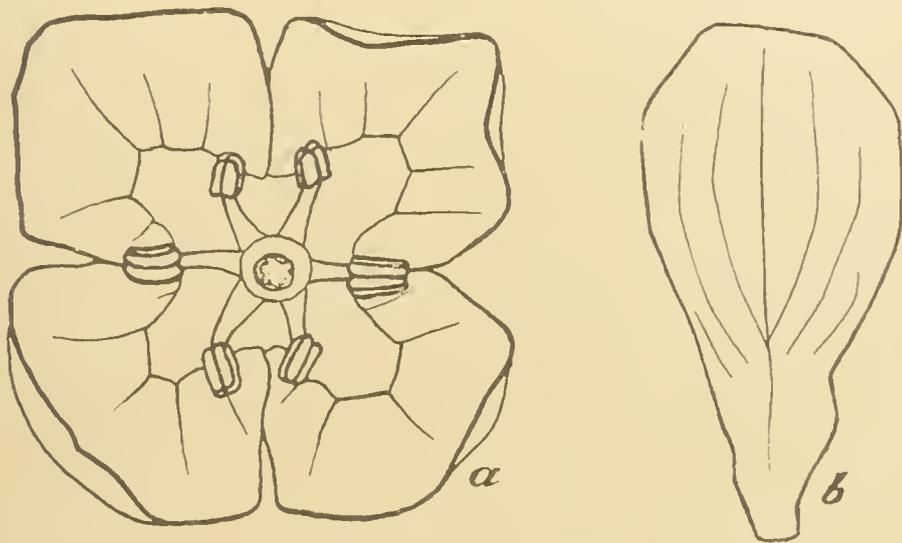


Abb. 33. *Cardamine silvatica*.

a Blüte von oben (Durchmesser ca. 5 mm), *b* Kronblatt (Länge ca 6 mm).

und zeigte um dieselbe Zeit des folgenden Jahres dieselben Monstrositäten, im Wesentlichen auch in demselben Ausbildungsgrade. Über Heterostylie und Standortrassen finden sich weiter unten (S. 130 u. 151) einige Angaben.

21. *Cardamine silvatica* Link. Im Mai 1903 in Malach bei Barmen untersucht. — Die Kelchsäcke (4.—5. Grades) sind nur zur Hälfte echt. Die 6—7 mm langen Petalen sind weiß und mit scharf hervortretenden Adern versehen. Der nur undeutlich von der Platte abgesetzte kurze Nagel (Abb. 33 b) ist auf der dem benachbarten kleineren Staubblatt zugewendeten Seite etwas ausgebuchtet und nach außen umgekrempelt. Die Kronblätter sind gewöhnlich nur wenig geöffnet, d. h. nicht scharf umgefaltet. Der Kronteller ist in diesem Zustande strahlig-kreuzförmig (Abb. 33 a) und hat einen Durchmesser von 6—7 mm. Bei hellem Sonnenschein falten sich die Petala schärfer um und zwar schief-seitwärts, so daß der Kronteller nun transversal gestreckt wird. Die Nägel zeigen in ihrem oberen Teil einen sehr stark nach außen gekrümmten Querschnitt, so daß die in Abb. 32 a dargestellte eigenartige

quadratisch-geschweifte Kronöffnung zustande kommt. Die Blüte hat also nicht, wie die meisten Cruciferen, zwei, sondern vier Blüteneingänge.

Die seitlichen Staubblätter sind sehr kurz: in den älteren Knospen erreichen sie den unteren Rand der Beutel der vier längeren Stamina schon nicht mehr. Die vier letztgenannten Staubblätter zeigen primäre Drehungen zur 1. ||-Stellung und nach dem Öffnen der Blüte erneute starke Filamentstreckung, verbunden mit sekundärer Drehung der Beutel bis zur ⊥-Stellung oder sogar bis zur 2. ||-Stellung.

Halbringförmige exandrische Lateraldrüsen, durch sehr feine, nicht sezernierende Drüsenstreifen, die um die Wurzeln der längeren Stamina außen herumgreifen zu einem ringförmigen Nektarium verbunden.

Der Narbenkopf ist schon in der Knospe stark entwickelt, wird jedoch erst nachdem die Blüte sich geöffnet hat und die inneren Antheren zu stäuben begonnen haben, empfängnisfähig. Die Blüte ist also anfangs schwach protandrisch. Unmittelbar vor dem Öffnen überragt der Stempel die inneren Staubblätter noch ganz wenig. Während der Anthese überragen umgekehrt diese den Stempel um mehr als eine Antherenlänge. Ziemlich frühzeitig einsetzende Nachstreckung, durch welche die Narbe wieder über die längeren Staubblätter hinausgehoben wird. Am Schlusse überdauern die Staubblätter, wenigstens die beiden äußeren, die Narbe etwas; überlebende Narben wurden nicht beobachtet.

22. *Cardamine trifolia* L. C. C. S., S. 10 und 11. — Weitere Beobachtungen im Frühling 1903 an kultivierten Stöcken im Beobachtungsgarten der Realschule Schwelm in Westfalen: Stark dorsoventral gestreckter Kronteller mit etwas asymmetrischen Platten. Exandrische Drüsen größer als in C. C. S., aber immer noch kleiner als die medianen. Narbe schon in der Knospe reif, Stäuben beginnt erst kurze Zeit nach dem Öffnen. Staubblattdrehung nur bis zur 1. -Stellung. Der Stempel besaß während der ganzen Anthese die Länge der vier inneren Staubblätter. Autogamie wurde trotzdem und trotz stärksten Regenwetters nicht beobachtet. — Die in C. C. S. beschriebenen Pflanzen wurden Ende Mai 1905 bei kaltem Regenwetter neuerdings untersucht: Kronteller etwas stärker dorsoventral gestreckt, als in C. C. S. angegeben. Blüten vor Beginn der Anthese wie die Schwelmer schwach protogyn.

Nach O. E. Schultz (82) sind die in der Infloreszenz nach außen gewandten Petala größer als die hinteren, inneren (vgl. *Iberis sempervirens*, S. 115). Dieser Autor gibt ferner Staubblattanhänge am Grunde der Antheren und variablen Drüsenbau an.

23. *Cardamine hirsuta* L. Im April und Mai in der Umgebung der „Kreuzkirche“ in Zürich V und im „Mönchhof“ bei Zürich, Ende April 1909 beim „Sonnenberg“-Zürich V, Mitte April 1911 beim „Rigiblick“ in Zürich IV, und im April 1912 oberhalb „Aebleten“-Meilen am Zürichsee untersucht.

In systematischen Werken und Floren wird häufig auf das Fehlen der äußeren Staubblätter hingewiesen. In Thomé's Flora von Deutschland (S. 149) heißt es: „Blüten in der Regel dadurch viermännig, daß die kürzeren Staubfäden zu Drüsen umgebildet sind.“ Das stimmt nun nicht: der Drüsenapparat der viermännigen Blüten ist zwar naturgemäß anders gebaut als derjenige der sechsmännigen (Abb. 34), aber die große laterale Drüse der ersteren ist zweifellos nicht ein umgebildetes Staubblatt, sondern durch Zusammenfließen der beiden großen amphiandrischen Drüsenkomplexe der sechsmännigen Blüte entstanden und stellt, wie alle Drüsen der Cruciferen, nichts anderes als eine Emergenz des Blütenbodens dar. Daß sich solche Emergenzen zu beiden Seiten der viermännigen Blüten besonders mächtig entwickeln, kommt daher, weil hier mehr freier Raum auf dem Blütenboden vorhanden ist, entspricht also unseren Grundsätzen (Prinz. etc., S. 149, 153 u. f.). Es

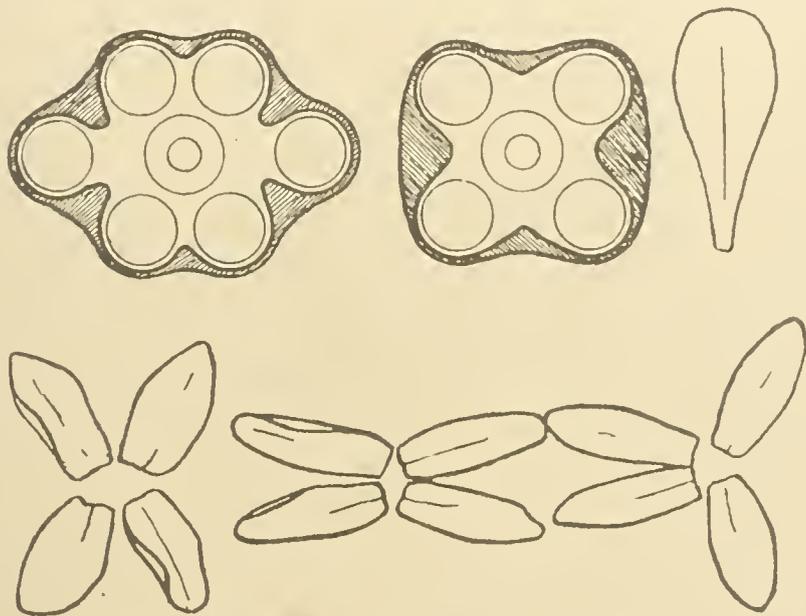


Abb. 34. *Cardamine hirsuta*.

Oben: Bauplan des Nektariums einer sechsmännigen und einer viermännigen Blüte. Kronblatt (Länge ca. 3 mm). Unten: Kronteller einer sechsmännigen, einer vier- und einer fünfmännigen Blüte; in der letzteren fehlt das äußere Staubblatt links.

finden sich auch niemals Übergangsbildungen zwischen Staubblättern und Drüsen.

Bei der Kreuzkirche fand ich ausschließlich viermännige Blüten, ebenso beim Sonnenberg und bei Meilen. In den Sonnenberg-Blüten waren die vier Stamina stark verkümmert, erreichten jedenfalls während der ganzen Anthere die Länge des Stempels nie. In Meilen fanden sich noch vereinzelte Stöcke mit fünfmännigen, d. h. solchen, in denen nur eines der beiden äußeren Staubblätter fehlte. Im Mönchhof und beim Rigiblick waren die Pflanzen sechsmännig, nur eine kleinere Zahl fünfmännig.

Keine Kelchsäcke. — Die kleinen dreieckigen Mediandrüsen der sechsmännigen Blüten (Abb. 34) sind durch feine Brücken mit den größeren amphiandrischen verbunden; letztere entsenden feine Fortsätze auch um das seitliche Staubblatt herum, die mit einander in Verbindung treten, so daß ein ringförmiges, beinahe vollständiges Nektarium entsteht. Bei den Mönchhof-Pflanzen

fehlten die letzteren Verbindungen, bei dem Material von der Kreuzkirche kamen keine Mediandrüsen vor. — In den fünf männigen Blüten entspricht auch das Nektarium auf der einen Seite der ersten, auf der anderen der zweiten Figur von Abb. 34.

Die Krone ist nur bei direkter Besonnung weit geöffnet. Der Kronteller hat dann einen Durchmesser von 4 mm. Er ist in sechsmännigen Blüten dorsoventral gestreckt, in vier männigen stark transversal und zwar letzteres nicht infolge einer schiefen Faltung, sondern infolge der Stellung der Querschnittsachsen a der Petalenwurzeln. In fünf männigen Blüten ist die eine Hälfte dorsoventral, die anderen transversal gestreckt (Abb. 34). Damit sind die in Prinz. etc. dargestellten Beziehungen zwischen Kron- und Staubblattwurzeln und die mechanischen Korrelationen zwischen der Gestalt des Krontellers und dem seitlichen Staubblatt (s. oben, S. 68) neuerdings bewiesen. — Die Petalen besitzen ziemlich schlanke, von den Platten jedoch nicht scharf abgesetzte Nägel, ungefähr wie diejenigen von *Arabis albida* (Abb. 16 b, S. 73).

Die Narbe steht am Anfang der Anthese am Grunde, später am Oberende der Beutel der inneren Stamina. Nur in den Sonnenberg-Blüten sind die Staubgefäße, wie oben bereits bemerkt, erheblich kürzer. — Die Blüten sind, wie ebenfalls bereits angedeutet wurde, sehr wetterempfindlich: sobald der Himmel sich bewölkt, werden die Petala im Wachstum gehemmt und bleiben schief-aufrecht stehen, oft beinahe geschlossen. Auch die Stamina bleiben dann aufrecht oder zusammengeneigt stehen, so daß die Beutel der inneren der Narbe dicht anliegen und große Haufen Pollen auf sie ablagern. — In den Sonnenberg-Blüten kamen auffallenderweise ganz schwache Staubblattdrehungen vor. — Die Narbe wird kurz vor dem Öffnen empfängnisfähig, das Stäuben beginnt unmittelbar nach dem Öffnen. Nur bei der Kreuzkirche fand ich vereinzelt überlebende Narben. — Reicher Fruchtansatz, selbst an Stöcken, deren Blüten wegen Regenwetter immer halb geschlossen blieben.

24. *Cardamine amara* L. var. *cymbalaria* Beauv. Unterscheidet sich nach Beauverd (3, S. 301 und 302) von *C. amara* L. namentlich durch kleinere Petala und größere Kelche, durch weit über die Krone vorragende Staubblätter und größere, stark vorspringende Drüsen.

25. *Dentaria digitata* L. (*Cardamine digitata*. O. E. Schultz.) Nach Kirchner (50, S. 365—67): Die Narbe ist beim Aufgehen der Blüte bereits entwickelt, während die Antheren sich erst öffnen, wenn die Krone sich völlig ausgebreitet hat und zwar diejenigen der äußeren wie immer später als die der inneren Staubblätter. Die 5 mm weite Kronöffnung wird durch Narbe und Antheren fast ganz verschlossen. „Auch nach dem Aufspringen bleiben die pollenbedeckten Seiten aller Antheren nach innen gewendet, doch drehen die vier oberen sich später mit ihren geöffneten Seiten etwas gegeneinander und nach oben.“ Die inneren Staubblätter „haben dieselbe Länge wie das Pistill, und ihre

Antheren befinden sich in unmittelbarer Nähe der Narbe, so daß regelmäßig spontane Autogamie stattfindet.

Zwei hufeisenförmige exandrische Lateraldrüsen. Sie entsprechen der Abbildung Velenovsky's (Taf. I, Abb. 31), während sie nach Hildebrand (41, Taf. I, Abb. 3) kleiner sind und nicht stark sezernieren. Auch O. E. Schultz (82) gibt zwei halbkreisförmige exandrische Lateraldrüsen an, deren Form variabel sei.

Die vorstehenden Angaben beziehen sich auf Freilandbeobachtungen, die Kirchner im Juni 1898 am Monte Baldo ausgeführt hatte. An Exemplaren, die im botanischen Garten in Hohenheim kultiviert worden waren, fand er größere und lebhafter gefärbte Blüten: Kelchblätter 9 statt 7, Kronblätter 25 statt 19 mm lang, Breite der Platten 12 statt 10, Länge der Nägel 10 statt 7 mm, Blütendurchmesser 35 statt 26 mm. Exandrische Drüsen wie bei den vorigen, jedoch mit Transversalfurchen und dünnen Fortsätzen, die der Basis der längeren Stamina entlang laufen. Schwacher feiner Duft.

Ich fand im April 1905 im botanischen Garten in Zürich 8—9 mm lange Kelche mit sehr kleinen, größtenteils echten Säcken, und 22 mm lange hellviolette Kronblätter ohne deutlich abgesetzte Nägel. Trotz des kalten Regenwetters war die Krone durch mäßig scharfes Falten der Petalen normal geöffnet, Durchmesser des Krontellers 18—20 mm. Die inneren Staubblätter überragen während der Anthese, 18—12 mm lang, auch mit dem unteren Rand ihrer Beutel die Narbe, die Antheren der äußeren Stamina dagegen stehen mit ihrer Mitte auf der Höhe der Narbe und sind so wenig gespreizt, daß Berührungen oft vorkommen. Staubblattdrehungen kaum bis zur 1. ||-Stellung.

26. *Dentaria bulbifera* L. (*Cardamine bulbifera* Crantz.)
Schon Hildebrand gibt (41, Taf. I, Abb. 19) außer den zwei exandrischen Lateraldrüsen noch zwei rudimentäre mediane an. Nach Velenovsky (Taf. I, Abb. 36 und 37) sind alle diese Drüsen durch schmale Brücken zu einem ringförmigen Nektarium vereinigt. Kirchner fand (50, S. 367 und 368) im Mai 1891 bei Urach auf der schwäbischen Alb ein ähnliches Nektarium wie Hildebrand.

Nach Kirchner ist die Narbe schon beim Aufgehen der Petala entwickelt und das Stäuben der inneren Stamina beginnt im Moment des Öffnens. Die Beutel der inneren Staubblätter „stehen reichlich um 2 mm höher als die Narbe und befinden sich im Blüteneingange; sie wenden ihre aufgesprungenen Seiten anfangs nach innen, behalten aber nicht, wie Hildebrand angibt, diese Stellung bei, sondern kippen allmählich in eine horizontale Lage um, wobei die mit Pollen bedeckte Seite nach oben dargeboten wird.“ Also offenbar bloß Zurückbiegen der Antheren im Verlaufe des Entleerens und Welkens, wie wir es mehrfach kennen gelernt haben, aber keine Drehungen. „Blüten, in denen die Antheren der zwei kurzen Staubblätter vollständig fehlgeschlagen sind, was Hildebrand beobachtete, fand ich nicht, vielmehr sind die Antheren der kurzen Staubblätter wohlentwickelt und stehen

auf der Höhe der Narbe, aber von ihr entfernt.“ Autogamie nicht ausgeschlossen; *Dentaria bulbifera* fruktifiziert aber nach Kerner (48, S. 415, vgl. auch Knuth's Handb. I, S. 42) nicht, wenn die Blüten keinen Insektenbesuch erhalten.

Schwache Kelchsäcke, Länge der Sepala 5 mm. Krondurchmesser ca. 20 mm. Helllila gefärbte Platten, flach ausgebreitet. Schwacher angenehmer Duft. Offenbar schwach besucht und auch geringer Fruchtansatz.

27. *Arabis albida* Stev. Arab. S. 20–22. — Die Blüten dieser Art wurden, wie oben (S. 71 u. 72) erwähnt, in den Jahren 1915 und 1916 an Leipziger Gartenexemplaren untersucht.

Die Zuwachsverhältnisse der Blütenteile wurden oben bereits beschrieben. Unsere Abbildung 35 bildet nun die Fortsetzung der oben gegebenen Abb. 15, welche die ersten Ent-

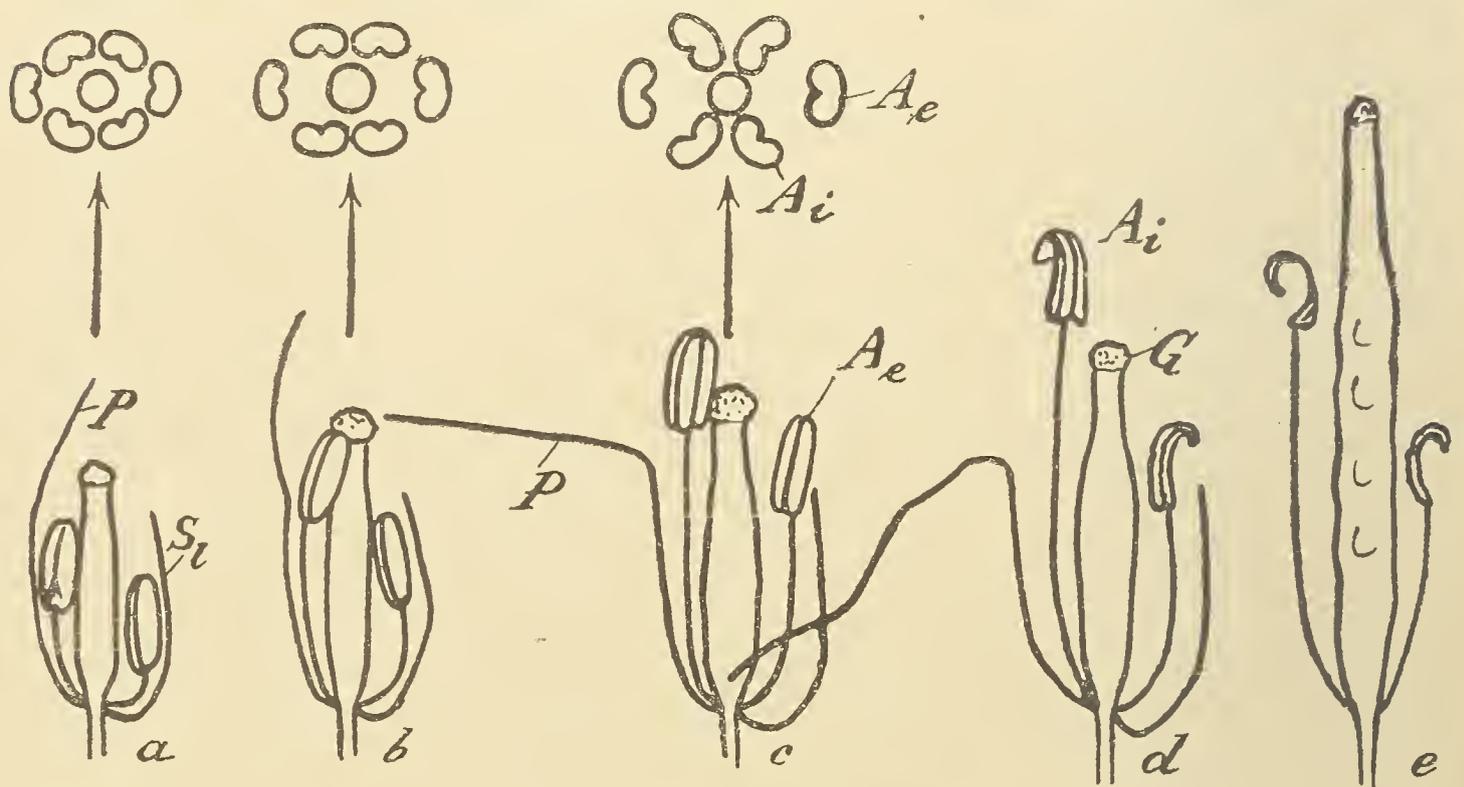


Abb. 35. *Arabis albida*.

Zuwachs und Stellung der Blütenteile (Fortsetzung von Abb. 15, S. 73).

a Mitte Ep. V, b Ende Ep. V, c Mitte Ep. VI, d Ende Ep. VI,
 e Ende Ep. VII (mit Nachstreckung). Halbschematisch.

wicklungsstadien darstellte. Zur Ergänzung sei bemerkt, daß die Beutel der inneren Staubblätter unmittelbar vor dem Entfalten der Krone entweder ganz oder beinahe bis zur 1. ||-Stellung abgedreht und gleichzeitig etwas vornüber gedrückt werden. Während des Öffnens und unmittelbar nach demselben wird dann diese Drehung sehr rasch bis zur ⊥-Stellung fortgesetzt, worauf das Stäuben beginnt. Am Anfang der Epoche III kamen manchmal Rückdrehungen bis zur 1. ||-Stellung vor.

Die Narbenpapillen sind, wie schon die Beobachtung von bloßem Auge zeigt, schon gegen Ende der Epoche V entwickelt. Bei der Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung fiel mir jedoch auf, daß aufgestrichene Pollenkörner um diese Zeit noch nicht an der Narbe haften bleiben. Die mikroskopische Untersuchung ergab dann, daß Papillen zwar um diese Zeit vorhanden sind, aber erst

ganz kurze rundliche Höcker darstellen. Auch nach dem Entfalten der Krone zeigt sie noch ungefähr dieses Bild. Erst wenn die inneren Stamina schon stark stäuben, verlängern sie sich und erst dann bleiben auch aufgestrichene Pollenkörner an ihnen haften. Die untersuchten Blüten waren also trotz frühzeitiger Anlage der Papillen physiologisch protandrisch.

Auf die Erscheinungen der Postanthese, über die eingangs (S. 75) bereits berichtet wurde, kommen wir später (S. 142) zurück. Das Endergebnis der Nachstreckung des Stempels ist in Abb. 35 e dargestellt. — Géitonogamie durch Übertragung zusammenhängender Pollenmassen wurde namentlich bei feuchtem Wetter wiederholt beobachtet.

In den letzten Blüten der 1916 untersuchten Stöcke hatten die inneren Staubblätter beim Öffnen den Stempel noch nicht erreicht; sämtliche Stamina blieben hier auch später auffallend kurz. Diese Letztlingsblüten waren erheblich kleiner, als die früheren.

Im Mai 1912 beobachtete ich in einem Garten in Zürich V an vereinzelt Stücken sehr kurze Stempel. Dieselben überragten den Kelch während der ganzen Anthese nur wenig und erreichten nicht einmal das untere Ende der Beutel der beiden seitlichen, kürzeren Staubblätter. Es lagen nicht Letztlingsblüten vor, die Stöcke zeigten ein normales kräftiges Aussehen und die beschriebene Abänderung kam in allen Blüten dieser Stöcke vor.

28. *Arabis alpina* L. Der in Arab. S. 17 erwähnte, in den Garten verpflanzte Stock, zeigte auch im folgenden Jahre 1912 noch genau denselben Drüsenbau wie am ursprünglichen Standort. Dagegen ergab ein Vergleich mit den früher (1909) aufgenommenen Zeichnungen, daß die Fortpflanzungsorgane, namentlich die Stempel, offenbar infolge der besseren Ernährung, länger und kräftiger geworden waren.

29. *Arabis arenosa* Scop. (*Cardamine arenosa* Roth.) Die in Arab. S. 23 und 24 beschriebenen, im April 1905 bei sehr kaltem Regenwetter untersuchten Blüten zeigten schon in sehr jungen Knospen reife Narben. Die Antheren brachen erst längere Zeit nach dem Öffnen auf. Petala und Stamina blieben zusammen geneigt, so daß in allen Blüten Pollen aus den längeren Staubblättern auf die Narbe entleert wurden. — Kirchner hat (50) Blütenduft und ziemlich reichlichen Insektenbesuch festgestellt.

30. *Arabis coerulea* (All.) Haenke. Arab. S. 22 und 23. — Stäger beobachtete (105, S. 296 und 297) diese Art anfangs August 1910 bei kaltem Regenwetter am Gratschluchtgletscher im Furkagebiet, 2500 m ü. M. Er fand die Petala lila wie beim Flieder, an den Rändern fast zu weiß verblaßt, 5 mm lang und 1½ mm breit, später bis löffelförmig, die Sepala 3 mm lang und 1 mm breit, die Filamente der Staubblätter am Grunde verdickt. Die sämtlichen Stamina überragten die Narbe, brachten aber die Antheren infolge der Krümmung der Filamente doch mit ihr in

Kontakt. Der sehr kurzen Protogynie folgte Autogamie. Selten fast geschlossene und ganz geschlossene Blüten, „in welchen die Narbe reif war und sämtliche sechs Antheren sich stäubend an die Narbe schmiegt (Pseudokleistogamie)“.

31. *Arabis verna* (L.) R. Br. Ende April 1906 fand Fritsch (19, S. 6 und 7) die Blüten dieser Art violett, ähnlich denen der Gebirgsformen von *Cardamine pratensis*, jedoch mehr ins Blaue spielend. „Antheren der längeren Staubblätter unmittelbar an der Narbe, so daß Selbstbestäubung sehr leicht eintreten kann.“ (Vgl. auch Kerner, 48, S. 304) Die Filamente der kürzeren Staubblätter besitzen einen nach innen gerichteten Zahn, diejenigen der längeren ziemlich breite Leisten, ähnlich denen von *Aubrieta* (Prinz. etc. S. 132 u. f.); Filamentleisten kommen nach Arab. resp. auch bei *Arabis hirsuta* und *procurrens* vor. Nur zwei exandrische halbmondförmige Drüsen. Es konnte kein Insektenbesuch wahrgenommen werden.

Heliophila. Diese Gattung besitzt an den Kronwurzeln und an den seitlichen Staubblättern interessante blattartige Fortsätze. Diejenigen der Petalen erinnern an die (Prinz. etc. S. 75 u. f.) bei *Biscutella laevigata* beschriebenen, die der Filamente unterscheiden sich von den meisten der von mir in C. C. S. und Prinz. etc. beschriebenen dadurch, daß sie auf der Außenseite des Filamentes stehen und ihre Fläche nicht in der Transversalachse der Blüte, sondern senkrecht zu dieser, also parallel der Medianachse ausbreiten. G. Beauverd hat diesen Anhängen eine sehr beachtenswerte kleine Arbeit gewidmet (5). Ihm fällt die eigenartige Lagebeziehung zwischen den Anhängen der Kronnägel und denen der seitlichen Filamente auf, Erscheinungen, auf die ja bereits in C. C. S. (S. 36) hingewiesen wurde und die später in Prinz. etc. (S. 15 u. f.) mechanisch gedeutet wurden. Beauverd erklärt diese Erscheinungen, ähnlich wie ich dies in C. C. S. noch tat, rein ökologisch: er faßt (S. 129) diese Schuppen als Nektardecke auf, dazu „bestimmt“, dem Insektenrüssel denjenigen Weg zum Nektar aufzuzwingen, der an den stäubenden Antheren vorbeiführt. Abbildung 36 zeigt nach Beauverd die Ausbildung dieser Organe bei

32. *H. mafubensis* Beauv., einer Crucifere der Flora Ost-Griqualands. Das relative Längenverhältnis von Stempel und Staubblättern schwankt, wie Beauverd hier beiläufig bemerkt, bei der Gattung *Heliophila* von Art zu Art: oft überragen die inneren Staubblätter die Narbe, in anderen Fällen sind sie gleich lang oder kürzer als der Stempel. Zwei exandrische Lateraldrüsen (Abb. 36a).

Es sei hier noch die Speziesdiagnose dieser von Beauverd zum ersten Mal beschriebenen Art, soweit sie die Blütenorgane betrifft, wiedergegeben. Sie findet sich in einer anderen Arbeit des Autors (4) und lautet: Flores \pm 20 mm diam., laete lilacei, medio ochroleuco maculati; sepala oblonga (superf. = 12×3 mm) apice obtusa subtridentata, margine \pm membranaceo-hyalina, basi \pm $1\frac{3}{4}$ mm lata, subgibbosa; petala ovata-rotundata (superficie = $11\frac{1}{2} \times 9$ mm), basi attenuata intus squamella fim-

briata $\pm 1\frac{1}{2}$ mm lg. aucta; staminum filamenta 2 exteriora $\pm 4\frac{1}{2}$ mm lg., basi squamellata, 4 interiora glabris $\pm 5\frac{1}{2}$ mm lg. basi nuda; antherae ± 3 mm lg. stylum superantes; nectaria 2 scutiformia ± 1 mm lata, basi filamentorum exteriorum inserta; ovarium . . . $\pm 4\frac{1}{2}$ mm lg. (cum stylo stigmatique $\pm 1\frac{1}{4}$ mm lg.).

33. *H. amplexicaulis* L. besitzt, wie Beauverd in der zuerst genannten Publikation (5) mitteilt, große, stark nach außen umgelegte Anhänge an den äußeren Staubblättern, während die Kronblattanhänge, wie bei der vorigen Art nur an dem gegen das benachbarte kleinere Staubblatt gerichteten Nagelrand entwickelt, schwach ausgebildet sind.

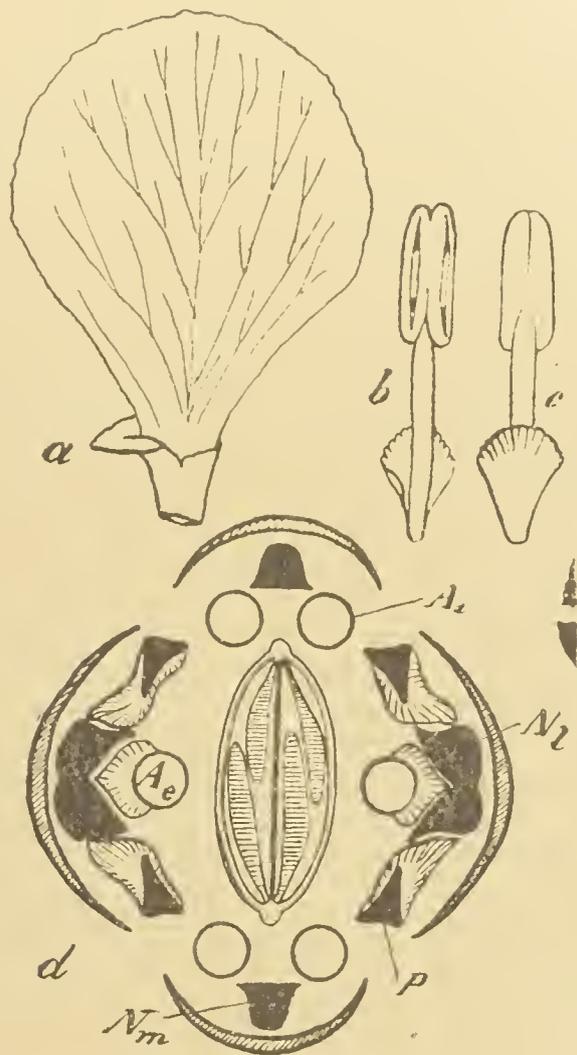


Abb. 36. *Heliophila mafubensis*.

a Kronblatt von innen (links grenzt ein seitliches Staubblatt an), *b* seitliches Staubblatt von innen, *c* dasselbe von außen, *d* Diagramm (Kronblätter und Drüsen schwarz, Anhänge der Kronblätter und der seitlichen Stamina schraffiert). Nach G. Beauverd.

34. *H. cornuta* Sonder. besitzt nach derselben Quelle (5) lanzettliche Anhänge am Grunde der seitlichen Filamente. Die Kronblattanhänge bilden hier gekielte, am Rande gekerbte Schuppen und nehmen nur die untere Hälfte des Nagels ein.

35. *H. linearis* D. C. Nach derselben Quelle: Kronblattanhänge wie bei *H. amplexicaulis*, Staubblattanhänge ganz am Grunde der äußeren Filamente entspringend.

36. *H. rigidiuscula* Sonder. Bei dieser Art bestehen nach ders. Quelle die Kronblattanhänge aus je zwei kleinen Schüppchen,

während die Fortsätze der äußeren Staubblätter schildförmig ausgebreitet sind und wie bei der vorigen Art ganz unten am Grunde der Filamente sitzen.

37. *H. squammata* Schlechter. Nach ders. Quelle gleichen die Kronschuppen dieser Art denen von *H. mafubensis*, stehen jedoch etwas weiter unten am Nagel. Filamentanhänge ziemlich hoch inseriert. Die vier Drüsen des Nektariums sind miteinander verbunden.

Es folgen nun in der wiederholt zitierten Schrift Beauverd's (5) Angaben über die Kron- und Filamentanhänge einiger weiterer, noch nicht bestimmter Arten des von dem Autor geleiteten Boissier'schen Herbars in Chambésy (Schweiz). Die Leisten sind bei einigen sehr stark entwickelt, bei anderen fehlen die einen oder anderen ganz. Meist sehr geringe oder fehlende Kelchsäcke. Meist nur zwei Lateraldrüsen.

38. *H. subcornuta* Beauv. Zu dieser von ihm erstmalig beschriebenen Art der Flora Ost-Griqualands gibt Beauverd in der anderen, oben ebenfalls bereits erwähnten Arbeit (4) eine Speziesdiagnose. Der die Blüten betreffende Teil derselben lautet: Flores ± 18 mm diam., læte lilacei; sepala oblonga (superficie $\pm 6 \times 1\frac{1}{2}$ mm) apice obtuso-acuminata, margine anguste membranacea, inæqualia: interiora 2 infra apicem cornu incrassati curvato $\pm \frac{1}{4}$ mm lg. prædita, basi $\pm \frac{2}{3}$ mm lata; exteriora 2 infra apicem cornu destituta vel obscure subgibboso, basi plana 1 mm lata; petala elliptico-rotundata (superficie $\pm 9 \times 6$ mm) basi attenuata squamella semper destituta staminum filamenta subæquales, ± 5 mm lg., basi semper nuda (omnia sine squamella!); antheræ $\pm 2\frac{1}{2}$ mm lg.; stylum subæquantem; nectaria 4 obsolete obovata; ovarium . . . 5 mm lg.; stylus brevis ($\pm 1\frac{1}{2}$ mm lg.).

39. *Biscutella laevigata* L. Prinz. etc. S. 75—78. — Bayer führt (2) *Biscutella* als Beispiel einer Gattung mit besonders veränderlichem Drüsenbau an. Dazu bemerkt v. Hayek (38, S. 169): „Ich habe die Honigdrüsen bei zahlreichen Arten und speziell bei *B. laevigata* an zahlreichen Individuen von den verschiedensten Standorten untersucht und habe folgendes gefunden: Konstant finden wir zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstförmige Honigdrüse, ferner eine an der Außenseite der langen Staubblattpaare. Das ist für die Gattung fast ausnahmslos konstant. Veränderungen unterworfen ist der Umstand, ob die beiden seitlichen Drüsen getrennt bleiben oder ob sie außen oder innen oder beiderseits miteinander verschmelzen, ob die medianen schmal, lineal oder dreilappig sind; in seltenen Ausnahmefällen können letztere auch ganz abortieren.“ Also verschiedener Grad der Medianhebung, vgl. damit Prinz. etc. S. 76 u. 77, wo die lateralen Drüsen auch mit den medianen verbunden sind.

Über das Blühen von *Biscutella laevigata* unter wechselnden Witterungseinflüssen hat Verf. schon früher (30) einige Mitteilungen gemacht, die, da sie an einer schwer zugänglichen Stelle erschienen, hier kurz wiederholt seien. Die Pflanze wurde im Juli 1906 während sonnigen Wetters auf feuchtem Geröll an den zum

Val Zavretta abfallenden Südhängen des Piz Uertsch (oberhalb Preda in Graubünden, ca. 2300 m) leicht protogyn blühend vorgefunden. Die Narbe wurde zu Beginn der Anthese über die Beutel der inneren Staubblätter emporgehoben, letztere spreizten stark und drehten sich überdies bis zur \perp -Stellung, später noch darüber (am Schluß der Anthese kamen Rückdrehungen vor), so daß Autogamie ziemlich sicher ausgeschlossen war. Nach mehrtägigen kalten Gewitterregen zeigten die nunmehr aufgehenden Blüten derselben Stöcke erheblich veränderte Blüten: Der Stempel erreichte die Länge der inneren Stamina nicht mehr und diese zeigten entweder gar keine oder nur sehr geringe Abdrehung gegen die beiden äußeren hin. Die Petala war gerade aufwärts gerichtet und die Staubblätter spreizten nicht, so daß ihre Beutel der Narbe dicht anlagen (vgl. Abb. 37). Endlich waren die Blüten ziemlich genau homogan.

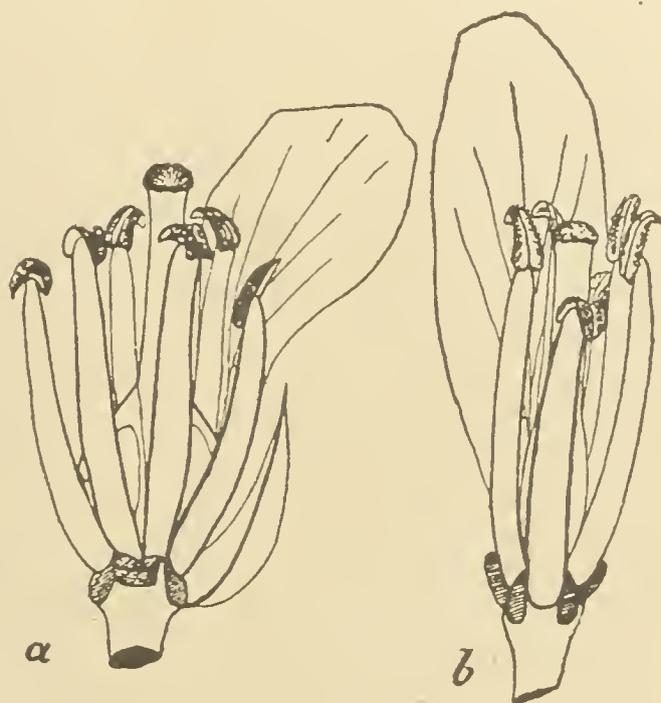


Abb. 37. *Biscutella laevigata*.

a normale, *b* nach mehrtägigem kalten Gewitterregen aufgegangene Blüte.

Stäger hat später (103, 105, S. 292) diese Mitteilungen auf Grund von Beobachtungen bei wechselnder Witterung im Unterwallis, am Walensee und auf der Furka bestätigt. Seine weiteren Mitteilungen (vgl. dort) scheinen mehr lokale Unterschiede als Witterungseinflüsse zu sein.

40. *Capsella bursa pastoris* Moench. (*Thlaspi bursa pastoris* L.) Über die starken lokalen Abänderungen dieser Art wurde in Prinz. etc. S. 78—84 berichtet. — Auch in dem Längenverhältnis und der Reifezeit der Fortpflanzungsorgane zeigen die dort beschriebenen Blüten erhebliche lokale Unterschiede. An allen Standorten waren zwar die Narbenpapillen schon im Verlauf der Epoche V ausgebildet und begann das Stäuben erst etwas nach dem Entfalten der Petala. In Barmen (Ende August 1903), in Preda-Graubünden (Ende Juli 1908) und im Mönchhof bei Zürich (Ende September 1908) überragte jedoch der Stempel am Ende der

Epoche V die Staubblätter etwas, so daß die Krone vom Narbenkopf aufgedrückt wurde, während in Zürich V (Ende 1908) um diese Zeit umgekehrt die inneren Staubblätter den Stempel um eine halbe Antherenlänge überragten. Am Schluß der Anthese waren die inneren Staubblätter an einzelnen Standorten gleich lang, an anderen etwas länger als der Stempel. In Preda verharrten die inneren Staubblätter in der O-Stellung; von den übrigen Standorten liegen hierüber keine Beobachtungen vor. Überlebende Narben wurden nirgends beobachtet. Nur bei ganz sonnigem Wetter gehen die Blüten weit auf, so daß Autogamie kaum mehr möglich ist, sonst war sie stets unvermeidlich. In Preda, wo während kalten Regenwetters beobachtet worden war, legten sich die Kron- und Staubblätter am Ende der Anthese dicht auf die Narbe. Der Fruchtsatz war überall reichlich.

Im Frühjahr 1914 wurde die Pflanze beim Völkerschlachtdenkmal in Leipzig neuerdings untersucht. Reifezeit der Fortpflanzungsorgane wie bei den vorigen. Die Blüten öffneten sich vormittags um 9 Uhr, das Stäuben begann um 10 oder 11 Uhr und war abends um 4 Uhr erledigt. Die inneren Staubblätter überragten den Stempel während dieser ganzen Zeit etwas. Während der darauf folgenden Nacht streckte sich aber der Stempel noch etwas und die Narbe blieb noch während des größeren Teils des folgenden Tages frisch. Hier liegt also offenbar die schon mehrfach erwähnte Nachstreckung vor. Die inneren Staubblätter drehten sich bis zur 1. ||-Stellung.

Stäger untersuchte (105, S. 294 und 295) diese Art Ende Juli 1911 oberhalb Meiringen bei ca. 1000 und um dieselbe Zeit des Jahres 1909 auf der Salanfe-Alp im Wallis bei ca. 2000 m Meereshöhe. An beiden Orten schaute der Narbenkopf, ähnlich wie an der Mehrzahl der oben erwähnten Standorte, schon aus einer kleinen Öffnung der Blütenknospe hervor, während die Staubblätter, ganz kurzgestielt und unreif, noch fast auf dem Blütengrunde saßen. In diesem Stadium, das einen Tag andauert, und eigentlich noch zur Epoche V zu rechnen ist, wird die Blüte bereits von Insekten besucht. Am folgenden Tag öffnet sie sich. Nur bei vollem Sonnenschein spreizen jedoch Petalen und Stamina so weit, daß die Beutel $1\frac{1}{2}$ mm von der Narbe entfernt zu stehen kommen. Die inneren Staubgefäße drehen sich dann bis zur | -Stellung. Dieses Stadium dauert bis gegen 5 Uhr, worauf Kron- und Staubblätter wieder nach innen gehen und sich an die noch frische Narbe schmiegen. Bei bedecktem Himmel öffnet sich die Blüte auch an diesem Tag nur wenig und die Antherendrehung unterbleibt, so daß, da die inneren Staubblätter von gleicher Länge sind wie der Stempel, während des ganzen Tages Autogamie eintreten kann. — Hier liegen also offenbar direkte Witterungseinflüsse vor. Weitere Mitteilungen über künstliche Abänderung des Blühens durch Veränderung der Belichtung, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit folgen weiter unten (S. 155).

41. *Hutchinsia alpina* R. Br. (*Lepidium alpinum* L.) Prinz etc. S. 84 und 85. — Stäger konstatierte (105) auf Grund von Be-

obachtungen an drei Unterwalliser Standorten ähnliche lokale Abänderungen wie bei *Thlaspi rotundifolium*:

Auf der Alp Emaney bei ca. 1800 m, Sonnenseite, fand er Mitte Juli 1909 „schwache Protogynie mit langlebigen Narben. Anfangs Fremdbestäubung möglich, da die Narbe zudem um $\frac{1}{2}$ mm die Antheren der vier längeren Staubblätter überragt. Später erreichen die stäubenden Antheren der vier längeren Staubblätter die noch empfängliche Narbe und belegen sie. Keine Abdrehung der langen Staubblätter.“

Col de Jorat bei ca. 2200 m, Schattenseite, Ende Juli 1909: „Auch hier ist entschieden noch Protogynie vorhanden, aber die Narbe überragt die vier längeren Staubblätter nicht. Narbe und Antheren liegen in gleicher Ebene und wenn diese zu stäuben beginnen, so entleeren sie den Pollen direkt auf die Narbe, da sie derselben anliegen. Die Allogamie beruht hier nur noch auf dem Moment der Narbenvorreiße.“

Auf dem großen St. Bernhard bei ca. 2450 m zur selben Zeit: Dieser Standort übertrifft an Rauheit die beiden vorigen. Homogamie oder sehr schwache Protogynie. Stempel und innere Staubblätter von gleicher Länge, häufig überragen auch die letzteren die Narbe um Antherenlänge. Stets berühren sie sie. „Alles ist von Anfang an auf Autogamie angelegt.“ Oft berühren auch die Antheren der kürzeren Staubblätter. „Mit zunehmender Härte und Rauigkeit des Klimas wird somit Autogamie ausschließlicher.“ Es ist aber auch hier, ebenso wie bei *Thlaspi rotundifolium* möglich, daß erblich fixierte Lokalrassen vorliegen.

42. *Thlaspi rotundifolium* Gaud. (*Hutchinsia rotundifolia* R. Br., *Lepidium rotundifolium* Reich., *Iberis rotundifolia* L.) Prinz. etc. S. 65—88. — Stäger (103, 104) beobachtete die Blüten dieser Art an fünf verschiedenen Standorten. Die drei ersten liegen in der Umgebung der Dent du Midi im Unterwallis, die beiden letzten im Berner Oberland. An den drei erstgenannten wurde am 21.—24. Juli 1909 beobachtet. Die Ergebnisse sind kurz folgende:

Nordseite des Col d'Emaney (ca. 2400 m) bei kaltem Wetter mit vielen Niederschlägen, zwischen Schneefeldern, auf schmelzwassergetränktem Geröll: Etwas protogyn. Die inneren Staubblätter überragen den Stempel um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge. Ihre Beutel liegen schief oder dachförmig direkt auf der Narbe, die sie mit Pollen bestreuen. Keine Drehung. Es kommen überdies kleistogame Blüten vor.

Am Col de Jorat (ca. 2200 m), Südexposition, bei klarem warmem Wetter auf sonnedurchglühtem Kalkgeröll: Ebenfalls protogynisch. Der Stempel überwächst in den meisten Blüten die inneren Staubblätter rasch. Innere Staubblätter bis zur \perp -Stellung abgedreht und wohl auch gespreizt, so daß Autogamie verhindert.

Am Col de Susanfe (ca. 2200 m) bei vorübergehend hellem, warmem Wetter, Temperatur des Nachts trotzdem häufig auf dem Gefrierpunkt: Die Blüten verhielten sich wie die zuletzt beschriebenen, hatten jedoch etwas kürzere Stempel. Am Ende der

Anthese und bei schlechtem Wetter Autogamie wie bei den zuerst beschriebenen.

Auf dem Gipfel des Faulhorns (2650 m), Ende Juli 1911, bei heißem Wetter: Reife Narbe durchbricht die Knospe, während die Filamente der unreifen Stamina noch kaum 1 mm lang sind. Dieses Stadium dauert einen Tag. Am folgenden entfaltet sich die Blüte und die inneren Stamina werden um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge über die Narbe emporgehoben. Oft wird diese sogar von den beiden kurzen Staubblättern überragt. Alle Antheren neigen sich dachförmig über die Narbe. Keine Drehungen und schwache Spreizung der Stamina.

Am Rohrbachstein (ca. 2900 m), Ende Juli 1912, bei sonnigem Wetter und heftigem Wind, vorher tagelang Regen und Schnee: Auch hier ragt die frühreife Narbe um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge über die noch geschlossenen Antheren hinaus. Später wurden die Beutel rasch auf die Höhe der Narbe oder daneben hinaus geschoben. Keine Drehungen, dachförmige Beutelstellung und geringes Spreizen der Staubblätter. Wie bei den vorigen, folgt auch hier einem ersten protogynen ein zweites autogenes Stadium.

Stäger vergleicht seine Beobachtungen untereinander und mit denen von Schulz und mir (C. C. S., 500 m ü. Meer), sowie mit den Angaben auf S. 28 von Kirchner's „Beiträgen“ (49). Letzterer Vergleich fällt dahin, da sich diese Angaben gar nicht auf *Thlaspi rotundifolium*, sondern auf *Th. corymbosum* Gay. beziehen. Aus diesen Vergleichen zieht Stäger den Schluß, „daß bis zu 2200 m über Meer, und dazu bei besonntem Tage, Allogamie durch Abdrehung der vier längeren Staubblätter und Hinauswachsen der Narbe aus dem Bereich der stäubenden Antheren gewährleistet ist, daß aber in noch höheren Gebirgsregionen trotz des wärmsten Wetters bei Tag Autogamie die Regel ist“. Ob diese Unterschiede vererbte Rassenmerkmale darstellen oder wirklich ganz durch die Witterung bedingt sind, ist leider nicht zu entscheiden.

43. *Lepidium sativum* L. Prinz. etc. S. 91 und 92. — Es wurde noch festgestellt, daß die Papillen der Narbe schon etwa um die Mitte der Epoche V fertig ausgebildet sind, das Stäuben aber erst einige Zeit nach dem Öffnen beginnt. Am Schluß homogam, nur in vereinzelter Blüten stark überlebende Narben. Die Beobachtungen wurden bei sonnigem Wetter ausgeführt.

44. *Lepidium campestre* R. Br. (*Thlaspi campestre* L.) Prinz. etc. S. 96. — Mitte Mai 1916 auf Schuttplätzen in der Umgebung des Völkerschlachtdenkmal in Leipzig neuerdings untersucht.

Blütengrund wegen des Baues des Fruchtknotens (Angustiseptae) besonders stark transversal verbreitert (vgl. S. 65). Anfangs rhombische Kronöffnung und schwach dorsoventral gestreckter Kronteller; später spreizen bei sonnigem Wetter die Petala vom Grunde an, so daß dann nur noch undeutlich begrenzte Kronöffnung und etwas transversal gestreckter Kronteller. Kelchsäcke wie bei *L. latifolium* L. (Prinz. S. 94, Abb. 84). Vier große, etwas nach außen vor-

springende amphandrische Drüsen, die auf der Innenseite des seitlichen Staubblattes mit schmäleren Fortsätzen zusammenstoßen ohne zu verschmelzen und zwei kleine, von jenen völlig isolierte, stark vorspringende Mediandrüsen.

Zuwachs der Blütenteile nach Abb. 38. In der Epoche IV besitzt der Stempel einen deutlich abgesetzten kleinen Griffel; indem dann später die schmalen Ränder des transversal verbreiterten Fruchtknotens sich nach oben vorwölben, wird der Griffel links und rechts mehr und mehr umwallt, so daß er schließlich im Fruchtknoten versinkt und die Narbe direkt auf diesem aufsitzt (Abb. 38b). — Die Narbe überdauert nicht. Nachstreckung des Stempels wurde nur in solchen Blüten beobachtet, aus denen später normale Früchte entstanden.

45. *Aethionema saxatile* R. Br. Prinz. etc. S. 96—99. — Papillen schon am Anfang der Epoche V sehr kräftig entwickelt. Am Schluß dieser Epoche sind die inneren Staubblätter gleich lang wie der Stempel, während die Krone sich entfaltet, über-

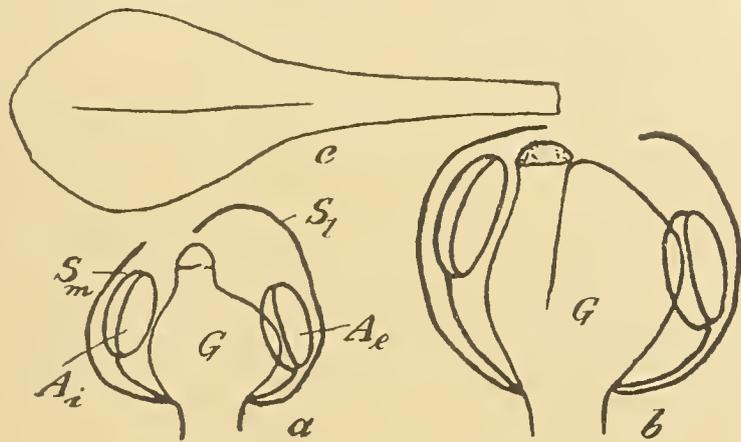


Abb. 38. *Lepidium campestre*.

Blütenteile *a* während der Ep. IV (Knospe $\frac{2}{3}$ mm lang), *b* zu Anfang der Ep. V (Gesamtlänge $1\frac{2}{3}$ mm). *c* ausgewachsenes Kronblatt (Länge $2\frac{1}{2}$ mm).

wachsen sie die Narbe um eine halbe Antherenlänge. Dieses Längenverhältnis bleibt während der ganzen Anthese bestehen. Zuletzt streckt sich der Stempel in den meisten Blüten neuerdings, so daß er, wenn die Beutel der inneren Staubblätter entleert sind, diese um eine halbe Antherenlänge überragt.

46. *Iberis umbellata* L. Prinz. etc. S. 101—106. — Die Papillen der violetten wie der weißen Blüten sind erst unmittelbar nach dem Öffnen voll entwickelt.

47. *Iberis sempervirens* L. Prinz etc. S. 106 und 107. — Mitte Mai 1916 an Gartenexemplaren, die im Vorjahre aus dem Schulgarten in Köln a. Rh. bezogen worden waren, neuerdings untersucht.

Ein Vergleich der Abb. 39 mit dem Zuwachsdigramm von *Cardamine pratensis* (S. 77) zeigt, daß die Streckung des Stempels später, die der Krone und der Filamente früher einsetzt als bei dieser Art. Bei Beginn der Anthese überragen die primär bis zur 1. ||-Stellung abgedrehten Beutel der inneren Staubblätter den Stempel um eine halbe Antherenlänge. Unmittelbar nachher eröffnen die Staubblätter, wie immer

zuerst die inneren, ihre Funktion, während die Narbe schon seit Mitte der vorangegangenen Epoche V stark papillös war (der Narbenkopf ist, wie unsere Abb 41 zeigt, am Ende der Epoche V und zu Anfang von VI zwar noch nicht so groß, wie am Ende der Anthese, die Papillen vergrößerten sich aber schon von dem hier zuerst (Abb. 41 a) dargestellten Stadium ab nicht mehr merklich und schon in jenem Stadium blieben aufgestrichene Pollenkörner leicht an ihr haften). Stempel und Staubblätter strecken sich nun weiter, ersterer aber nur noch sehr langsam, so daß ihn die inneren Staubblätter sehr bald um $\frac{3}{4}$ einer Antherenlänge überragen. Inzwischen haben sich die Beutel dieser Stamina sekundär weiter gedreht, so daß sie jetzt die \perp -Stellung einnehmen. Erst nachdem aller Pollen entleert war, begann in den meisten Blüten der Stempel sich nochmals um $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ einer Antherenlänge zu strecken; da sich inzwischen die Filamente durch Welken etwas verkürzt und die Beutel zurückgerollt hatten, überragte der Stempel schließlich die inneren Stamina beinahe um die Länge einer Anthere. In diesem Zustande blieb seine Narbe etwa noch einen Tag nach

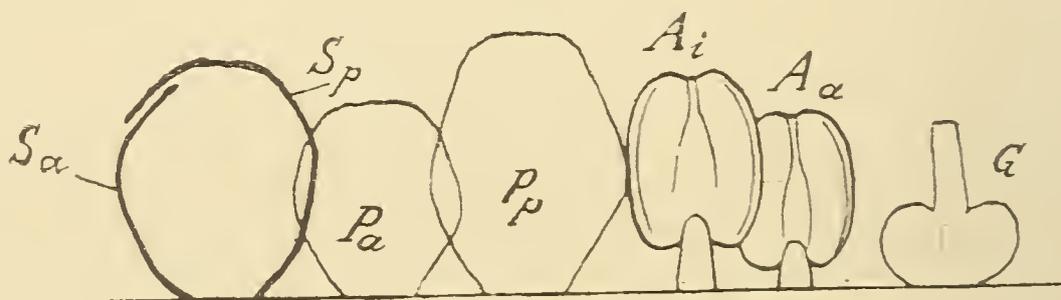


Abb. 39. *Iberis sempervirens*.

Schematische Darstellung der Länge der Blütenteile im dritten Viertel der Ep. IV, Kelchblätter im Längsschnitt. Länge der betr. Knospe ca. 2 mm.

dem Verstäuben der Stamina frisch. — Hier liegen also die uns bekannten Erscheinungen der Postanthese (S. 75) vor.

Bekannt ist der starke Größenunterschied zwischen den vorderen und den hinteren Petalenplatten, der bei den meisten Arten dieser Gattung vorkommt. Nun wachsen die Petalenplatten bei unserem Untersuchungsmaterial während der Anthese noch sehr stark, stärker als z. B. bei *Cardamine*. Während dieses Wachstums verstärkt sich nun jener Größenunterschied noch sehr wesentlich: Bei Beginn der Anthese sind die Platten der vorderen Anthese zweimal, am Schluß jedoch drei- bis viermal so lang wie die der hinteren. Trotzdem ist, wie unsere Abb. 39 zeigt, die Förderung der vorderen Petalen schon recht frühzeitig bemerkbar: zur Zeit der Epoche IV schon greifen die vorderen Kelch- und Kronblätter oben schon weit um die Knospe herum und überdecken die hinteren.

Auf jeder Seite der Blüte je zwei starke, weit innen liegende und darum innerhalb der Wurzel des kürzeren Staubblattes zusammenstoßende, aber noch durch eine feine Furche getrennte amphandrische Drüsen (Abb. 40). Vorn und hinten auf dem Blütengrunde keine Spur von Drüsengewebe.

48. *Iberis amara* L. Prinz. etc. S. 107 und 108. — Papillen kurz vor dem Öffnen fertig ausgebildet. Die Antheren der inneren Staubblätter überragen den Stempel und den Kronteller während der ganzen Anthese etwa um eine halbe Antherenlänge. Die Narbe überdauert.

Draba. Die nachfolgenden Einzelbeschreibungen geben einige Ergänzungen zu den Angaben von C. C. S. Diese Ergänzungen wurden teils durch Beobachtungen an demselben Material, teils durch spätere Untersuchungen an anderen Lokalitäten gewonnen; letztere sind jeweils angegeben. Die für die ganze Gattung zutreffenden Ergebnisse seien hier vorweg dargestellt:

Der Fruchtknoten ist bei *Draba*, wie bei allen breitwandigen *Siliculosae*, dorsoventral verbreitert. Diese Verbreiterung betrifft jedoch nur die höheren Querschnitte, am Grunde ist der Fruchtknoten ziemlich isometrisch gebaut. Der Blütengrund zeigt darum

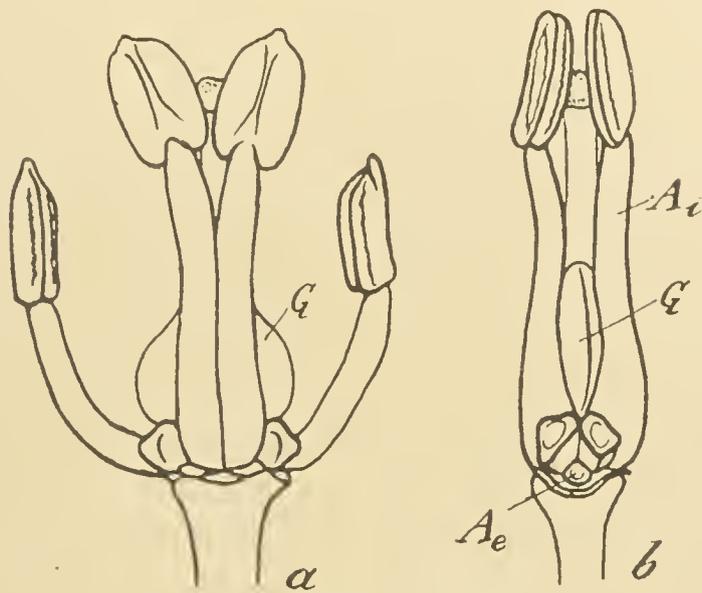


Abb. 40. *Iberis sempervirens*.

Innere Blütenteile *a* von vorn, *b* von der Seite. In *a* sind die Wurzelstellen der Kron- und Kelchblätter sichtbar. Länge $4\frac{1}{2}$ mm.

die für die Cruciferen charakteristische transversale Verbreiterung (vgl. S. 65). Daraus ergibt sich die Gestalt des Krontellers: wenn die Petalen normal gefaltet sind, ist derselbe leicht dorsoventral gestreckt, in einigen Fällen, wo sich die Kronblätter schief-seitwärts falten, wird er strahlig oder sogar leicht transversal gestreckt.

Die Arten sind in aufsteigender Folge aufgeführt: das Nektarium, anfangs noch ringförmig, nimmt mehr und mehr die in unseren Abbildungen dargestellte Form an, die schon von Velenovsky (108) als typisch für die Gattung *Draba* bezeichnet wurde. Sie besteht aus vier amphandrischen Einzeldrüsen, die nach außen und innen um die Wurzel des kurzen Staubblattes herumgreifen. Diese Drüsenordnung kommt auch bei *Alyssum* und *Farsetia* vor, Schweidler bezeichnet sie (99) als „*Alyssum*-Typus“. Mit der Umwandlung des ringförmigen Nektariums in diesen *Alyssum*-Typus steht die aus den nachfolgenden Einzelbeschreibungen ersichtliche allmähliche Steigerung der Hebung

der medianen Blütenteile in Einklang. Letztere dokumentiert sich in der Ausbildung etwas stärkerer Kelchsäcke.

Die Kronblätter, bei den ersten Arten noch nagellos, zeigen immer deutlicher abgesetzte Nägel, so daß, während die ersten Arten jeder Honigbergung entbehren, der Nektar bei den letzten durch die aufgerichteten Kronnägel gegen Regen und ganz kurzrüsselige Insekten ziemlich gut geschützt ist. Irgendwie vollständige Besucherlisten liegen nicht vor (vgl. Knuth's Handb. II. I. S. 112 und 113).

Die letzten Arten besitzen Filamentleisten, die an gewisse *Alyssum*arten, namentlich an *A. saxatile* (Prinz. etc. S. 121 und 122) erinnern.

Diese Mitteilungen über die Morphologie der Blüten zeigen, daß die Gattung *Draba* in der in Arab. S. 30 und 31 gegebenen Übersicht vor die Gruppe 12a (*Alyssum*) einzuschalten ist, die in mehrfacher Hinsicht ihre Fortsetzung bildet.

Die Antheren neigen anfangs stark vornüber. Die Staubblattdrehungen sind jedoch nur schwach, oft auch gar nicht vor-

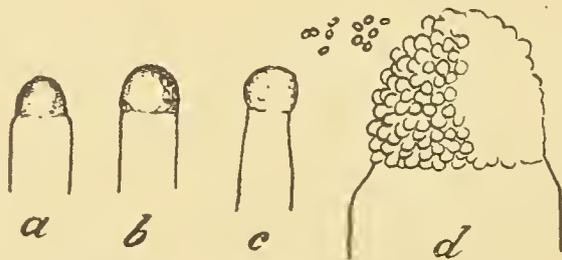


Abb. 41. *Iberis sempervirens*.

Griffelende *a* am Ende von Ep. V, *b* am Anfang der Anthere (Ep. VI), *c* beim Verwelken. Das in *a* dargestellte Stadium ist in *d* stärker vergrößert wiedergegeben.

handen. Sie sind meistens ganz primär, da sich die Filamente nach dem Öffnen der Blüten entweder gar nicht mehr oder nur noch sehr wenig verlängern.

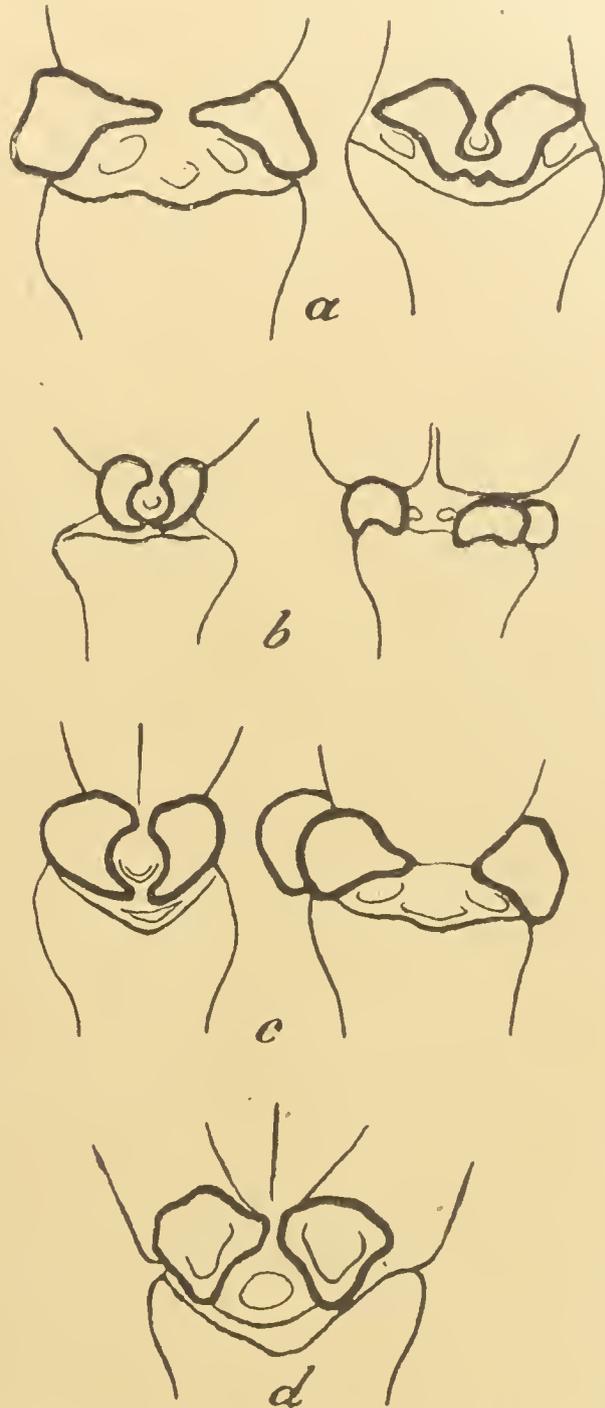
Die Narbe entwickelt sich bei *Draba* besonders frühzeitig. Die Anthese beginnt bei einigen Arten (*D. aixoon*, *aixoides*, *ciliata*, *incana*) mit einem längere Zeit andauernden weiblichem Stadium. Namentlich bei Regenwetter ist diese Erscheinung deutlich: der Griffel ragt dann, ähnlich wie dies oben bei *Capsella bursa pastoris* und *Thlaspi rotundifolium* beschrieben wurde, mit völlig empfängnisfähiger Narbe weit aus einer kleinen Öffnung der Knospe hervor.

49. *D. aixoon* Wahlb. C. C. S., S. 12 und 13. — Kelchsäcke kaum 1. Grades, ringförmiges Nektarium. Nur primäre Staubblattdrehung. Unscharf abgesetzte Nägel. Die Petala bleiben meist schief-aufwärts gerichtet, so daß der strahlig-kreuzförmige Kron-teller nur 5—7 mm im Durchmesser mißt. Nur bei starkem Sonnenschein falten sie sich scharf um, so daß dann der Kron-tellerdurchmesser bis auf 10 mm ansteigt.

Der Stempel ragt bei Regenwetter mit empfängnisfähiger Narbe weit aus der noch geschlossenen Blüte heraus (vgl. C. C. S., Taf. II, Abb. 46). Die Narbe welkt unter natürlichen Bedingungen

meist lange vor den Staubblättern, überlebt die letzteren dagegen, wenn die Blüten künstlich vor Insektenbesuch geschützt werden.

50. *D. aizoides* L. Die in C. C. S., S. 13, beschriebene Krümmung des Griffels bleibt aus, wenn die Kelch- und Kronblätter einige Zeit vor dem Öffnen gelüftet werden. Der durch die in unserer Abb. 42a nach Velenovsky wiedergegebene Bauplan des Nektariums stimmt mit den Angaben von C. C. S. im



Ab. 42. Die Ausbildung des Nektariums bei der Gattung *Draba* nach Velenovsky.

a *D. aizoides*, *b* *verna*, *c* *hirta* von der Seite bzw. von vorn,
d *D. contorta* von der Seite.

Wesentlichen überein. Die in der Gegend der Medianachse in feine Spitzen auslaufenden Drüsen verschmelzen aber dort meist miteinander, so daß ein ringförmiges Nektarium entsteht. Kelchsäcke 2. Grades, zur Hälfte echt. Kurze breite, aber undeutlich abgesetzte Nägel. Die Petalen stellen sich nicht mehr, wie bei der vorigen Art, vom Grunde an auseinanderweichend, schief-aufrecht, sondern ihre unteren Teile stehen senkrecht, von den

Sepala zusammengehalten, so daß der Nektar besser geschützt ist. Primäre Staubblattdrehung bis zur 1. ||-Stellung. Anfangs protogyn, später homogam.

Stäger untersuchte (105, S. 296) *Draba aizoides* Ende Juli 1909 am Col de Susanfe im Wallis und zu Anfang des August 1910 am Furkapaß. „Die reife Narbe dringt aus einer kleinen Öffnung der Knospe hervor und überragt das Niveau derselben um 1 mm. In diesem Zustand sind die Staubgefäße noch in der Knospe eingeschlossen, dem Stempel anliegend und die Antheren noch völlig geschlossen. Erst beim Aufgehen der Blüte strecken sich die Filamente, bis sie mit den nun stäubenden Antheren in gleicher Höhe oder etwas höher stehen wie die Narbe.“ — Bei Regenwetter dagegen „wachsen die vier längeren, in vielen Fällen sogar alle sechs Staubblätter ziemlich weit über die Narbe hinaus und berühren in den halb geschlossenen Blüten direkt dieselbe, so daß Autogamie eintritt . . . Auf der Furka, wo ich die Blüten bei sehr schlechtem Wetter untersuchte, hatten die Antheren durchweg ein gequollenes, verfärbtes Aussehen . . . Die Krümmung und Verbiegung des Griffels, die Günthart zuerst wahrnahm, habe auch ich feststellen können.“

51. *D. Majellensis* Kern. In C. C. S., S. 13 und 14, wurden das ringförmige Nektarium und die Kelchsäcke 2. Grades bereits beschrieben. Wahrscheinlich stark schief-seitwärts faltende Petalen, jedenfalls strahlig-kreuzförmiger Kronteller. Staubblattdrehungen nur bis zur 1. ||-Stellung.

52. *D. incana* L. Diese Spezies, die nach Warming (Knuth II. 1., S. 112) in Grönland homogam und autogam blüht, wurde von mir Ende April 1905 während kalten Regenwetters im botanischen Garten in Zürich untersucht.

Die Blüte durchläuft zunächst, ganz wenig geöffnet, ein lange andauerndes weibliches Stadium und hernach ein kürzeres zwitteriges, während welchem die Petalen sich etwas stärker öffnen, ohne sich jedoch scharf umzufalten. Unmittelbar vor Beginn des ersten Stadiums überragt der Stempel die inneren Stamina noch, nachher gleicht sich dieser Längenunterschied aus. Die beiden äußeren Staubblätter sind relativ sehr kurz. Nur schwache Drehungen. Die symmetrisch gebauten Petalen (Abb. 43) sind in gestrecktem Zustande ca. 4 mm lang. Sie besitzen ziemlich schlanke Nägel, die nicht von den Platten abgesetzt sind. Kronöffnung rhombisch, Kronteller infolge Schiefseitwärtsfaltens der Petala schwach transversal gestreckt, Durchmesser 4—5 mm. Kelchsäcke 2.—3. Grades, zum größeren Teil unecht.

53. *D. Dedeana* Boiss. C. C. S., S. 14 und 15. Der Nagel ist schärfer von der Platte abgesetzt als bei den bisherigen Arten. Strahlig-kreuzförmiger Kronteller, also wahrscheinlich schief-seitwärts faltende Petala. Ringförmiges Nektarium, das aber in der amphandrischen Region stärker entwickelt ist. Alle Filamentwurzeln verbreitert. Keine oder geringe Staubblattdrehung. Narbenreife tritt schon in der Knospe ein. Unmittelbar vor dem Öffnen

überragen die inneren Stamina die Narbe um eine halbe, später um eine ganze Antherenlänge.

54. *D. altaica* Bge. C. C. S., S. 14. — Zur Hälfte echte Säcke. 2.—3. Grades. Typisches *Draba*-Nektarium, Drüsen jedoch auf der Außenseite der seitlichen Stamina miteinander verwachsen. Rhombische bis spitz-rhombische Kronöffnung, ganz schwach dorsoventral gestreckter Kronteller, demnach wahrscheinlich normale Petalenfaltung. Alle Filamentwurzeln verbreitert.

Die Narbenreife tritt schon in jüngeren Knospen ein. Beim Öffnen sind die Spitzen der Antheren des inneren Staminakreises eben auf dem Niveau der Mitte des Narbenkopfes angekommen.

55. *D. ciliata* Scop. Mitte April 1905 bei kaltem Regenwetter im botanischen Garten in Zürich untersucht. — Kelchsäcke 3. Grades, zur Hälfte echt. Narbenpapillen schon in jüngeren

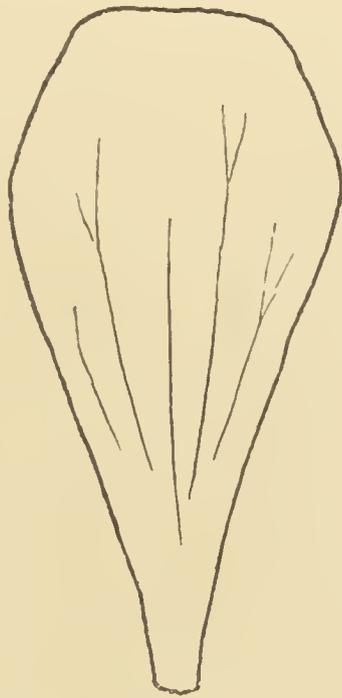


Abb. 43. *Draba incana*.

Knospen reif; nach dem Öffnen ist die Blüte zunächst protogyn. Die Petala sind in diesem ersten weiblichen Stadium, das einen Tag dauert, noch ganz klein und sehr wenig geöffnet, so daß nur Narbe, nicht aber Antheren von oben vollständig sichtbar. In dem darauf folgenden kurzen zwitterigen Stadium sind die Kronblätter auch noch nicht scharf, sondern nur rund umgefaltet oder schief-aufwärts gerichtet, so daß der Kronteller, sofern man von einem solchen überhaupt sprechen kann, nun einen Durchmesser von ca. 6 mm hat. Da die Narbe frühzeitig welkt, bildet ein ganz kurzes männliches Stadium den Abschluß des Blütenlebens. Während desselben ist die Krone noch etwas stärker geöffnet. Bei Beginn des ersten, weiblichen Stadiums hat der Stempel die Länge der inneren Staubblätter, später überragen ihn die letzteren um eine halbe Antherenlänge. Ihre Beutel liegen auch während des zwitterigen Stadiums der Narbe dicht an, so daß Autogamie unvermeidlich ist und das nachherige männliche Stadium für die Blüte selbst kaum mehr einen ökologischen Wert hat.

56. *D. olympica* Sibth. C. C. S., S. 15. — Typisches *Draba*-Nektarium. Ziemlich starke Kelchsäcke. Kurze, aber scharf abgesetzte Nägel. Die sämtlichen Filamentwurzeln sind verbreitert. Staubblattdrehung bis zur 1. ||-Stellung. Meist überlebende Narben.

57. *D. verna* L. (*Erophila verna* E. Mey.) Velenovsky zeichnet das in Abb. 42b wiedergegebene typische *Draba*-Nektarium.

58. *D. repens* Bieb. Nach C. C. S., S. 15 und 16, mäßig starke Kelchsäcke und Petalen mit ziemlich langen schmalen Nägeln. Typisches *Draba*-Nektarium. Filamente der längeren Staubblätter unten mit ziemlich breiten, gegen die benachbarten seitlichen Stamina vorspringenden Leisten; am Grunde der kürzeren Stamina oft ebenfalls Verbreiterungen, nach beiden Seiten des Filamentes vortretend, aber viel schwächer ausgebildet.

59. *D. hirta* L. Nach C. C. S., S. 16, etwas stärkere Kelchsäcke als bei der vorigen Art. Velenovsky zeichnet (vergl. unsere Abb. 42c) ein typisches *Draba*-Nektarium; aus seiner Darstellung geht hervor, daß hier die vier amphandrischen Drüsen besonders weit nach innen, gegen den Stempel hin, vorspringen. Löffelförmige Leisten am Grunde sämtlicher Filamente. Bau des Kronnagels wie bei der vorigen Art.

60. *D. contorta* hat nach Velenovsky's in Abb. 41d wiedergegebener Abbildung die vier für die Gattung typischen Drüsen, die aber noch stärker nach innen vorspringen als bei der vorigen Art.

61. *D. muralis* L. verhält sich nach demselben Autor ebenso.

62. *Alyssum montanum* L. Prinz. etc. S. 111—120. — Narbenpapillen schon zu Anfang der Epoche V ausgebildet, während das Stäuben erst geraume Zeit nach dem Öffnen der Krone beginnt. — Die Beutel der inneren Stamina sind bei Beginn der Anthese bis zur 1. ||-Stellung abgedreht und sehr stark vornüber und schief-seitwärts, gegen die benachbarten kleinen Staubblätter hin, geneigt. Sie überragen den Stempel schon vor dem Öffnen um eine halbe Antherenlänge und dieses Längenverhältnis der Fortpflanzungsorgane bleibt während der ganzen Anthese erhalten. Die Längendifferenz zwischen den inneren und den äußeren Staubblättern ist in der offenen Blüte noch etwas größer als eine Antherenlänge. — Nur in vereinzelt Blüten überdauert die Narbe. Nachstreckung des Stempels wurde häufig beobachtet; dabei biegt sich die Griffelspitze oft nach der Seite. — Die Letztlinge (Ende September) wurden allmählich noch stärker protogyn: die Antheren öffneten sich erst längere Zeit nach dem Entfalten der Petala, schließlich sogar erst nach dem Welken der Narbenpapillen.

63. *Alyssum saxatile* L. Prinz. etc. S. 121 und 122. — Die Narbenpapillen sind gegen Ende der Epoche V fertig ausgebildet. Gleichzeitig mit den Antheren oder sogar kurz vor dem Entleeren des letzten Staubes verwelken sie, nur in wenigen Blüten überdauerten sie die Staubblätter. Die inneren Stamina überwachsen das Gynaecium im Verlaufe der Anthese, die Beutel der äußeren

stehen zuletzt auf der Höhe der Narbe und berühren diese in einzelnen Blüten.

Im August 1903 fand ich im Kölner Schulgarten Blüten, die an den längeren Staubblättern gar keine, an den kürzeren nur sehr schwache Fortsätze zeigten.

Im Juli 1909 fand ich auf denselben Beeten, deren Blüten, im vorhergehenden Jahre untersucht und in Prinz etc. beschrieben worden waren, noch genau gleich ausgebildete Filamentleisten. Es wurde diesmal auch die Entwicklung dieser Leisten verfolgt. Aus den dabei aufgenommenen Zeichnungen geht hervor, daß die ersten Spuren der Leisten ganz am Grunde der Filamente etwa um die Mitte der Epoche IV zu beobachten sind.

64. *Alyssum argenteum* Vitm. (*A. murale* W. et K.) Prinz. etc. S. 123—125. — Papillen kurz vor dem Öffnen fertig ausgebildet. Das Stäuben beginnt unmittelbar nach dem Entfalten der Petala. Die Narbe überdauert stark. Sie steht am Anfang der Anthese um eine halbe Antherenlänge unter der Spitze der inneren Staubblätter, am Ende der Anthese und während der Epoche VII überragt sie jene etwas. Die äußeren Staubblätter sind zuletzt nur noch wenig kürzer als die inneren und überragen den Kronteller um eine halbe Antherenlänge. Bei andauerndem Regenwetter blieben die Kronblätter aufgerichtet und die Staubblätter ganz zusammen geneigt, so daß die stäubenden Beutel über der Narbe einen dichten Knäuel bildeten. In den Letztlingsblüten (Mitte September) öffneten sich die Antheren immer später und schließlich gar nicht mehr, die Filamente wurden auch allmählich kürzer.

65. *Farsetia incana* R. Br. (*Alysum incanum* L., *Berteroa incana* D. C.) Ende August 1908 im botanischen Garten in Zürich untersucht. — Vor dem Öffnen überragen die inneren Staubblätter die Narbe, die schon ausgebildete Papillen besitzt, um eine halbe Antherenlänge. Das Stäuben beginnt während des Entfaltens der Petala. Erst wenn alle Pollen entleert sind, wird die meist schwach überlebende Narbe auf die Höhe der Beutelspitzen der inneren Stamina oder noch darüber hinaus gehoben.

Schon einige Jahre früher, im August 1905, war diese Art in demselben Anzuchtbeet untersucht worden. Damals überragten die Staubblätter bei Beginn der Anthese den Stempel noch etwas stärker, nämlich beinahe um eine halbe Antherenlänge.

Vergleicht man diese Beobachtungen endlich mit den in Prinz. etc. S. 126—129 mitgeteilten, die ebenfalls an Pflanzen desselben Anzuchtbeetes, und zwar im September und Oktober 1907 ausgeführt worden waren, so ergibt sich, daß das Längenverhältnis der Stempel und Staubblätter bei diesen Stöcken, deren spätere offenbar aus den Samen der früheren entstanden waren, in den verschiedenen Jahren nicht ganz übereinstimmt. 1905 war während regnerischen Wetters beobachtet worden. Die Narben waren in diesem Jahre bei den meisten Blüten erheblich langlebiger als im Jahre 1808.

66 *Farsetia aegyptiaca* Turra. Fisch beobachtete die Blüten dieser Art im Winter 1897/98 in Heluan (13, S. 27—29.)

Nach diesem Autor: Langer Kelch, die einzelnen Sepalen durch Haare noch fester verschlossen, Säcke kaum angedeutet. Platte mehr oder weniger scharf vom schlanken Nagel abgesetzt, an einzelnen Stöcken dunkelviolett, an andern gelb bis weiß gefärbt. Die Blüten, und zwar auch die violetten, duften nur im Dunkeln. Sie sind also offenbar Nachtfalterblumen. Die Krone ist aber am Tage ebenso turgeszent wie des Nachts und schließt sich weder in der Nacht noch bei Regenwetter. Länge der Kronröhre 11—14, Durchmesser der Kronöffnung 1—1½, des Krontellers 11—19 mm.

Staubfäden unten schwach verbreitert, am Grunde der längeren kleine Falten, die durch den Druck der benachbarten Honigdrüsen entstehen. Die bei *F. incana* an den kürzeren Staubfäden vorkommenden Zähne (Prinz. etc., Abb. 120 und 122) fehlen hier. — Zwei halbringförmige exandrische Lateraldrüsen.

Papillen schon in der Knospe ganz ausgebildet. Während der Anthese ragen die Beutel der inneren Stamina mit ihren Spitzen aus der Kronröhre hervor, die Narben stehen erheblich tiefer, sogar etwas unterhalb der Beutel der seitlichen Staubblätter. Autogamie ist unvermeidlich.

67. *Lobularia maritima* Desf. (*Alyssum maritimum* Lam.) Prinz. etc., S. 130—132. Narbenpapillen beim Öffnen vollständig ausgebildet. In den im Jahre 1908 untersuchten Blüten standen am Anfang der Anthese die Narbe und die Spitzen der äußern Staubblätter auf der Höhe der Kronöffnung, die Spitzen der inneren Stamina etwa eine halbe Antherenlänge höher. Eine zeitliche Differenz im Stäuben der inneren und der äußeren Staubblätter war hier kaum vorhanden. Das Stäuben begann mit dem Entfalten der Petala. Die Narbe überlebte die Staubblätter in den Blüten von 1908 gar nicht, in den im folgenden Jahre untersuchten nur wenig. In beiden Jahren sehr mangelhafter Fruchtansatz.

K. Fritsch untersuchte die Blüten von *Lobularia maritima* (19, S. 7—10) im September 1906 im botanischen Garten in Graz. Nach seinen Angaben erfolgt hier wie bei den meisten Cruciferen die Streckung der Traubenspindel erst nach dem Verblühen, so daß die Blüten dicht nebeneinander in doldenartigen Trauben stehen, wodurch die Augenfälligkeit beträchtlich erhöht wird. „Die in der Mitte befindlichen Blütenknospen stören den Eindruck der Infloreszenz nicht, weil sie tiefer liegen als die geöffneten Blüten; beim Aufblühen erfolgt eine sehr rasche Streckung der Blütenstiele. Die Kelchblätter sind kahnförmig und liegen den Petalen nur locker an. Kleine Insekten können auch von der Seite in die Blüte eindringen, da zwischen den Nägeln der Petalen und den Kelchblättern hierzu Platz ist.“ Die Narbe steht bei Beginn der Anthese und auch noch später bedeutend tiefer als die sechs Staubbeutel. Erst nach dem Abfallen der Antheren streckt sich der Griffel, die Narbe „scheint auch jetzt noch empfängnisfähig zu sein.“ Also offenbar Nachstreckung und Überleben der Narbe. „Die vier vor den längeren Filamenten stehenden Drüsen sind wohl immer vorhanden. Hingegen sind die zwei neben und innerhalb der kurzen Filamente befindlichen Honigdrüsen oft sehr klein

und fehlen vielleicht manchmal ganz.“ Deutlicher Honigduft, reichlicher Ansatz normaler Früchte. Fritsch gibt zum Schluß eine für spätere Untersuchungen vielleicht wertvolle Besucherliste.

Nach Hildebrand (43) ist *Lobularia maritima* selbststeril.

68. *Lunaria rediviva* L. C. C. S., S. 12. Die Abbildungen von Hildebrand (41, Taf. I., Abb. 6) und Velenovsky (Taf. II, Abb. 28 und 29) zeigen zwei exandrische Lateraldrüsen, die bis in die amphandrischen Regionen übergreifen und hier verdickt sind. In den Einzelheiten sind aber die Darstellungen nicht identisch. Kirchners Beobachtungen (50, S. 368) stimmen mit der Abbildung Velenowsky's überein.

Kirchner fand die Blüten homogam. „Die Narbe befindet sich anfangs unterhalb der vier obern Antheren, wird aber später (vielleicht erst nach erfolgter Befruchtung?) durch Streckung des Fruchtknotens emporgehoben, so daß sie zwischen jenen Antheren hindurchgeführt wird und endlich höher zu stehen kommt als sie. Hierbei dürfte Selbstbestäubung unvermeidlich eintreten.“ Staubblattdrehungen kommen nach Kirchner nicht vor.

Schon Delpino erwähnt nach Kirchner den hyazinthenähnlichen Duft. Dieser fand bei seinen Untersuchungen, die Ende Mai 1891 bei Urach auf der schwäbischen Alb ausgeführt wurden, den Duft „stark und süßlich, sehr an den der Blüten von *Lonicera Caprifolium* erinnernd“. Er vermutet darum, daß die Blüten von Nachtschmetterlingen besucht werden, worauf auch die weiße oder bläulichweiße Farbe der Krone hindeutet.

69. *Lunaria annua* L. (*L. biennis* Moench.) Knuth II. 1. S. Die Entwicklung der Kelchsäcke der Blüten dieser Art, die Ende April 1912 an Gartenexemplaren in Meilen bei Zürich untersucht wurden, ist oben (S. 80) bereits beschrieben.

Der schon frühzeitig dorsoventral verbreiterte Fruchtknoten ist unten etwas gestielt. Im Zusammenhange mit dem dadurch erzielten Raumgewinn steht offenbar die Ausbildung der starken löffelförmigen Verbreiterungen der Wurzeln der inneren Staubblätter. Diese Verbreiterungen werden zu Anfang der Epoche IV angelegt. Da die später einsetzende Staubblattstreckung sich hauptsächlich auf die über diesen Löffeln liegenden Teile der Filamentwurzeln erstreckt, so werden die Anhänge später nur wenig in die Länge gestreckt und wachsen nicht zu jenen mächtigen Filamentleisten aus, wie wir sie bei *Alyssum montanum* und *argenteum* und bei der Gattung *Aubrietia* kennen gelernt haben, sondern bleiben kurz, ähnlich wie bei *Alyssum saxatile* und *incanum* L.

Während der Anthese stehen die äußeren Staubblätter mit der Spitze, die inneren mit der Basis der Antheren auf der Höhe der Kronöffnung. Krönteller infolge Nagelverlagerung und ganz schwach schief-seitwärts erfolgender Faltung strahlig-kreuzförmig. Die Drehung der inneren Staubblätter führt bis zur 1.||-Stellung.

Die Narbe ist schon zu Anfang bis Mitte der Epoche V mit einem großen Flüssigkeitstropfen bedeckt und wird kurz vor Beginn der Anthese papillös. Die Staubbeutel brechen bald nach

Entfalten der Krone auf. Überdauern der Narbe am Schluß der Anthese wurde nicht beobachtet.

Vier kleine amphioandrische Drüsen (Abb. 44) von der für die breitwandigen *Siliculosae* typischen Form (vergl. Prinz etc.) Die Nektarausscheidung beginnt mit dem Öffnen der Krone und unmittelbar vor Beginn des Stäubens, erreicht ihr Maximum aber erst spät und hört auf, wenn die Staubbeutel beinahe entleert sind.

70. *Aubrietia purpurea* D. C. Prinz. etc. S. 132—139. — Die Narbe steht am Anfang der Anthese mit ausgebildeten Papillen an der Stelle, wo die scharfe Umfaltung der Petala erfolgt, also auf der Höhe des späteren Krontellers. Die Beutel der inneren Stamina, die jetzt eben aufbrechen, überragen die Kronöffnung um diese Zeit um eine halbe Antherenlänge; in der Folge werden sie etwas über die Narbe hinausgehoben und erst am Schluß der Anthese von dieser wieder erreicht und zuletzt sogar etwas über-

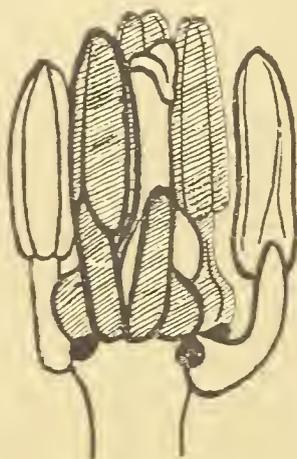


Abb. 44. *Lunaria annua*.

Innere Blütenteile zur Darstellung der starken Hebung der medianen Blütenteile (vergl. die starken Kelchsäcke in Abb. 9, S. 79.)

Die inneren Staubblätter, von deren einem die Anthere entfernt ist, sind zur deutlicheren Unterscheidung schraffiert, die Drüsen schwarz gezeichnet.

holt. Bei dem letzteren Vorgang handelt es sich offenbar um Nachstreckung des Stempels, denn er tritt nicht in allen Blüten ein. Die Narbe überlebt die Staubblätter im Allgemeinen nur wenig.

Ende April 1911 wurde die Pflanze neuerdings in verschiedenen Gärten in Zürich IV untersucht. Die Blütenmerkmale stimmten in allen Punkten mit den hier und in Prinz. etc. angegebenen überein.

Um künstliche Beeinflussungen des Blütenverlaufes wurden Versuche ausgeführt, über die weiter unten (S. 160) berichtet wird.

IV. Zusammenfassung der ökologisch wichtigsten Resultate.

Wir beschränken uns hier auf die Vorgänge während der Anthese, d. d. die Zuwachsverhältnisse während des Blühens und die Staubblatt Drehungen, die Reifung der Fortpflanzungsorgane

und die Autogamie. Von den Merkmalen der Blütenplastik wird nur die Honigbergung berücksichtigt, weil sie besonderen ökologischen Wert hat; alle übrigen morphologischen Merkmale sind ausgeschlossen (vgl. hierüber S. 131 u. f.).

Für die Zuwachsverhältnisse der Blütenteile während der Anthese bietet das Zuwachsdigramm von *Cardamine pratensis* (S. 77) ein ziemlich typisches Bild. Das Wachstum der Petala hält während der ganzen Anthese an, bei manchen Arten, z. B. bei *Iberis sempervirens*, ist es noch stärker als bei *Cardamine pratensis*. Am Schluß der Anthese haben die inneren Staubblätter den Stempel ganz oder nahezu erreicht oder etwas überholt. Später werden im Allgemeinen die Antheren durch sekundäre Filamentstreckung noch mehr gehoben. Diese sekundäre Filamentstreckung ist stärker bei den mehr oder weniger langröhrigen Blüten der *Siliculosae*, schwächer in den niedrig gebauten *Siliculosae*-Blüten, bei denen nur die primäre Streckung intensiv ist. Entsprechend sind, wie schon in Prinz. etc., S. 151, festgestellt wurde, auch sekundäre Staubblatt Drehungen bei den *Siliculosae* häufiger stark ausgebildet, primäre kommen dagegen auch bei den *Siliculosae* allgemein vor, ja sie sind hier meist noch schärfer ausgeprägt. Rückdrehungen fanden wir bei *Cardamine pratensis* und *Arabis albida*; sie sind sicher zum großen Teil oder ganz Verwelkungserscheinungen.

Gegen Ende der Anthese tritt meist eine raschere Streckung des Stempels ein. Sie dürfte stets mit der oben (S. 75) definierten „Nachstreckung“ identisch sein. Daß diese vorliegt, erschien uns wahrscheinlich bei *Cheirantus maritimus*, *Brassica napus*, *Erucastrum Pollichii*, *Diplotaxis tenuifolia* und *Harra*, noch mehr bei einzelnen *Draba*-Arten, bei *Alyssum argenteum*, *Lunaria rediviva*, *Aubrietia purpurea*, wo die Nachstreckung offenbar bloß sehr frühzeitig eintritt. Eigentliche, unserer Definition entsprechende Nachstreckung wurde sodann sicher festgestellt bei *Malcolmia maritima*, *Cheirantus maritimus*, *Sinapis arvensis*, *Crambe cordifolia*, *Sisymbrium officinale*, *Cardamine pratensis*, *C. silvatica*, *Arabis albida*, *Capsella bursa pastoris*, *Lepidium campestre*, *Iberis sempervirens*, *Alyssum montanum*, *Lobularia maritima*. Fast überall wurde festgestellt, daß die Nachstreckung nicht in allen Blüten eintritt. Durch die Nachstreckung wird die Narbe wieder auf die Höhe der Antheren der inneren Staubblätter oder mehr oder weniger darüber hinaus gehoben.

Die Reifung der Staubblätter und des Stempels. Das Stäuben begann bei *Alyssum montanum* erst längere Zeit nach dem Öffnen, so daß diese Blüten stark protogynisch waren. Im Übrigen aber treten die Staubblätter, und zwar zuerst die inneren im Moment des Öffnens der Krone oder nur wenig später in Funktion, so daß die Blüten anfangs homogen oder nur ganz wenig protogynisch sind. Die Narbe wird, wie schon in C. C. S. gezeigt wurde, fast immer vor den Staubblättern und vor dem Öffnen der Krone, meist schon zu Anfang der Epoche V empfängnisfähig. Bei *Cheirantus cheiri* tritt die Reife erst bei Beginn der Anthese ein, bei

Arabis albida ist die Narbe zwar auch schon in der Knospe stark papillös, doch erreichen die Papillen erst einige Zeit nach dem Öffnen, wenn die Stamina schon stark stäuben, ihre volle Entwicklung, so daß die Blüten physiologisch etwas protandrisch sind. Ähnliches wurde bei *Crambe cordifolia*, *Hugueninia tanacetifolia* und *Cardamine silvatica* festgestellt. Bei *Iberis sempervirens* schwillt der Narbenkopf erst im Verlaufe der Anthese zu seiner endgültige Größe an. Solche Erfahrungen mahnen zu größter Genauigkeit bei Narbenbeobachtungen. Die Narbe wurde in den vorstehenden Einzelbeschreibungen stets erst dann als ausgebildet, reif oder empfängnisfähig bezeichnet, wenn aufgestrichene Pollenkörner leicht an ihr haften blieben. In einem Fall (*Lunaria annua*) wurde festgestellt, daß die Narbe vor dem Reifen reichlich Flüssigkeit ausscheidet.

Fisch (13) bezeichnet das Reifen der Narbe in der Knospe als „Knospenprotogynie“. Ich habe diese Bezeichnung nicht verwendet, weil sie mir nicht ganz zweckentsprechend erscheint. Protandrie und Protogynie sind doch im Wesentlichen ökologische Termini. Das Reifen der Narbe in der Knospe hat aber im Allgemeinen gar keinen ökologischen Wert. Darum halte ich die Erweiterung dieser Begriffe auf die Knospenzeit nicht für glücklich.

In gewissen Einzelfällen kann das frühzeitige Reifen der Narbe allerdings auch ökologische Bedeutung erlangen. Zunächst dann, wenn auch die Antheren in der Knospe aufbrechen, wie dies ja bei der Kleistogamie und Pseudokleistogamie (Hansgirg (37), Loew (62), S. 178) geschieht. Kleistogame Blüten hat Ludwig (64) gefunden bei *Cardamine chenopodiifolia*, Goebel (24, S. 772) bei *Capsella bursa pastoris*, Stäger bei *Thlaspi rotundifolium*, Neigung zur Pseudokleistogamie wurde festgestellt bei *Arabis coerulea* und *Alyssum argenteum*.

Noch in einem anderen, der Pseudokleistogamie ähnlichen Falle hat das Reifen der Narbe in der Knospe nicht nur physiologisches, sondern auch ökologisches Interesse. Dann nämlich, wenn infolge von Witterungseinflüssen Wachstum und Entfaltung der Stamina und namentlich der Krone gehemmt werden, der Stempel aber sich weiter entwickelt (vgl. S. 149). Dann durchbricht der Griffel schon während der Epoche V die geschlossene Blütenhülle und hebt die empfängnisfähige Narbe hoch heraus (Abb. 49b). Die Anthese beginnt dann mit einem meist ziemlich lange andauernden weiblichen Stadium. Zutreffender würde man dieses Stadium als Praeanthese bezeichnen, denn die eigentliche zwitterig-homogame Anthese setzt gewöhnlich, namentlich falls besseres Wetter eintritt, durch Streckung und Entfaltung der Petala, Verlängern und Aufbrechen der Staubgefäße erst später noch ein und bietet ein ganz anderes Bild als jene halbgeschlossene Praeanthese. Wenn das Wetter dagegen andauernd sehr trübe und kalt bleibt, so verharren die Blüten im Anfangszustande oder der Kelch weicht nur ganz wenig mehr auseinander. Die Staubblätter beginnen dann

in dem verkürzten und eingebogenen Zustande zu funktionieren ¹⁾ oder bleiben auch ganz geschlossen und verquellen infolge der Benetzung. Wir fanden die Erscheinung der Praeanthese bei *Capsella*, *Thlaspi rotundifolium* und bei einigen Arten von *Draba*.

Am Schluß der Anthese überlebt bei den meisten Arten die Narbe das Androeceum und zwar oft um viele Stunden. Es wurden überlebende Narben festgestellt bei *Malcolmia maritima*, *Brassica napus*, *Erucastrum Pollichii*, *Sinapis arvensis*, *Hugueninia tanacetifolia*, *Cardamine pratensis*, *C. hirsuta*, *Arabis albida*, *Capsella bursa pastoris*, *Lepidium sativum*, *Iberis sempervirens*, *I. amara*, *Alyssum montanum*, *A. argenteum*, *Lobularia maritima*, *Draba aizoon*. Dieses Überleben tritt aber nie in allen Blüten, sondern nur in einem kleineren oder größeren Teil derselben ein. In den übrigen bleiben die beiderlei Fortpflanzungsorgane am Schluß der Anthese ziemlich genau gleich lange frisch. — Starkes Überleben der Staubblätter wurde nur festgestellt bei *Draba ciliata*; bei dieser Art besteht die Anthese aus drei Stadien: einem ersten weiblichen (Praeanthese), einem zwitterigen und einem anschließenden männlichen Stadium.

Selbststerilität ist nachgewiesen für *Cardamine pratensis*, *Dentaria bulbifera*, *Lobularia maritima* ²⁾, auch unser Beobachtungsmaterial von *Arabis albida* ist (vgl. S. 142) höchstwahrscheinlich selbststeril.

Im Allgemeinen dürften die Cruciferen Kreuzbefruchtung erfahren. Die Möglichkeit, zur Autogamie zurückzukehren, haben sich jedoch alle Kreuzblütler gewahrt. Hierzu genügt im Allgemeinen ein geringeres Spreizen der Staubblätter. Die Staubbeutel legen sich dann an die Narbe an oder schließen über die Narbe zu einem Kegel zusammen, aus dem der Pollen auf die Narbe fällt. Dieser Vorgang ist namentlich bei kurzröhrigen offenen Blüten von der Art von *Cardamine hirsuta* und *Capsella*, sehr schön auch bei *Alyssum argenteum* zu beobachten, nämlich dann, wenn während des Blühens Regen eintritt. Dann schließen sich bei diesen Arten Kron- und Staubblätter gegen Ende der Blütezeit, resp. bei ungünstem Wetter bleiben sie von Anfang an halb geschlossen, so daß Selbstbestäubung unvermeidlich wird. Auch langröhrigere Formen wie *Cardamine pratensis* und *Arabis albida* sind noch etwas wetterempfindlich: sie gehen zwar, einmal geöffnet, nicht wieder zu, aber sie öffnen sich bei Regen von Anfang an etwas schwächer. Unempfindlich sind nur die langröhrigsten Blüten mit enggeschlossenem Kelch, und bei diesen dürfte auch

¹⁾ Würde sich die Blüte, nachdem auf diese Weise pseudokleistogame Autogamie eingetreten, doch noch entfalten, dann läge die sehr interessante Erscheinung vor, die Loew (61) bei *Stellaria pallida* Piré (vgl. jedoch Schulz 94) beobachtete. Ich habe bei *Capsella* in verschiedenen Jahren nach ihr gesucht, jedoch ohne Erfolg. Auch sonst fand ich bei Cruciferen nichts dem Fall von *Stellaria pallida* ähnliches.

²⁾ Nach Knuths Handb. I, S. 42, auch für *Brassica rapa* L. und *Raphanistrum arvense* Wallr. Verzeichnis selbstfertiler Cruciferen in Knuths Handb. I, S. 46.

Autogamie nur sehr selten vorkommen. Im Ganzen ist also Autogamie nur ein Notbehelf für den Fall ausgebliebener Kreuzung, jedoch nicht in der Weise, daß etwa das Ausbleiben der Kreuzung direkt Autogamie herbeiführende Vorgänge auslöste. — Es sei noch bemerkt, daß in allen Fällen, wo in den Einzelbeschreibungen Autogamie angegeben ist, sog. spontane oder direkte, d. h. ohne die Mithilfe besuchender Insekten eintretende gemeint ist.

Weitere Angaben über die Dauer des Blühens und der verschiedenen Blühvorgänge vgl. S. 151 u. f., 158 u. f.

Neigung zu Heterostyle wurde festgestellt bei *Cardamine pratensis* und bei *Arabis albida* (vgl. auch unten S. 146 u. 151).

Nektarbergung: Loew's „allotrope“ Blüten (59, 60), d. h. die von allen Insekten, namentlich auch von kurzrüsseligen besuchten, umfassen bekanntlich außer den hier nicht in Betracht kommenden Pollenblumen die Kategorien A (Blüten mit nicht geborgenem Honig) und A B (mit halb geborgenem Honig) Hermann Müllers (69). Zu diesen beiden Kategorien gehört der größere Teil der Cruciferen. Aber auch Loew's „hemitrope“ Blüten, die von Insekten mit mittellangen Saugrüsseln besucht werden, d. h. die Blüten der Müllerschen Kategorie B (mit vollständig geborgenem Nektar) sind noch zahlreich vertreten. Spärlicher sind dann die „eutropen“, d. h. von einem bestimmten Insektenkreis besuchten Blüten.

Für den Grad der Nektarbergung ist vor allem maßgebend, ob die Kelche geschlossen oder offen sind und ob die Petala vom Grunde an spreizen oder sich höher oben mehr oder weniger scharf falten, so daß eine, wenn auch oft nur kurze Kronröhre entsteht. Wichtig sind alsdann die den Blüteneingang oft stark verengern- den Filamentleisten, durch die bei Arten, die sonst zur Kategorie A oder A B gehörten, vollständige Nektarbergung eintreten kann. (*Alyssum*). Außer den Filamentleisten spielen auch die Kronschüppchen, wie sie in Prinz. etc. bei *Biscutella* und in dieser Schrift bei *Heliophila* beschrieben wurden, die Rolle von „Saftdecken“ (Sprengel).

Die offensten Kelche kommen auffallenderweise nicht bei den *Siliculosae*, sondern bei den *Siliquosae* vor. Es sind die Klaffkelche, wie sie bei *Erucastrum*, *Sinapis arvensis* und *Hugueninia* u. a. sich finden. Namentlich die Mediankelche klaffen oft sehr stark und legen so die ihnen opponierten Mediandrüsen völlig bloß. Solche Blüten gehören also zur Kategorie A. Bei *Brassica napus* klaffen die Sepala schon viel schwächer, diese Art gehört daher zur Kategorie A B. In diese gehören auch die meisten *Siliculosae* da diese offene, etwas rund nach außen gebogene aber nicht klaffende Kelche haben, so *Thlaspi rotundifolium*, *Hutchinsia*, *Iberis*. Bei *Biscutella* spreizen die Petala, wenigstens im späteren Verlauf der Anthese, vom Grunde an, die Drüsen sind aber hier durch die erwähnten Kronschüppchen geschützt, so daß die Blüten trotzdem der Kategorie A B einzureihen sind. Bei *Cardamine hirsuta* dagegen, sowie bei *Capsella* und einzelnen Arten von *Lepidium*, wo die Petala gegen Ende des Blühens ebenfalls vom Grunde an

spreizen, kommen derartige besondere Schutzorgane nicht vor, so daß hier der Nektar schließlich ganz frei liegt und die Blüten somit zur Klasse A gehören.

Bei *Raphanus* und vollends bei *Arabis albida* und *Cardamine pratensis* ist der Kelch ganz geschlossen. Die erste Art bildet den Übergang zur Kategorie B, die beiden andern gehören ihr schon ganz an. Bei diesen Blüten sind die Nägel lang und schmal, die Kronröhren hoch, die Kelche eng gebaut. Als Blütenfarbe tritt hier häufig auch violett, rot und blau auf, während die allotropen und eutropen Blüten meist nur weiß und gelb gefärbt sind. Die Gattungen *Arabis* und *Cardamine* sind übrigens, wie in allen den Blütenmerkmalen (vergl. *Arab.*), so auch in der Nektarbergung sehr vielgestaltig, die Kategorien A, A B und B umfassend.

Zu den eutropen Blumen gehören wohl *Matthiola*, *Hesperis*, *Malcolmia*, *Cheiranthus*, *Dentaria*, *Heliophila*, *Aubrietia*, *Lunaria*, vielleicht auch einzelne Arten von *Farsetia*. *Cheiranthus cheiri* dürfte eine Immenblume (Müllers Kategorie H) sein, *Matthiola* und *Malcolmia* Tagfalterblumen (Ft). Während die oben genannten niedrigeren Blütenformen weiß und gelb blühen, stellen sich hier nun auch rote und blaue Farben ein. Nachtfalterblumen (Fn) sind, wie aus den in Knuths Handbuch mitgeteilten Besucherlisten, aus den im Dunkeln den Blüten entströmenden Duft und den hellen, fahlen Blütenfarben hervorgeht, die besonders langröhriigen Blüten von *Hesperis*, *Dentaria*, *Lunaria rediviva* und auch diejenigen von *Farsetia aegyptiaca*.

Monstrositäten habe ich nur bei *Cardamine pratensis* beobachtet; Goebel (25) gibt solche für dieselbe Art, Engler (12) für *Barbarea vulgaris* an. Im übrigen vgl. Penzig (72) und Goebel (22).

C. Allgemeiner Teil.

I. Über die an der Ausbildung der Blütenplastik beteiligten mechanischen Faktoren.

Die Lehre von der Entwicklungsmechanik der Phanerogamenblüte, die ich 1910 in meiner Schrift Prinz. etc. aufgestellt habe, läßt sich in folgenden Satz zusammenfassen: Die Blüten-gestalt ist nicht allein das Produkt freien Wachstums der Blütenteile, sondern sie ist zum Teil durch gegenseitige mechanische Beeinflussung der Teile entstanden. 1912 habe ich (*Arab.*) diese Lehre auf die Gattung *Arabis*, insbesondere auch auf ihre Systematik angewendet, 1913 erschien eine für weitere Kreise bestimmte Zusammenfassung (34). Hier wurden schon einige Beispiele aus andern Familien vorweggenommen; weiterhin möchte ich über solche erst berichten, wenn zusammenhängendere Beobachtungen aus einzelnen Formkreisen vorliegen. Im Jahre 1911 erschien eine Studie von Schüepp (81), in welcher der Verfasser auf Grund von Untersuchungen an Pa-

pilionaceenblüten zu Resultaten gelangt, die mit den meinigen völlig übereinstimmen. Endlich wies Baumgartner in einer 1913 erschienenen Schrift (1) die Bedeutung mechanischer Faktoren für die Blütengestaltung der Bananen nach.

In welcher Weise im Einzelnen mechanische Faktoren bei der Gestaltung der Cruciferenblüte von Einfluß sind, braucht hier nicht wiederholt zu werden; die wichtigsten dieser Beeinflussungen wurden im ersten Abschnitt unserer Einleitung beschrieben. Besonders wichtig ist, daß es gelang, nachzuweisen, daß im „Kampf der Teile um den Raum“ — dieses Schlagwort bildet Schüepp in Analogie zu Roux' Kampf der Teile um die Nahrung (77) — gewisse Organe eine aktive Rolle spielen, indem sie ihre Form wenig ändern und ihrerseits formbildend auf die Umgebung wirken, während andere mehr oder weniger passiv sind. (Weiteres hierüber in Prinz. etc. S. 147 u. f. und Arab. S. 36; eine Ergänzung bildet die Bemerkung über mechanische Korrelation zwischen den Mediandrüsen und der Stellung der Petalenachsende bei *Cardamine pratensis* im speziellen Teil dieser Schrift.)

Es sei also hier nochmals betont, daß selbstverständlich nicht alle Teile der Blütenform durch mechanische Beeinflussung entstanden sind. Es ist auch möglich, jedoch noch gar nicht sicher, daß der nicht mechanisch deutbare Merkmalskomplex bei höher organisierten Blüten größer ist, als bei den zwar auch schon recht kompliziert und vielgestaltig gebauten Cruciferenblüten. Aber alles, was ich gesehen, wies darauf hin, daß auch bei anderen Familien dem entwicklungsmechanischen Studium dankbare Aufgaben vorbehalten sind.

In der Einleitung und im speziellen Teil der vorliegenden Schrift werden nun neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte geliefert, besonders in den Beschreibungen von *Matthiola incana*, *Cheiranthus maritimus*, *Cheiranthus cheiri*, *Eruca sativa*, *Erucastrum Pollichii*, *Sinapis arvensis*, *Crambe cordifolia*, *Zilla myagroides*, *Sisymbrium officinale*, *Cardamine pratensis*, *C. silvatica*, *C. hirsula*, *Heliophila*, *Biscutella laevigata*, *Lepidium campestre*, *Draba*, *Farsetia aegyptiaca*, *Lunaria annua*.

Von größtem entwicklungsmechanischen Einfluß sind zwei Entwicklungsregeln, die sich schon aus den Mitteilungen des zweiten Abschnittes unserer Einleitung ergaben: 1. Ein Blütenteil einmal angelegt, streckt sich weiterhin nicht gleichmäßig in seiner ganzen Länge, sondern nur noch an der Basis. (Daß diese Entwicklungsregel für die Cruciferenblüten nur im Großen und Ganzen gilt, indem z. B. die apikalen Teile der Petala, die Platten, sich in einer späteren Epoche auch wieder stark verlängern, wurde in der Einleitung gezeigt.) Sobald nun durch diese Basalstreckung die Spitzen der inneren Blütenteile auf das inzwischen längst geschlossene Kelchdach aufstoßen, entstehen in jenen Blütenteilen Druckkräfte in der Längsrichtung, die nun namentlich auf ihre Wurzeln formbildend einwirken, weil diese eben noch in der Entwicklung begriffen sind.

Wir kommen auf die Wirkungen dieser Längsdrucke unten (S. 135) zurück.

2. Die einzelnen Blütenteile wachsen nicht nur ungleich stark, die Krone z. B. stärker als der Kelch, sondern auch zu verschiedenen Zeiten ungleich schnell: Der Stempel zeigt rasches Wachstum unmittelbar nach seiner Anlage, bleibt dann etwas zurück und erreicht ein zweites Zuwachsmaximum unmittelbar vor der Reife, ein drittes nach erfolgter Bestäubung oder Befruchtung (Nachstreckung). Ähnliche Ungleichmäßigkeiten zeigt auch der Zuwachs der übrigen Blütenteile (vgl. Diagramm (S. 77). Das Wichtigste ist, daß die Zeiten maximalen Wachstums der einzelnen Blütenteile nicht zusammenfallen. Das hat nämlich zur Folge, daß die Blütenteile im Verlaufe des Knospenlebens relative Bewegungen gegeneinander ausführen. Meistens handelt es sich um Auf- und Abbewegungen, aber auch quere und schief gerichtete Verschiebungen (vgl. S. 69, Abb. 11) kommen vor. Es ist klar, daß hieraus eine Menge Möglichkeiten gegenseitiger mechanischer Beeinflussung resultierten.

Versuchen wir nun zunächst, eine einfache Theorie der mechanischen Beeinflussungen bei der Entwicklung der Cruciferenblüte aufzustellen.

Es sind verschiedene Arten mechanischer Deformation wachsender Blütenteile denkbar. Zunächst eine einfache weiche Deformation, ein Zusammendrücken und -Fälteln eines unelastischen Organes auf einen kleineren Raum. Ein derart deformiertes Gebilde müßte später auch leicht wieder in seine ursprüngliche Form auseinandergebreitet werden können. Dies ist aber bei den durch den Kelchdruck veränderten Organen nicht der Fall, die stärker veränderten brechen sogar meist eher, als daß sie sich in ihre früheren Formen zurückbringen ließen. Also handelt es sich bei der Ausbildung der Blütenplastik im allgemeinen jedenfalls nicht um diese weiche oder unelastische Deformation. Nur in ganz untergeordneter Rolle kommt sie bei der Entwicklung der Cruciferenblüte vor. Die Spitzen der Petalen werden z. B. zu einer Zeit, wo sie nur noch wenig wachstumfähig sind, in dieser Weise beeinflußt, wie wir oben (S. 73 u. 74) am Beispiel von *Arabis albida* sahen. Nach dem Öffnen der Blüte glätten sich diese Fältelungen sehr bald.

Die zweite Möglichkeit wäre die elastische Deformation. Derart deformierte Gebilde müßten nach Lösung des Kelchhindernisses sofort herausspringen und ihre vorherige Gestalt wieder annehmen. Das kommt ja nun gelegentlich vor. So sahen wir oben bei *Eruca* und *Malcolmia maritima*, in Prinz. etc. (S. 42 resp. 37) bei der letzteren Art und bei *Raphanus sativus* die äußeren Stamina, deren Filamentwurzeln durch die starken endandrischen Drüsen elastisch nach außen gedrückt worden waren, beim Entfernen des opponierten lateralen Kelchblattes in rascher Bewegung weit nach außen vortreten. Aber solche Fälle sind Aus-

nahmen. Im allgemeinen behalten die deformierten Knospenteile auch nach Entfernung der Kelchhülle ihre Gestalt unverändert bei.

Die Deformation muß also während des Wachstums der Teile stattgefunden haben und durch das Wachstum selbst fixiert worden sein. Daß eine solche Wachstumsdeformation möglich ist, ergibt sich aus den Arbeiten von Kny (57), die gezeigt haben, daß die Zellscheidewände mechanisch beeinflusster Gewebe sich vorzugsweise in die Richtung des Druckes bzw. senkrecht zur Richtung eines einwirkenden Zuges einstellen. Denken wir uns (Abb. 45 a) ein wachsendes Blütenorgan von runder oder zylindrischer Form zwischen zwei feststehende Hindernisse eingeschlossen, dieselben am Anfang noch nicht berührend, so ist klar, daß von dem Augen-

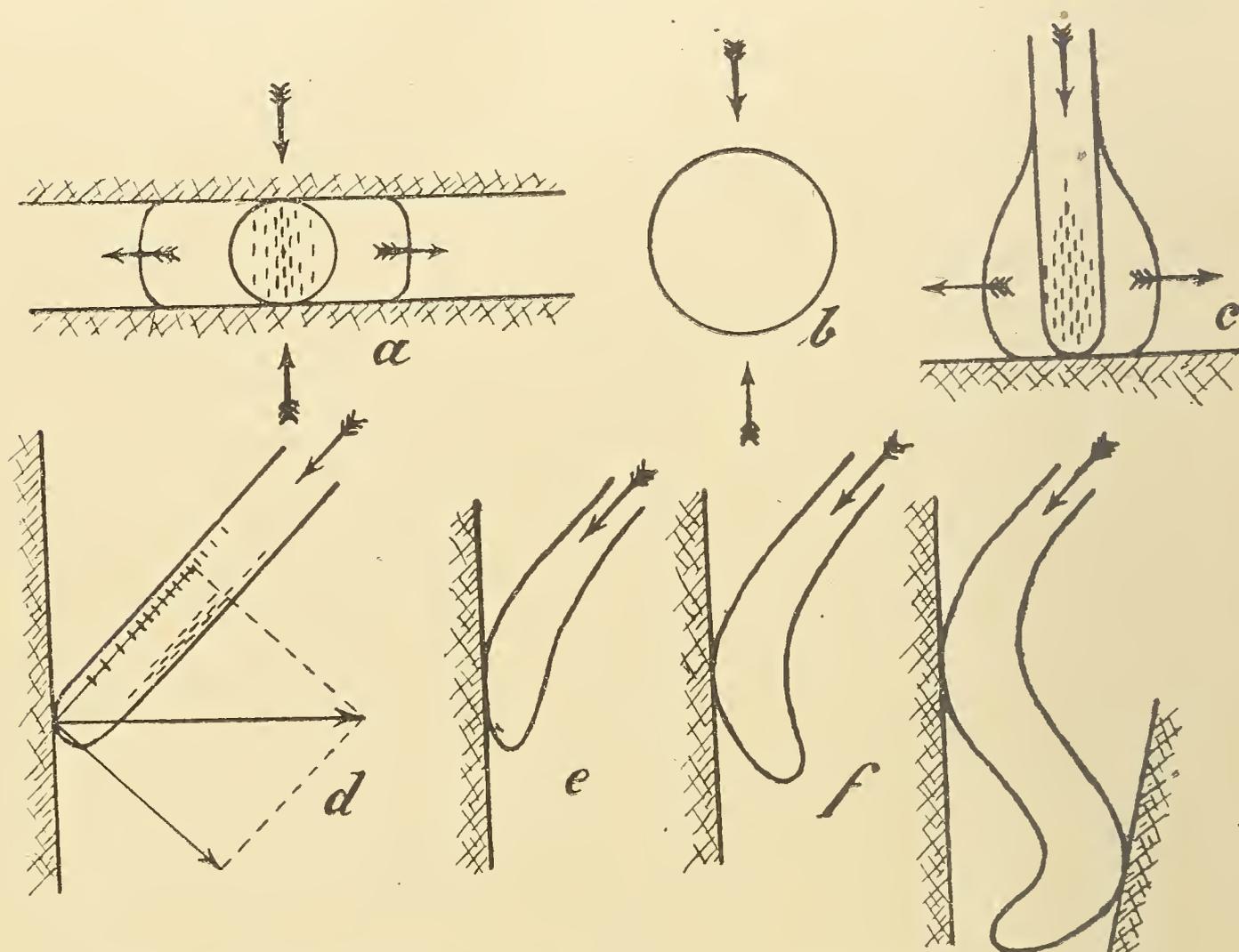


Abb. 45. Die gegenseitige anatomische Beeinflussung der Blütenhülle.

blicke an, da dieses Organ infolge seines allgemeinen Wachstums die beiden Hindernisse zu berühren beginnt, von diesen ein Druck ausgeübt wird, der nun das weitere Wachstum in dem Sinne beeinflusst, daß vorzugsweise in der Richtung der Druckkraft stehende Teilungswände eingeschaltet werden. Die Folge ist eine Verbreiterung des Organs nach beiden Seiten hin, also genau dasselbe Ergebnis, wie wenn ein Gebilde, das schon ursprünglich das jetzige Volumen gehabt hätte, rein mechanisch, ohne Wachstumserscheinungen, auf die jetzige Gestalt deformiert worden wäre (Abb. 45 b, vgl. S. 78, Zitat nach Goebel). Allerdings wäre in diesem Fall eine viel stärkere Kraft zur Deformation nötig gewesen; in Wirklichkeit erfolgt die Defor-

mation durch Summation kleinster Kräfte, erhebliche Spannungen treten dabei gar nicht auf.

In entsprechender Weise entstehen die übrigen Wachstumsdeformationen: kolbenförmige Anschwellungen und Verknöpfungen, Biegungen und Fältelungen, die oft, z. B. an den Innenwandungen der Filamente, die Bildung von Kanälen zur Folge haben, die von den Insekten zur Führung ihres Saugapparates benützt werden, Torsionen wie die in der Einleitung beschriebenen Staubblatt-drehungen. Es wird z. B. ein zylindrisches Gebilde an seinem Ende von dem Momente an, in welchem es auf ein ruhendes oder entgegenbewegtes Hindernis stößt, infolge der Einschaltung von Zellwänden in der Druckrichtung kolbig verbreitert (Abb. 45 c). Auf ein Kronblatt, das in schiefer Richtung einem Hindernis entgegenwächst (Abb. 45 d), wird vom entsprechenden Augenblicke an eine Kraft einwirken, deren eine Komponente ein Biegemoment hervorruft, welches sich bekanntlich dadurch äußert, daß an der Oberseite eine Zugkraft, unten ein Druck entsteht. Oben müssen sich also die neuen Zellscheidewände quer stellen, unten

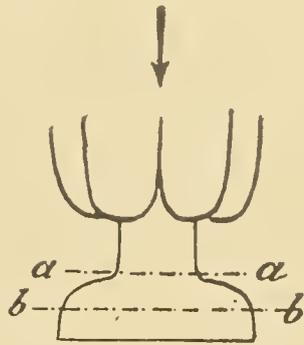


Abb. 46. Die Überwallung der seitlichen Gewebepartien und die Entstehung der Filamentleisten der Cruciferen durch Längsdruck.

dagegen in die Längsrichtung, was eine relativ stärkere Verlängerung der Oberseite und damit eine Biegung des Organs sowie eine Anschwellung der Unterseite zur Folge hat (Abb. 45 e). Steht rechts eine andere feste Wand und wird das Blatt durch fortgesetztes Wachstum seiner hinteren, in der Abbildung nicht mehr sichtbaren Teile noch weiter gegen das Hindernis hingeschoben, dann resultieren, immer vorausgesetzt, daß auch die vorderen Teile noch wachstumsfähig sind, Formen, wie sie in Abb. 45 f dargestellt sind und wie sie im feineren Bau der Cruciferenblüte und der Phanerogamenblüte überhaupt so außerordentlich häufig vorkommen. Der Einfachheit wegen sind in diesen Abbildungen nur wenige Kontaktstellen eingezeichnet. Es ist jedoch zu bedenken, daß alle Lücken schon frühzeitig ausgefüllt werden (s. unten), so daß die mechanischen Kräfte, die auf jeden einzelnen Blütenteil einwirken, in Wirklichkeit zahlreicher sind und komplizierter zusammenwirken.

Wenn ein zylindrisches Gebilde, z. B. ein Filament, infolge Auftreffens auf das geschlossene Knospdach einen Längsdruck erfährt, so wird es sich nicht überall, sondern nur

an seiner Wurzel verdicken, da, wie wir feststellten, die Gewebezellen nur an dieser Stelle noch wachstums-, also teilungsfähig sind, während die höheren Partien des Filamentes ihr Wachstum bereits sehr eingeschränkt haben. So entsteht eine Verdickung, oder, falls vorn und hinten kein Raum verfügbar, eine beidseitige Verbreiterung des Filamentsgrundes (Abb. 46). Ob diese späterhin, etwa wie bei *Alyssum saxatile* (Prinz. etc, Abb. 110) und *Lunaria annua* (oben, S. 125) ihre ursprüngliche gedrungene Form beibehält oder ob sie sich, wie bei *Alyssum montanum* (S. 66, Abb. 7 verlängert, hängt davon ab, ob sich in der Folge der Längenzuwachs des Filamentes auf höher gelegene Teile, etwa die in unserer Abbildung 46 mit a-a bezeichneten, lokalisiert, oder ob er dauernd auf tiefere, etwa bei b-b gelegene Teile beschränkt bleibt; im letzteren Fall entsteht eine den größeren Teil des Staubfadens umfassende Längsleiste.

Die erste Folge einer auf ein blattförmiges Gebilde (Abb. 47) ausgeübten Kraft P ist eine Wachstumsdeformation, die in der beschriebenen Weise durch verstärktes Flächenwachstum an den

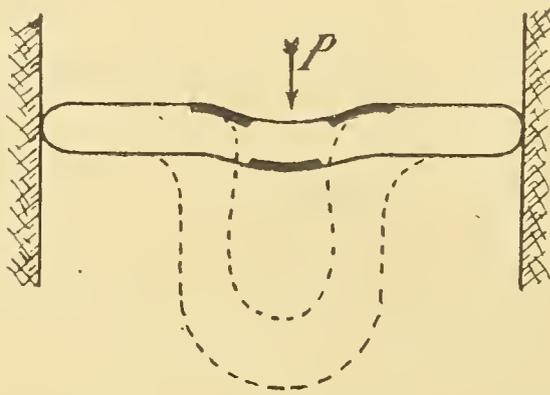


Abb. 47. Automatisches Weiterwachsen einer Deformation.

P ist die Kraft, welche die anfängliche geringe Deformation erzeugte.

in der Abbildung stark ausgezogenen Stellen erfolgt. Wenn nun auch das Organ, von dem die Kraft P ausging, nicht weiter wächst, jene Kraft also zu wirken aufhört, so muß die entstandene Vorwölbung sich doch noch weiter ausbilden, sobald nur das Blatt infolge allgemeinen Wachstums sich weiter in die Fläche ausdehnt und zu beiden Seiten irgendwelche Hindernisse eine weitere Ausbreitung verhindern, wie dies ja natürlich in der geschlossenen Knospe meist der Fall ist. Denn jeder weitere Flächenzuwachs zwingt zunächst das Blatt rein mechanisch zu einer Vergrößerung der Ausbiegung und diese stärkere Ausbiegung wird dann sofort durch erhöhtes Flächenwachstum an den angegebenen Stellen neuerdings fixiert. So bilden sich, sozusagen automatisch, oft wahre Hypertrophieen, die uns zunächst überraschend erscheinen, weil sie mit den Blütenteilen, deren mechanischer Einwirkung sie ihre Entstehung verdanken, gar nicht mehr in räumlichem Kontakte stehen. So entstehen z. B. die Kronverschlüsse einer *Lunaria*, ein großer Teil der Kelch- und Kronsporne, bei den Cruciferen insbesondere die unechten Kelchsäcke. Der Anstoß zur Bildung der echten Kelchsäcke geht von der S. 62 u. 79 beschriebenen

Medianhebung aus. Dann aber müssen sich die Säcke, falls das Wachstum des Kelchgrundes andauert, in der eben beschriebenen Weise automatisch vergrößern (unechte Säcke). Unsere Abbildung 48 stellt diesen Vorgang dar; die Schraffierung soll die inneren Blütenteile bezeichnen, welche die ursprüngliche, erst mit echten Säcken versehene Knospe dicht ausfüllen. Bildet sich im Verlauf des Knospenlebens auch an der Spitze der Sepalen ein neuer Wachstumsherd, so müssen sich nach denselben Prinzipien auch hier Ausbuchtungen bilden, da ja ein Ausweichen der neu gebildeten Gewebeteile ohne Vorwölbung ebenso unmöglich ist, wie am untern Teil des Kelches. Solche „Kelchkapuzen“ wurden in der Einleitung dieser Arbeit bei *Cheiranthus cheiri* im speziellen Teil, außerdem bei *Matthiola incana* und *Brassica oleracea* beschrieben. Bei der genannten Art fallen die beiden Wände der Kapuze frühzeitig zusammen und verwachsen zu einer einzigen. In schwächerer Ausbildung sind solche Kelchkapuzen bei den



Abb. 48. Entstehung der unechten Kelchsäcke und der Kelchkapuzen der Cruciferen durch Stauung. *a* (schraffiert) ursprüngliche Knospe, nur mit Säcken. *b* Knospe mit echten und unechten Säcken und Kelchkapuzen.

Cruciferen sehr häufig. Im Allgemeinen sind die Kapuzen vorne und hinten, also an den Sepalen, die unten keine Säcke haben, stärker entwickelt als an den lateralen Sepala. --

Bekanntlich hat schon vor längerer Zeit Schumann (96, vgl. auch Frank (17), Heußer (39) und Murbeck (70), von der mechanischen Blattstellungstheorie Schwendeners (40) ausgehend, die Bedeutung mechanischer Faktoren für die Blütengestaltung nachzuweisen gesucht. Während aber unsere Beobachtungen lediglich der Ausbildung der Form der einzelnen Organe während des späteren Knospenlebens galten, beschäftigte sich Schumann mit den frühesten Anlagen der Blüten, und nicht nur die Form, sondern namentlich die Stellung der Blütenteile, d. h. das charakteristische Diagramm sollte nach ihm durch gegenseitigen Druck der Teile entstanden sein.

Es war namentlich Vöchting (109), der, von theoretischen Erwägungen und neuen Untersuchungen ausgehend, die fehlerhaften Grundlagen der Schumann'schen Auffassung erkannte. Vöch-

tings Kritik [vgl. jedoch auch Holtermann (40), S. 57] kann kurz in folgenden Sätzen wiedergegeben werden: Die notwendige Voraussetzung einer gegenseitigen mechanischen Beeinflussung der jungen Anlagen ist, daß sich diese tatsächlich berühren. Dieser „lückenlose Kontakt“ Schumann's besteht aber in Wirklichkeit nicht, die Anlagen der einzelnen Blütenteile sind vielmehr stets durch kleine Zwischenräume voneinander getrennt. „Und es ist wohl zu bedenken, daß auch eine vollständige Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefert. Auf diesen dürfen wir erst schließen, wenn ihm entsprechende Formänderungen einträten und diese sind hier nicht zu beobachten“. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die ersten Anlagen der Blütenteile nicht einfach passiv an Stellen niedrigen Druckes entstehen, daß ihr Ort überhaupt nicht durch mechanische Einwirkungen von außen, sondern durch innere, durch die Vererbung an bestimmte Stellen lokalisierte Kräfte bedingt ist.

Die Folgerungen, die wir aus Schumanns Lehre ziehen müßten, treffen denn auch gar nicht zu. Zunächst müßten ja wirklich die verschiedenen diagrammatischen Stellungsverhältnisse der Phanerogamenblüten mechanisch erklärbar sein. Daß dies nicht der Fall ist, ist bekannt. Und die zweite Konsequenz aus Schumanns Lehre wäre dann die, daß auch durch künstliche Erhöhung oder Erniedrigung des Druckes von außen her auf einzelne Blütenteile die Zahl derselben abgeändert oder ihre Insertionen verschoben werden müßten. Schumann hat dieses Postulat folgerichtig selber aufgestellt aber es ist weder ihm noch anderen gelungen, es zu erfüllen.

Im späteren Verlauf der Anthese liegen nun aber die Verhältnisse ganz anders: Die Kelchblätter vereinigen sich frühzeitig zu einem festgeschlossenen Dach (vgl. oben S. 73 und Abb. 17) und die inneren Teile wachsen nun so viel rascher, daß sie die anfangs vorhandenen Lücken schließlich ausfüllen, so daß nun wirklich lückenloser Kontakt der Teile besteht. Da aber das Wachstum der inneren Teile nun weiter anhält, ja sich stets noch verstärkt, während der Kelch zurückbleibt, entstehen Druckwirkungen in radialer und tangentialer Richtung, aber auch in der Längsrichtung der Blüte. Die eigentliche Druckperiode in der die mechanische Beeinflussung der Blütenteile bei den Cruciferen stattfindet, fällt in die Epochen IV und V; am stärksten sind, nach den entstandenen Veränderungen zu schließen, die Druckkräfte, vor allem die Drucke in der Längsrichtung der Blüte am Ende der Epoche IV.

Im Verlauf der Epoche IV dürften zunächst die Horizontaldrucke, also die Druckwirkungen in radialer und tangentialer Richtung infolge des mächtigen Anschwellens der noch nebeneinander liegenden Beutel rasch stark zunehmen. Vielleicht wird das um die Mitte dieser Epoche so intensiv einsetzende Petalenwachstum der eng zwischen Antheren und Kelch eingezwängten Petala durch diesen Druck ausgelöst und es besteht sogar die Möglichkeit, die

von Mohl (67) und Goebel (27) wiederholt erwähnte Kleinheit der Krone weiblicher Blüten auf diesem Wege zu erklären.

In der zweiten Hälfte der Epoche IV muß sich dann namentlich der Längsdruck mehr und mehr steigern (vgl. Zuwachsdia-gramm S. 77). Am Ende der Epoche erreicht er sein Maximum, denn nachher wird ja das Kelchgewölbe gesprengt. Sicher ist (vgl. S. 74 und Abb. 17, sowie S. 123), daß in der zweiten Hälfte dieser Epoche IV die seitlichen Gewebepartien des Blütengrundes (S. 64) überwallenden Fortsätze am Grunde der Filamente sich deutlicher entwickeln. Ihre Bildung dürfte, wie dies oben (S. 136) bereits beschrieben, bei allen Arten in ersten Linie durch den Längsdruck bewirkt werden. Auch die Filamentleisten und die Kronschüppchen von *Heliophila* entstehen wohl um diese Zeit, vielleicht auch die ähnlichen, durch den Gegendruck der Honigdrüsen hervorgerufenen Schuppen, wie wir sie in Princ. etc. (S. 77) am Grunde der Kronblätter von *Biscutella laevigata* fanden. Die Entwicklungszeit der Beutelhöhlen erstreckt sich bis weit in die Epoche V hinein: Die inneren Stamina überwachsen die äußeren mehr und mehr. Die Filamente der ersteren liegen dem unteren Teil der Beutel der letzteren dicht an. So prägen diese Beutel den Filamenten der inneren Staubblätter und ihren Fortsätzen ihre Formen auf. Auch die Kronblätter schmiegen sich den beiden Antheren der äußeren Stamina dicht an. Schneidet man etwa um die Mitte der Epoche V die Knospe ungefähr in ihrer Mitte quer durch, so erhält man darum das in Abb. 5a auf S. 65 wiedergegebene Bild: die Filamente der inneren Stamina und die Petalen bilden förmliche Abgüsse der beiden seitlichen Antheren. So entstehen die Beutelhöhlen der Cruciferen, die später, nach dem Heranwachsen der beiden Antheren, durch allgemeine Streckung zu den bekannten „Blüteneingängen“ (S. 63—65) werden. Die Antheren der beiden Staminalkreise spielen entwicklungsmechanisch eine ganz ungleiche Rolle: diejenigen der äußeren Staubblätter sind aktiv, indem sie eben diese Beutelhöhlen, das charakteristischste Merkmal der Blütenplastik der Cruciferen, bilden, die der inneren Stamina dagegen lassen keine Spuren im Innern der Blüte zurück. Das kommt daher, weil sie frühzeitiger emporgehoben werden und in die über den seitlichen Staubblättern freien Räume hinein ausweichen können (Abb. 11).

Nach dem Sprengen des Kelchverschlusses, d. h. im Verlaufe der Epoche V lassen die Druckkräfte allmählich nach. Aber es finden noch mechanische Beeinflussungen bis gegen Ende dieser Epoche statt. Namentlich die eingangs (S. 70) beschriebenen primären Staublattdrehungen kommen erst unmittelbar vor dem Öffnen der Blüte zustande. Zur Ablenkung der Beutel der innern Staubblätter genügen offenbar die von dem noch geschlossenen Krondach ausgehenden Widerstände.

Die letzte mechanische Beeinflussung betrifft die Form des Krontellers. Wenn die Beutel der äußeren, seitlichen Staubblätter beim Entfalten auf der Höhe des Krontellers stehen, so bleibt dieser dorsoventral gestreckt; andernfalls wird

er durch Schiefseitwärtsfalten der Petala strahlig-kreuzförmig oder sogar transversal gestreckt. Diese mechanische Korrelation, die in der Einleitung (S. 68) genauer dargelegt ist, wurde in Prinz. etc. in zahlreichen Fällen festgestellt. Ein besonders lehrreiches Beispiel bietet die in dieser Schrift mitgeteilte Beobachtung an viermännigen Blüten von *Cardamine hirsuta*.

Wenn die Blütenteile im Innern der Knospe sich mechanisch beeinflussen, so muß es auch möglich sein, die Blütenplastik durch künstliche mechanische Einwirkungen auf die Knospe abzuändern. Diese experimentelle Nachprüfung ist in der Tat in einer größeren Zahl von Fällen gelungen.

Zunächst sei hier nochmals an die auch in dieser Schrift (vgl. z. B. *Cardamine pratensis*) zutage getretene Korrelation zwischen dem Grad der Medianhebung und dem Bau des Nektariums (S. 71 und Prinz. etc. S. 153 u. f.) erinnert. Sodann an einige „Versuche der Natur“, denen z. T. die Beweiskraft eines künstlichen Experimentes zugestanden werden muß: So ließen die dichter gebauten Infloreszenzen der violett blühenden Stöcke von *Iberis umbellata* (Prinz. etc., S. 105) die mechanische Korrelation zwischen den seitlichen Staubblättern und dem Krönteller besonders deutlich erkennen und zeigten überhaupt die starke mechanische Beeinflußbarkeit der Gestalt des Kröntellers. Einen neuen Beweis für jene mechanische Korrelation liefert dann vor allem die eben erwähnte Beobachtung an Blüten von *Cardamine hirsuta*, deren seitliche Stamina fehlen. Interessant ist auch ein Vergleich der in dieser Schrift gelieferten Beschreibung der Blüten von *Matthiola incana* mit der entsprechenden in Prinz. etc. (S. 25 u. f.). Diesmal lagen nämlich nicht Blüten mit verkümmerten, sondern solche mit normal entwickelten seitlichen Staubgefäßen vor und es zeigte sich nun noch deutlicher, daß wirklich auch die „Verlagerung“ (vgl. S. 69) der Kronnägel zur Länge der seitlichen Stamina in Korrelation steht.

Die eigentlichen, künstliche, d. h. willkürliche Abänderungen der Blütenplastik erzielenden Versuche lassen sich in zwei Gruppen gliedern: 1. Aufprägung neuer, dauernd bleibender Formen durch künstlich hervorgerufene Kräfte und 2. Verhinderung der Ausbildung von spezifischen Formmerkmalen durch Entfernung der sie normalerweise bewirkenden mechanischen Ursachen. Herr v. Hayek wies in der Diskussion über meinen oben (S. 131) erwähnten Vortrag (34) darauf hin, daß namentlich Versuchen der zweiten Art Beweiskraft zukomme. Schon Schüepf hat an seinen Papilionaceenblüten Versuche beiderlei Art ausgeführt, die z. T. sehr auffallende Änderungen der Blütenplastik ergaben: Für die Cruciferen liegen sowohl in Prinz. etc. als namentlich in den Einzelbeschreibungen des speziellen Teils dieser Schrift eine ganze Anzahl Ergebnisse von Versuchen beiderlei Art vor. Alle sprechen für unsere Auffassung und es muß namentlich festgestellt werden, daß jedesmal, wenn die Knospen sich nach dem Eingriff weiter entwickelten, die erwartete Reaktion eintrat. Erfahrungen, daß

Verwundungen auch noch in besonderer Weise als „formative Reize“ (Klebs 53, S. 454–456) wirken, habe ich ebensowenig wie Schüpp gemacht. Ziemlich enge Grenzen sind all diesen Versuchen leider dadurch gezogen, daß mechanische Eingriffe, namentlich Lüftung der Knospen, wenn sie zu frühzeitig vorgenommen werden, die weitere Entwicklung leicht ganz abbrechen.

Zunächst sei nochmals an die in Prinz. etc. (S. 47 und 48) mitgeteilte Erfahrung erinnert, daß durch Hineindrücke der seitlichen Stamina bei *Raphanus sativus* die Rückkehr des Krontellers zum strahlig-kreuzförmigen Habitus tatsächlich willkürlich hervorgerufen werden kann. Sodann wurde schon in C. C. S. die Umbiegung der Griffelspitze von *Draba aizoides* erwähnt, die (vgl. oben S. 120) später bei dieser Art auch von Stäger beobachtet wurde. Ähnliche Umbiegungen werden in Prinz. etc. und in dieser Schrift (S. 88) für *Raphanus sativus* und in der vorliegenden Schrift für *Hugueninia tanacetifolia* und *Allyssum montanum* angegeben. Die Biegungen erfolgen zwar im Allgemeinen erst im Verlauf der Anthese, aber es erschien von vornherein doch möglich, daß sie schon zur Knospenzeit durch den Druck der noch geschlossenen Blütenhülle angeregt werden, umsomehr als bei den genannten Arten der Griffel gegen Ende der Epoche V meist relativ lang ist. Bei *Draba aizoides* bleibt nun auch, wie oben mitgeteilt ist, diese Biegung aus, wenn die Knospe künstlich gelockert wurde. — Bei den oben beschriebenen Blüten von *Sinapis arvensis* kommen auffallende, an *Kerneria* erinnernde Knickungen der inneren Staubfäden vor. Durch Lockerung der Knospen läßt sich die Ausbildung dieser Knickungen verhindern. Sie sind also offenbar durch den Druck des noch geschlossenen Kelchgewölbes entstanden, ähnlich wie die Staubblattdrehungen. Eigentlich stellen sie nur eine verstärkte Form dieser letzteren dar, verstärkt darum, weil bei diesen Blüten (vgl. Zahlentabelle auf S. 75) die Filamente unmittelbar vor dem Öffnen besonders lang sind. Umgekehrt lassen sich solche Filamentknickungen bei *Erucastrum Pollichii*, wo sie normalerweise nicht vorkommen, wo aber ebenfalls das Filamentwachstum unmittelbar vor dem Entfalten der Krone besonders intensiv ist, durch längeres Geschlossenhalten der Knospen mittels Lackverschlüssen künstlich hervorrufen. — Dieses letztere Mittel wiederum vermag bei *Cheiranthus cheiri* dauernd löffelförmige Petala und eingekrümmte Filamente und Vergrößerung der Filamentleisten hervorzurufen. Eine starke Verbreiterung der Leisten konnte endlich bei der letztgenannten Pflanze durch Umschnüren der Knospen hervorgerufen werden. Im letzteren Falle entstanden sogar Verbreiterungen an Stellen des Filamentes, wo solche normalerweise nicht vorkommen. Die letzten Befunde beweisen, daß die Verbreiterungen der Filamente und die Filamentleisten auch in normalen Blüten so wie in diesem Abschnitt (S. 136) bereits dargelegt wurde, d. h. durch den auf das Staubblatt infolge des Auftreffens seiner Spitze auf das geschlossene Knospendach entstehenden Längsdruck hervorgerufen werden. — Die Umkrepelung der Nagelränder durch die seitlichen Beutel, wie sie in der Einleitung

dieser Abhandlung (S. 66) dargestellt und in Prinz. etc. z. B. für *Raphanus sativus* und *Eruca sativa* genauer beschrieben ist, wurde neuerdings, nämlich an *Cardamine pratensis* und *C. silvatica*, beobachtet; daß sie bei schlanknageligen Blüten unterbleibt, wurde neuerdings, namentlich an *Matthiola incana*, festgestellt.

II. Über die Beeinflussbarkeit des Blühens und der Blühvorgänge.

I. Der Einfluß der Befruchtung.

Die ersten Erscheinungen der sog. „Postfloration“ (Kirchner-Loew-Schröter (51), S. 22, Lindman (58) werden durch den Reiz der Bestäubung und der Befruchtung ausgelöst. Die bekanntesten Vorgänge dieser Art sind wohl die „karpotropischen Bewegungen“ Hansgirg's (37, S. 11). Auf verschiedene Reaktionen der Bestäubung oder der Befruchtung hat Verf. in C. C. S. bei *Sedum alpestre* Vill., *rupestre* L., *album* L., *boreale* L., *Sempervivum Heuffelii* Schott und *Saxifraga Burseriana* L. hingewiesen. Auch A. Schulz erwähnte (83, S. 555) einen ähnlichen Fall bei *Geranium pusillum*. Neuerdings hat H. Fitting die postfloralen Reizerscheinungen bei den Orchideen näher untersucht (14, 15). Auch bei *Ribes* kommen, wie Verf. kürzlich (35) festgestellt hat, postflorale Reizerscheinungen vor.

Die postfloralen Vorgänge erstrecken sich bei den Phanerogamen auf alle Teile der Blüte und ihrer Umgebung: die Blütenteile verfärben sich, Kelch und Krone legen sich zurück oder fallen ab, Blüten- und Infloreszenzstiele, Deck- und Hüllblätter krümmen sich, gewisse Staubblatt- und Griffelbewegungen treten ein oder bleiben aus (vgl. C. C. S. und 35), die Blühdauer wird wohl auch verkürzt, die Narbe welkt und der Stempel verlängert sich und schwillt an. Bei verschiedenen Phanerogamen, so auch bei *Cardamine Chelidonia* und *Arabis Turrita* hat Sernander (101) Nektarausscheidung nach abgeschlossener Anthese konstatiert, über *Fuchsia globosa* vgl. Himmelbauer (45). Wie viel von diesen Vorgängen auf Bestäubungs- oder Befruchtungsreiz beruht, ist im Einzelnen noch unbekannt.

Bei den Cruciferen sind von den Erscheinungen der Postanthese (Epoche VII, vgl. S. 75, 127 u 129) jedenfalls die Nachstreckung des Stempels und das frühzeitige, d. h. schon zu Anfang dieser Epoche oder noch früher erfolgende Welken der Narbe postflorale Reizerscheinungen, denn die Nachstreckung wird durch die Bestäubung, das frühzeitige Welken durch die erfolgte Befruchtung „induziert“ —, nicht aber das Überleben der Narbe, denn dieses tritt gerade in nicht bestäubten Blüten ein. Daß dem so ist, soll nun durch einige Versuche an *Arabis albida* nachgewiesen werden. — Ob auch bei den Cruciferen noch weitere postflorale Erscheinungen vorkommen, ob z. B. das Abfallen des Perianths durch die Bestäubung oder die Befruchtung induziert wird, wurde nicht untersucht.

Die in den Jahren 1915 und 1916 untersuchten Stöcke von *Arabis albida* (vgl. S. 72 u. 106) wuchsen als Beeteinfassungen in

einem Garten beim Völkerschlachtdenkmal in Leipzig. Von den verschiedensten Stellen dieser Einfassungstreifen waren schon im Jahre 1914 Teile von Stöcken entnommen und in Töpfe verpflanzt worden, in denen sie dann im folgenden Jahre zur Blüte kamen. Durch Kästen mit sehr zarten durchsichtigen Gazewänden gegen Insektenbesuch geschützt, wurden die Blüten dieser Stöcke teils künstlich mit Pollen eines anderen Stockes aus demselben Garten, teils mit eigenem Pollen, teils mit solchem aus Blüten desselben Stockes bestäubt. Die beiden letzteren Bestäubungen hatten keinen Fruchtansatz zur Folge, unter den gekreuzten Blüten beobachtete ich hie und da einige, deren Fruchtknoten sich in der Folge etwas verlängerten und vereinzelt anschwellende Samenanlagen erkennen ließen. Diese Entwicklung hörte aber nach einiger Zeit auf und die entstandenen Fruchtanlagen fielen dann ab. Im folgenden Jahre 1916 wurden diese Versuche mit demselben Ergebnis wiederholt. Eine größere Zahl von Blüten eines der Versuchsstöcke wurden aber diesmal sofort nach dem Entfalten der Krone mit dem Pollen eines aus der Schweiz eingeführten, also voraussichtlich nicht verwandten Stockes belegt. Der Fruchtansatz war zwar auch in diesem Falle kein vollständiger, aber ich erhielt immerhin von mehr als der Hälfte dieser Blüten normale Früchte, während aus den übrigen meist Fruchtanlagen von der Art der vorhin beschriebenen hervorgingen.

Die Leipziger Versuchspflanzen gehörten also jedenfalls einer selbststerilen Rasse an. Die eingezogenen Erkundigungen ergaben, daß alle durch vegetative Vermehrung aus einem einzigen Stocke, der vor einigen Jahren eingepflanzt worden war, hervorgegangen waren.

Im Garten selbst erzeugten im ersten Beobachtungsjahr nur etwa $\frac{1}{5}$, im zweiten kaum $\frac{1}{10}$ der vorhandenen Blüten normale Früchte. Daneben kamen, besonders im ersten Jahr, noch eine bedeutend größere Zahl von unvollkommenen, später abfallenden Fruchtanlagen, ähnlich den oben beschriebenen, vor. Aber auch bei dem geringen Prozentsatz der zur Ausbildung gelangten Früchte waren bei weitem nicht immer alle Samen entwickelt.

Diese Befunde weisen darauf hin, daß diese Blüten im Garten größtenteils untereinander bestäubt worden waren, daß aber in beschränktem Maße auch Blütenstaub einer fremden oder doch weniger stammverwandten Rasse, vermutlich aus irgend einem benachbarten Garten, von den Insekten herbeigebracht worden war. Der Unterschied des Ergebnisses beider Jahre dürfte auf den ungleichen Insektenbesuch zurückzuführen sein. Dieser war tatsächlich im zweiten Jahr spärlicher, wohl weniger wegen Witterungsunterschieden während der Blühzeit — diese waren nicht belangreich — sondern darum, weil die Stöcke im zweiten Jahr erheblich früher blühten.

In der großen Mehrzahl der Blüten blieben die Narben nach dem Entleeren des letzten Staubes, ja sogar nach dem Verwelken und Abfallen der Petala noch längere Zeit frisch und zeigte der Stempel jene charakteristische Nachstreckung, deren Ergebnis z. B. in

Abb. 35e auf S. 106 dargestellt ist. Ich beobachtete jedoch auch einzelne Blüten, deren Stempel sich zwar verlängerten, deren Narben aber trotzdem zugleich mit den Staubblättern verwelkten. Auch der umgekehrte Fall: überlebende Narben auf kurz bleibendem Stempel wurden festgestellt, und zwar besonders im zweiten Beobachtungsjahr ziemlich häufig. Dagegen fanden sich trotz langen Suchens keine Blüten, die weder überlebende Narben noch nachstreckende Stempel gezeigt hätten. — Zugleich mit der Nachstreckung trat übrigens eine schwärzliche Verfärbung des unteren Teils des Stempels ein, die sich später, wenn der Stempel wirklich befruchtet worden war, noch verstärkte.

Von den unter Gazekästen vor Insektenbesuch geschützten, im Übrigen unberührten Blüten zeigten merkwürdigerweise eine größere Zahl beide Erscheinungen, während die künstlich mit dem Staub der importierten Pflanze gekreuzten Blüten nur Nachstreckung, aber keine überlebenden Narben aufwiesen. Da ich vermutete, daß trotz der Abdrehung der inneren Staubblätter eigener Pollen auf die Narbe gelangt sein möchte, so führte ich znnächst folgenden Versuch aus:

Die Stempel eines unter Gazekasten besonders erschütterungs- und windfrei aufgestellten Stockes wurden unter gewissen Vorichtsmaßregeln, die eine Berührung der Narbe mit den Antheren ausschlossen, herausgenommen und zwar zu verschiedenen Zeiten der Anthese, aber stets nach dem Öffnen der Beutel. Die mikroskopische Untersuchung der Narben dieser Blüten zeigte stets, daß schon am Anfang der Anthese einige Pollenkörner auf die Narbenpapillen der eigenen Blüten gelangt waren. Geitonogamie war bei diesen Blüten infolge ihrer gegenseitigen Stellung, die nötigenfalls künstlich fixiert wurde, ausgeschlossen.

Hierauf wurden nun in einigen Blüten eines unter Gazekasten stehenden Stockes unmittelbar nach dem Entfalten der Petala und vor dem Aufbrechen der Antheren der inneren Stamina ein sehr leichtes dünnwandiges Glasröhrchen über den Stempel gestülpt. Die so etwas beschwerten Blüten wurden mit kleinen Stativen, aus einem Glasstab mit Drahtklammer bestehend, festgehalten und diese Vorrichtung zugleich dazu benutzt, die Blüten so zu stellen, daß auch Geitonogamie ausgeschlossen war. In allen diesen (11, mißlungene Versuche abgerechnet) Blüten trat keine zweite Stempelstreckung ein, die Narbe überdauerte aber sehr lange.

Aus diesen Beobachtungen sind folgende Schlüsse zu ziehen, die unsere oben aufgestellten Behauptungen beweisen:

1. a. In unbestäubten Blüten überlebt die Narbe; der Stempel zeigt keine Nachstreckung.

b. Der Stempel dieser Blüten welkt bald nach Schluß der Anthese.

2. a. Die mit eigenem Pollen der Pollen desselben Stockes oder mit Blütenstaub verwandter Stöcke belegten Blüten zeigen sowohl überlebende Narben als Nachstreckung des Stempels.

b. Aus diesen Blüten entstehen die oben erwähnten, später abfallenden Fruchtanlagen.

3. a. In Blüten, die mit Pollen fremder Abkunft bestäubt wurden, überlebt die Narbe nicht, jedoch kommt Nachstreckung des Stempels auch in diesen Blüten vor.

b. Nur aus diesen Blüten entstanden normale Früchte.

Mit diesen Befunden an *Arabis albida* stimmen die entsprechenden Angaben unseren speziellen Teils über die Postanthese bei anderen Arten überein, so die Mitteilungen über *Cardamine pratensis* S. 100, die Angaben, daß bei *Draba aizoon* die Narbe überlebt, wenn die Insekten künstlich ferngehalten werden und daß die Stempel bei *Lepidium campestre* nur dann Nachstreckung zeigten, wenn später aus der betreffenden Blüte eine Frucht hervorgeht (Bestäubung ohne darauffolgende Befruchtung kommt offenbar hier nicht oder selten vor). S. 127 u. 129 wurde bereits mitgeteilt, daß sowohl die Nachstreckung wie das Überdauern der Narbe immer nur in einem Teil der Blüten vorkommen; dort sind auch die sämtlichen Arten, bei welchen jeder der beiden Vorgänge im speziellen Teil dieser Arbeit festgestellt wurde, aufgezählt.

Eine Angabe über regelrechte Nachstreckung, verbunden mit Überleben der Narbe und sogar noch verstärkter Papillenbildung findet sich in C. C. S. bei *Aethionema coridifolium* D. C. (S. 5 und 6.)

Weitere Untersuchungen über die Postfloration der Cruciferen und andere Phanerogamenblüten durch Vergleich von unbeäubten mit befruchteten Blüten sind sehr erwünscht. Dabei sind nicht nur die Erscheinungen am Stempel, sondern auch das Welken, Abfallen und Schließen des Perianths, eventuelle „karpotropische“ Bewegungen des Blütenstiels und dann besonders auch die Staubblatt- und Griffelbewegungen zu berücksichtigen. Meine früheren Erfahrungen an anderen Familien (35 und C. C. S., z. B. S. 91) lassen mich vermuten, daß auf diese Weise eine Reihe von Vorgängen, die man bisher in die Anthese einbezog und nur ökologisch betrachtete, als postflorale Reizerscheinungen erkannt und als solche der physikalischen (physiologischen) Forschung zugänglich gemacht würden.

2. Der Einfluß äußerer Faktoren.

a. Die Cruciferenblüte unter natürlichen Lebensbedingungen.

Abänderungen bei konstanten äußern Bedingungen. Im allgemeinen wird man stets eine größere Zahl von Blüten desselben Standortes gleichzeitig untersuchen. Beschränkt man sich dabei auf begrenzte Gebiete mit gleichartigen Belichtungs- und Bodenverhältnissen, so sind die Bedingungen, unter denen die verschiedenen Stöcke ihre Blüten anlegen und funktionieren lassen, ziemlich konstant. Es kommen alsdann kleine Differenzen in der

Länge der Blütenteile vor, die aber meist recht schwer feststellbar sind. ¹⁾ Bedeutend sind nur die Unterschiede im Grad des Überlebens der Narbe und der Nachstreckung des Stempels, die aber ja hier nicht in Betracht kommen (vgl. S. 142 u. f.).

Abänderungen infolge wechselnder Bodenbeschaffenheit. Ich habe sehr viel Zeit darauf verwendet, solche in freier Natur festzustellen. Es gelang nur in einem Falle, nämlich bei *Cardamine pratensis*: Im April 1911 verglich ich verschiedene Standorte am Zürichberg und fand auf sehr sterilem Boden einige vereinzelt unter anderen Pflanzen (*Capsella*, *Sisymbrium*, *Chenopodium*, *Senecio vulgaris* etc.) wachsende Stöcke mit etwas kleineren Blüten, die meistens, wenn auch nicht immer, auffallend kurze, oft beinahe filamentöse äußere Stamina hatten. ²⁾ Am deutlichsten war diese Erscheinung an den obersten Blüten der Infloreszenzen. ³⁾ Diese Beobachtung stimmt mit einer Mitteilung Goebels (24, S. 750), der durch Kultur von *Sinapis arvensis* auf sehr sandigem Boden Blüten mit stark verkümmerten, fast ganz reduzierten äußeren Staubblätter erhielt.

Bei den Untersuchungen des folgenden Jahres 1912 hatte ich den Eindruck, daß an sumpfigen Standorten die Kronblätter von *Cardamine pratensis* besonders groß und namentlich besonders scharf gefaltet seien; Gewißheit erhielt ich aber hierüber nicht. Viel vergebliche Mühe wurde in diesem wie in anderen Jahren auch auf das Aufsuchen von Beziehungen zwischen Blütenfarbe und Untergrund verwendet. Die Variation der Blütenfarbe erstreckt sich zwar bei *Cardamine pratensis* vom reinsten Weiß bis zu Dunkelviolett. Auf Hochgebirgsstandorten sind, wie allgemein, so auch hier, intensive Farbtöne häufiger, die Farbenvariationen am selben Standort dürften aber ausschließlich auf dem Vorkommen zahlreicher verschiedener Rassen, die sich im Übrigen blütenbiologisch nicht unterscheiden, beruhen, ähnlich wie bei dem bekannten Beispiel der gelb- und rotblühenden Stöcke von *Saxifraga aizoides* L. ⁴⁾

Erste und letzte Blüten der Vegetationsperiode. Über Erstlingsblüten liegen keine eigenen Beobachtungen vor ⁵⁾,

¹⁾ Vgl. C. C. S.: *Cardamine trifolia* L., *Arabis alpina* L., *Draba repens* Bieb., *Aubretia Antilibani* Boiss., *A. columnae* Guss.

(Die Verweise auf die früheren Schriften des Verfassers und auf die übrige Literatur werden in diesem Abschnitt, um die Umsichtlichkeit des Textes nicht zu zerstören, möglichst in Anmerkungen gegeben.)

²⁾ Um eine ähnliche herostyle Rasse dürfte es sich bei Abb. 21c in C. C. S. handeln; ich besitze darüber leider keine weiteren Notizen.

³⁾ Daß die zuletzt gebildeten Endblüten am schlechtesten ernährt sind, ist längst bekannt, vgl. Goebel (20), S. 7 und Correns (9).

⁴⁾ C. C. S. S. 75 und Goebel (26), S. 126.

⁵⁾ Dagegen hat (Knuth II. 1. S. 123) Burkill bei *Capsella bursa pastoris* beobachtet, daß die bald nach der strengen Kälte im Januar und Februar 1895 aufblühenden Pflanzen der Yorkshire-Küste nur verkümmerte Staubblätter enthielten; erst Anfang April erschienen die Zwitterpflanzen. Auch Warnstorf bemerkt, daß in den ersten Blüten bei Ruppin häufig die Staubblätter verkümmern. — Vgl. auch den Wechsel im Zahlenverhältnis der weiblichen und zwitterigen Blüten von *Satureia hortensis* während einer Vegetationsperiode, den Correns (9) beschreibt.

dagegen verschiedene über Letzlingsblüten. Darunter sind in dieser Schrift nicht die letzten Blüten irgend eines Stockes, sondern die letzten in der betreffenden Vegetationsperiode überhaupt noch zur Entwicklung gelangten Blüten verstanden. Bei *Matthiola incana* besitzen diese Letzlinge sehr kurze äußere Staubblätter. ¹⁾ Da diese letztere Erscheinung verschiedene andere Blütenmerkmale, namentlich die Blüteneingänge entwicklungsmechanisch beeinflusst (vgl. S. 139, 140), zeigen diese Letzlinge auch sonst starke Abweichungen von den normalen Blüten. In den Letzlingsblüten von *Raphanus sativus* sind die seitlichen Stamina sogar ganz filamentlos und öffnen sich überhaupt nicht mehr. In den Letzlingen von *Barbarea vulgaris* und *Arabis albida* blieben sämtliche Staubfäden kurz, ebenso in denen von *Alyssum argenteum*, wo schließlich sogar die sämtlichen Antheren geschlossen blieben. Die Letzlingsblüten zeigen oft auch eine stärkere Variabilität in den Längenverhältnissen der Blütenteile. ²⁾

Refloration. Einzelne Beobachtungen sprechen dafür, daß auch bei Refloration, z. B. infolge großer Trockenheit ³⁾ Veränderungen blütenbiologischer Merkmale eintreten.

Abänderungen der Blüten in den verschiedenen Vegetationsperioden. Unsere Beobachtungen an Samendeszendenten von *Cheiranthus maritimus* und *Farsetia incana* und an den Blüten eines und desselben Stockes von *Arabis alpina* zeigen, daß kleine Abweichungen in den verschiedenen Vegetationsperioden vorkommen können. Die bei *Arabis alpina* beobachteten Abweichungen dürften auf nährstoffreicheren Boden zurückzuführen sein.

Abänderungen an demselben Stock bei wechselnder Witterung. Vereinzelt steht zunächst meine Beobachtung an *Biscutella laerigata*, die von Stäger bestätigt wurde. Hier liegt offenbar eine besonders intensive Beeinflussung vor. Ähnlich verhält es sich mit Stägers Beobachtungen an *Draba aizoides* und mit seiner Meldung vom Unterbleiben der Staubblattdrehungen von *Capsella* bei Regen. Lassen wir diese Beobachtungen zunächst außer Betracht, um erst später (S. 164) darauf zurückzukommen.

Dann läßt sich folgendes feststellen: Die Blüten öffnen sich meist in den Morgenstunden von 8 bis 9 Uhr. Die Blühdauer wechselt von Art zu Art stark. Neben „euephemeren“ Arten (Hansgirg), deren Anthese höchstens einen Tag dauert, wie *Sisymbrium officinale* und zum Teil auch *Capsella bursa pastoris*, gibt es Arten, die bis 2 Tage (*Sinapis arvensis*), 2—3 Tage (*Car-*

¹⁾ Vgl. auch Prinz. etc. S. 26. Ebenso bei *Erysimum orientale* R. Br. Prinz. etc. S. 64.

²⁾ Vgl. *Raphanus sativus* im Prinz. etc. S. 44.

³⁾ Z. B. Magnin (66). Vgl. auch Kleb's „archegene“ und „magene“ Blüten (54) und die Beobachtungen von Gärtner an *Silene noctiflora*, die Goebel (24, S. 777 und 778) anführt, sowie das „verfrühte Blühen“ (Nanismus), das nach Diels (11) auch bei Cruciferen, nämlich bei *Capsella bursa pastoris* und *Brassica nigra* vorkommt.

damine pratensis, *Arabis albida*) und länger (besonders langjährige Formen mit geschlossenem Kelch wie *Cheiranthus cheiri*, *Matthiola*) blühen. Weitere Zeitangaben finden sich im speziellen Teil bei *Erucastrum Pollichii*, *Crambe cordifolia*, *Thlaspi rotundifolia*, *Iberis sempervirens*, *Draba ciliata*. — Bei Regenwetter bleiben nun die Stamina länger frisch und der Staub haftet länger an den geöffneten Pollenfächern. Dadurch wird die gesamte Blütezeit oft beträchtlich verlängert (vgl. *Sinapis arvensis*, *Sisymbrium officinale*, *Cardamine pratensis*). Ferner bleiben bei Regenwetter die Staubblätter mancher Arten aufrecht stehen, so daß die Beutel den Narben dicht anliegen, die Kronblätter ebenfalls aufgerichtet oder sogar zusammengeneigt und zugleich etwas kleiner als in normalen Blüten. Am empfindlichsten reagieren in dieser Weise die allotropen Blüten (vgl. S. 130 u. 131), also die kurzröhrigen, mehr oder weniger offenen Blüten von der Art von *Cardamine hirsuta*, *Capsella*, *Lepidium*, *Thlaspi*, etwas weniger die hemitropen, wie *Cardamine pratensis* und *Arabis albida*. Bei den erstgenannten Arten bleibt die Krone bei Regenwetter halb oder ganz geschlossen, so daß man in einzelnen Fällen sogar von Pseudokleistogamie sprechen darf (vgl. S. 128), auch gehen, falls erst im Verlauf der Anthese Regenwetter eintritt, die Kron- und Staubblätter gegen Ende des Blühens zu. Bei hemitropen wurde die letztere Erscheinung nicht beobachtet, doch zeigt sich manchmal, z. B. bei den beiden zuletzt genannten Arten, auch noch eine beträchtliche Wetterabhängigkeit, indem die Petala, wenn von Anfang an schlechtes Wetter herrscht, mehr oder weniger geschlossen, die Blütenstiele etwas nickend bleiben. Nahezu unempfindlich scheinen die eutropen Blumen zu sein. So bleiben die Blüten von *Cheiranthus cheiri* und *Dentaria digitata* auch bei kaltem Regenwetter offen; ähnliches berichtet übrigens Fisch von *Zilla myagroides* und *Farsetia aegyptiaca*.¹⁾

Am empfindlichsten reagieren also bei den genannten Pflanzen die Kron- und Staubblätter, erstere durch Größe und Stellung, letztere nur durch ihre Stellung und durch etwas längeres Frischbleiben, nicht aber durch früheres oder späteres Reifen. Die Reifungszeit der Fortpflanzungsorgane wird im Allgemeinen (vgl. die Beobachtungen in Gundorf an *Cardamine pratensis*, S. 99) selbst bei stärkster Beeinflussung der Krone nicht oder kaum abgeändert.

¹⁾ Über Witterungseinflüsse bei Cruciferen vgl. ferner Prinz. etc.: *Sinapis alba*, *Sisymbrium officinale*, *Nasturtium officinale* R. Br., *Capsella bursa pastoris*, *Lepidium sativum*, *Thlaspi rotundifolium*, *Aethionema saxatile*, *Iberis*, *Alyssum argenteum*, ferner Arab.: *Arabis Cenisia* Reut., *Ludoviciana* C. A. Mey. und *arenosa* Scop., endlich Knuth's Hand. II. 1: *Barbarea vulgaris*, *Nasturtium officinale* und *amphibium* R. Br., *Cardamine pratensis*, *Arabis alpina* L., *bellidifolia* Scop. und *coerulea* Haenke.

Zahlreiche Angaben über die Einwirkung der Witterung auf Blüten anderer Phanorogamen finden sich in den neueren Schriften von A. Schulz (83—95) und Stäger (105, 106).

Von den Cruciferenbeobachtungen Stägers, die in den vorstehenden Einzelbeschreibungen alle wiederholt wurden, gehören nur diejenigen über *Arabis coerulea*, *Capsella* und *Draba aizoides* mit Sicherheit zum Thema „Witterungseinflüsse“, bei *Biscutella laevigata*, *Hutchinsia alpina*, *Thlaspi rotundifolium* handelt es sich wohl teilweise um erblich fixierte Standortmerkmale.

Zu so tiefgreifenden Einwirkungen reichen offenbar die bei Witterungswechseln gewöhnlich eintretenden Änderungen der äußeren Bedingungen nicht aus. — Ich hatte stets den Eindruck, daß die stärkste Witterungsreaktion: das Geschlossen- und Kleinbleiben der Krone mit dem Zusammenneigen der Staubblätter nicht etwa durch Feuchtigkeit oder Kälte, sondern durch die bei Regenwetter eintretende starke Verminderung der Lichtintensität hervorgerufen wird.

Tiefgreifendere Einwirkungen liegen dann bei der Praeanthese, die S. 128 bereits besprochen wurde, vor. Diese Erscheinung kommt auch nur bei lange andauerndem trübem und kaltem Regenwetter vor. Wir fanden sie bei *Capsella bursa pastoris*, *Thlaspi rotundifolium* und bei *Draba aizoon*, *aizoides*, *ciliata* und *incana*. Auch bei den entsprechenden Angaben über *Cardamine hirsuta* und *trifolia* handelt es sich vielleicht um diese Erscheinungen.¹⁾ Wenn das Wetter andauernd kalt und sehr trübe bleibt, so verharren die Blüten dauernd im Zustande der Praeanthese oder der Kelch weicht nur ganz wenig mehr auseinander. Die Staubblätter beginnen dann in dem beschriebenen verkürzten und eingebogenen

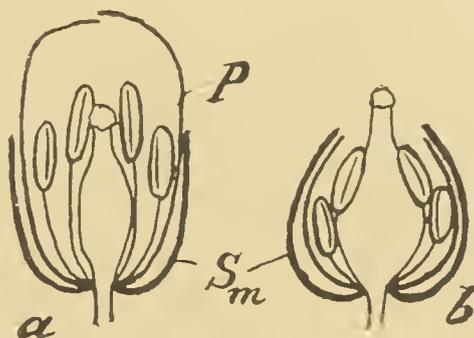


Abb. 49. *Capsella bursa pastoris*. a Normale Blüte am Ende von Ep. V.
b Blüte mit Praeanthese um dieselbe Zeit.

genen Zustande zu funktionieren oder bleiben auch ganz geschlossen und verquellen infolge der Benetzung. In der Regel aber und namentlich bei Eintritt besserer Witterung öffnen sich solche Blüten später doch noch, Krone und Staubfäden verlängern sich, so daß erstere die Größe normaler fast ganz erreichen und die Staubblätter spreizen und brechen auf.

Im Frühjahr und Sommer 1916 wurde diese Praeanthese bei andauernd trübem Regenwetter bei *Capsella bursa pastoris* neuerdings wiederholt beobachtet, und zwar an verschiedenen Thüringischen Standorten. Der Befund entsprach demjenigen Stägers, nur blieben die Blüten während der Praeanthese nicht ganz vollständig geschlossen, sondern die Krone ragte ganz wenig über den Kelch hervor. Die Blüten wurden nun mit normalen, d. h. während sonnigen Wetters aufgegangenen, welche diese Praeanthese nicht zeigten, verglichen. Auf Grund von Zeitmessungen von Beginn der Epoche IV ab wurde folgendes festgestellt: Es handelt sich bei dieser Praeanthese im Wesentlichen nicht etwa um eine

¹⁾ Nach CCS ebenso auch bei *Thlaspi rotundifolium*, *Draba lasiocarpa* Rchb., vielleicht auch bei *D. repens* Bieb. und *hirta* L.

Förderung des Stempels, sondern um eine Hemmung des Wachstums der Filamente und namentlich der Petalen und eine Entfaltungshemmung. Die beiden in unserer Abb. 49 dargestellten Blüten haben gleiches Alter, d. h. zu einer Zeit, wo die normale Blüte am Ende der Epoche V, also unmittelbar vor dem Entfalten steht, sind in der Blüte mit Praeanthese Petala und Filamente noch ganz kurz. Diese Hemmung des Kron- und Staubblattwachstums hat zur Folge, daß die Narbe sehr frühzeitig bloßgelegt wird, nämlich schon ungefähr um die Mitte der Epoche V, zu einer Zeit, wo diejenige der normalen Blüte noch ganz vom Krondach eingehüllt ist: Die Praeanthese umfaßt im Wesentlichen die Zeit der Epoche V, sie entsteht durch Bloßlegung der während dieser Zeit auch in normalen Blüten schon papillösen Narbe infolge Hemmung des Wachstums und der Entfaltung der Kronblätter und der Filamente. Immerhin zeigten die Blüten mit Praeanthese, wie unsere Abbildung erkennen läßt, auch einen absolut etwas längeren Stempel als die gleichaltrigen normalen Blüten, so daß also doch zugleich noch eine geringe Förderung des Stempels vorliegt.

Lokale Unterschiede im Blütenbau und im Verlauf der Anthese. Meldungen über lokale Blütenunterschiede der Cruciferen sind ganz besonders häufig. In den vorstehenden Einzelbeschreibungen finden sie sich bei *Erucastrum Pollichii* und *Sisymbrium officinale* (im Vergleich zu den entsprechenden Mitteilungen in Prinz. etc.), bei *Sinapis arvensis*, *Hugueninia tanacetifolia*, *Cardamine pratensis*, *trifolia* und *hirsuta*, *Dentaria digitata*, *Arabis albida*, *Biscutella laevigata*, *Capsella bursa pastoris*, *Thlaspi rotundifolium*, *Hutchinsia alpina*, *Alyssum saxatile* und *Lunaria rediviva*. Fast in allen Fällen, wo in Prinz. etc. und Arab. Beobachtungen von verschiedenen Standorten mitgeteilt sind, weichen die Befunde voneinander ab.¹⁾ Auch die in den Referaten von Knuth's Handbuch wiedergegebenen Beschreibungen unterscheiden sich in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger voneinander und von den in den Schriften des Verf. und in den neueren Arbeiten von Kirchner (50) und Stäger (103—108) mitgeteilten Befunden.

Diese Unterschiede betreffen nun nicht mehr bloß die Vorgänge während der Anthese, Zuwachs und Entfaltung der Blüten Teile sondern auch den Grad der Dichogamie und die Staubblatt-drehungen, dann aber besonders die eigentlich morphologischen Merkmale: den Grad der Medianhebung und den Nektarienbau, sowie die Blütengröße. Das sind Merkmale die an ein und demselben Standort auch bei wechselnder Witterung stets konstant bleiben. Alle Witterungseinflüsse, die wir im vorigen Abschnitt

¹⁾ Besonders starke lokale Unterschiede wurden in C. C. S. festgestellt bei *Nasturtium officinale* R. Br. und *Alyssum montanum*. in Prinz. etc. bei *Nasturtium officinale* und *Capsella bursa pastoris*, und in Arab. bei *Arabis bellidifolia* Jacq. und *arenosa* Scop., über die lokale Variabilität von *Lepidium* vgl. Thellung (107), von *Nasturtium palustre* vgl. Rickli (76), von *Arabis arenosa* vgl. Magnin (65), von *Capsella* vgl. Blaringhem und Vignier (6).

kennen lernten, bewegen sich jedenfalls in viel engeren Grenzen als die uns hier beschäftigenden lokalen Variationen. Dieser Umstand zusammen mit den verschiedenen Beobachtungen, die für Erbllichkeit der Standortsmerkmale sprechen ¹⁾, weist darauf hin, daß die letzteren größtenteils nicht im Verlaufe der beobachteten Generation durch äußere Einflüsse direkt entstanden sind, sondern bereits erblich fixierte Rassenmerkmale darstellen.

Auch die bei *Cardamine pratensis* und *Arabis albida* festgestellten heterostylen Formen dürften erblich fixiert sein. (Vgl. auch S. 130 u. 146.)

b. Künstlich hervorgerufene Änderungen.

Wenn wir von Versuchen wie denjenigen von Sachs (79) und Vöchting (110) über Lichtentzug, von Vöchting, Schwendener-Krabbe über die Einwirkung der Erdschwere, von Hansgirg (36, 37), Oltmanns, Pfeffer u. a. über die Beeinflussung des Öffnens und Schließens absehen, weil die eigentlich „blütenbiologischen“ Merkmale bei ihnen nicht verfolgt wurden, so lieferte Knuth die ersten, allerdings spärlichen Angaben über künstliche Beeinflussung zwittriger Blüten. ²⁾ Er beobachtete nämlich im Jahre 1894 (Handb. II. 2. S. 407) an Blüten, die sich an abgeschnittenen und im Zimmer ins Wasser gestellten Zweigen von *Butomus umbellatus* L. entwickelt hatten, besonders starke Autogamie durch Pollenfall; 1896 stellte er dann (Handb. II. 1. S. 458) fest, daß aus Knospen der *Parnassia palustris* L., die bekanntlich im Freien sehr stark protandrisch blüht, wenn dieselben auf gleiche Weise im Zimmer zum Aufblühen gebracht wurden, rein homogame Blüten hervorgingen, die überdies die Staubblätter nicht mehr langsam nacheinander, sondern gleichzeitig entwickelten.

In seiner ersten Schrift (CCS) hat sodann Verf. verschiedene Fälle von künstlicher Beeinflussung des Blühverlaufes, namentlich

¹⁾ In Arab. wurde für *Arabis alpina* festgestellt, daß die lokalen Formen scharf geschieden sind und einzelne Beobachtungen sprachen dafür, daß ihre Merkmale erblich sind: Ein Exemplar, das 1909 von der Sulzfluh in meinen Garten in Zürich verpflanzt worden war, zeigte im April 1911 denselben Blütenbau wie früher am ursprünglichen Standorte. Die Form α , deren Blüten 1904 im Albulagebiet gezeichnet wurden, glich der 1876 von Hermann Müller in derselben Gegend untersuchten Form λ so sehr, daß es zweifelhaft erschien, ob diese beiden Formen überhaupt zu trennen seien. Endlich zeigten die Blüten der beiden nächstbenachbarten Standorte (Sulzfluh und Schafberg bei St. Antönien-Graubünden) genau denselben Blüten- und Drüsenbau.

²⁾ Die Versuche über die Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses polygamer oder zur Polygamie neigender Pflanzen von Strasburger, Meehan, Ludwig, Correns (9) u. a. sind hier ebenfalls nicht berücksichtigt. Aus den spezifischen Wirkungen gewisser Agenzien auf polygame Gewächse dürfen wir jedenfalls nicht ohne Weiteres Schlüsse auf ihre Wirkung auf zwittrige Blüten ziehen, da diese weniger plastisch sind und vielleicht ganz anders reagieren (vgl. jedoch die Angaben von Correns (9), S. 143, über die Beeinflussbarkeit des Stempels von *Silene dichotoma*). Jedenfalls dürfte es sich, um den hier begonnenen Untersuchungen eine ungehemmte Entwicklung zu ermöglichen, empfehlen, vorerst noch keine Vergleiche mit jenen Versuchen zu ziehen.

bei Crassulaceen mitgeteilt.¹⁾ Das einfache Mittel des Abschneidens und Inwassertellens knospentragender Sprosse wendete neuerdings (1913) Stäger (106) auch bei *Geranium Robertianum* L. mit Erfolg an.

In diesem Zusammenhang müssen nun noch einige Freilandbeobachtungen von Abänderungen des Blühvorganges durch wechselnde Witterung erwähnt werden, trotzdem diese die Bezeichnung Experiment selbstverständlich nicht verdienen, da ihnen das Charakteristikum des Experiments, die willkürliche Wahl der Agenzien durch künstliche Vorrichtungen, fehlt. Solche Beobachtungen liegen vor allen Dingen in den seit 1902 erschienenen Schriften von A. Schulz (vgl. Anmerkg. 1 S. 148) sowie in CCS. vor.²⁾

Zu den wertvollsten Beiträgen dieser Art gehören die Schriften Stägers. Sie enthalten aber lediglich Beobachtungen von der Art der bisherigen: Wasserkulturen und Freilandbeobachtungen bei wechselnder Witterung. Dies gilt nicht nur von den in unserem speziellen Teil mehrfach zitierten Schriften Stägers, die Cruciferenbeobachtungen enthalten (103–105), sondern namentlich auch von seiner Schrift über *Geranium Robertianum* (106).

Hier muß nun ein Irrtum Stägers berichtigt werden, damit weiterhin keine Unklarheiten entstehen können. Der Autor erklärt nämlich in einer seiner neuesten Schriften (105), ich hätte in meinem Werk Prinz. etc. das „biologische Experiment“ gefordert und er hätte dasselbe in seiner Schrift über *Geranium Robertianum* zuerst angewendet. Nun befaßt sich das Werk Prinz. etc. gar nicht mit Beeinflussbarkeit der Blüten durch äußere Agenzien. Was ich dort forderte, nannte ich (S. 5) nicht „biologisches“ sondern „ökologisches“ Experiment. Ich verstand darunter Versuche, welche die Zweckmäßigkeit eines Merkmales nachweisen sollten. Solche Versuche, die mit dem hier behandelten Gegenstand gar nichts zu tun haben, hat, beiläufig gesagt, Stäger in der Tat zuerst ausgeführt (102), wie ich das auch in Prinz etc. bereits festgestellt habe. Die Versuche, die wir hier nun im Auge haben, könnte man im Gegensatz zu jenen physikalische oder

¹⁾ Abänderungen des Blühverlaufes durch Abschneiden und Inwassertellen knospentragender Sprosse von *Sedum Telephium* L., *S. Eversii* Led. und *Sempervivum globiferum* L., ferner durch Versetzen von *Sedum album* L. und durch Verdunkeln von *S. Fabaria* Koch.

In der Zusammenfassung des die Cruciferen behandelnden Teils von CCS. (S. 37 und 38) wurden Witterungseinflüsse und lokale Abänderungen nicht getrennt. Darum gelangte ich dort zu der Vorstellung, daß die Cruciferenblüten überhaupt sehr abänderungsfähig seien, was nach S. 162 der vorliegenden Schrift in diesem Maße nicht zutrifft. — Die Einzelbeschreibungen jener ersten Arbeit (CCS) haben ihren Wert als Beiträge zur Kenntnis der feineren Blühvorgänge bei den Cruciferen unvermindert bewahrt, die Schlußfolgerungen aber kann ich heute nur noch teilweise unterschreiben. Einmal wegen der erwähnten Vermischung von induzierten Abänderungen mit Standortsunterschieden. Dann aber auch wegen des teleologischen Standpunktes, von dem aus jene Folgerungen gezogen wurden. — Beide Mängel haften übrigens auch den sonst so wertvollen Untersuchungen Stägers an.

²⁾ *Sedum alpestre* (S. 44) und *Sempervivum Wulfeni* (S. 55).

physiologische Blütenexperimente nennen. Daß Stäger für diese Versuche die Priorität nicht gebührt, geht aus den obigen historischen Mitteilungen hervor.

In den letzten Jahren habe ich nun weitere derartige physikalische Experimente an Cruciferenblüten ausgeführt. Wenn bei ihnen auch die zur Einwirkung gelangten Agenzien noch nicht völlig eindeutig bestimmt sind, so dürften diese Versuche doch den bisherigen und den vorliegenden Freilandbeobachtungen gegenüber einen erheblichen Fortschritt darstellen.

Cardamine pratensis L. An dieser Art wurden im Frühjahr 1911 die ersten einfachen Versuche ausgeführt. Das Material stammte vom „Rigiblick“-Zürich IV.

Zunächst wurden, um überhaupt eine Vorstellung von der Beeinflußbarkeit der Blüten zu gewinnen, abgeschnittene knospentragende Stengel ins Wasser gestellt. Die betreffenden Wassergläser standen neben den Kontrollpflanzen im Freien. — Die Blüten zeigten anfänglich keine Veränderungen. Erst die letzten, die sich an diesen abgeschnittenen Zweigen überhaupt noch öffneten, hatten verkürzte Stempel, die den Kelch nur wenig überragten.

Gleichzeitig wurden einzelne Topfexemplare von der Zeit der Blütenanlage an sehr feucht, andere sehr trocken gehalten. Mehrere Stöcke gingen ein. Soweit sich aber Blüten entwickelten, konnte kein Einfluß auf ihren Bau und ihre Funktion festgestellt werden.

Sodann wurden einzelne Topfexemplare mit Glasglocken bedeckt und zwar am natürlichen Standort, sodaß also die Versuchspflanzen mitten unter den Kontrollpflanzen standen. Die Glasglocken mußten hie und da gelüftet und zur Zeit der stärksten Sonnenbestrahlung ganz wenig beschattet werden, weil die Blüten sonst leicht geschädigt wurden. Trotzdem stieg die Temperatur im Innern der Glasglocke bis auf 35° C. Nachts wurde der ganze Apparat auf einen angewärmten Ofen gestellt, sodaß die Temperatur nie unter 20° C sank. An der Innenwand der Glasglocke war ein Filtrierpapierstreifen festgeklebt, der sich aus einem Teller, in dem Topf und Glasglocke standen, voll Wasser saugen konnte, sodaß die Luft unter der Glocke ständig mit Wasserdampf gesättigt war. Die Blüten dieser Stöcke öffneten sich zeitiger als normale, sodaß die Epoche V zu Gunsten der eigentlichen Anthese verkürzt war. Die Petalen falteten sich sehr scharf um und hatten ein auffallend frisches, turgeszentes Aussehen, waren aber verblaßt. Die Narbenpapillen bildeten sich trotz des frühzeitigen Beginnes der Anthese ebenso lange vor dem Öffnen wie in normalen Blüten, waren also zeitlich gefördert. Der Stempel war kräftiger, anfangs auch etwas länger als in normalen Blüten. Die Staubblätter hatten normale Länge, sie öffneten sich erst einige Zeit nach dem Entfalten, aber nur darum, weil dieses, wie bereits gemeldet, zeitlich vorgerückt war, sodaß also die Blüten etwas protogynisch dichogam waren. Am Schluß der Anthese verhielten sie sich wie normale, nur wurde Postanthese in allen festgestellt.

Einzelne Stöcke wurden unter übrigens möglichst normalen

Bedingungen im Dunkelschrank zum Blühen gebracht. Die Petala blieben anfangs halb, bei den später aufgegangenen Blüten ganz geschlossen. Sie wurden auch immer kleiner. Die anfangs ziemlich dunkle Blütenfarbe war schon bei den ersten Blüten heller, verblaßte dann aber nur langsam weiter bis zu völligem Weiß. Der Stempel zeigte in den ersten und folgenden Blüten normale Entwicklung, erst zuletzt wurde er merklich kürzer und erreichte in den letzten Blüten, die überhaupt noch zur Entwicklung gelangten, nicht einmal mehr die Länge des Kelches.

Weitere Versuche an *Cardamine pratensis* wurden im April und Mai 1916 ausgeführt. Die verwendeten Topfexemplare waren in Gundorf bei Leipzig ausgegraben worden. An diesem ursprünglichen Standort zeigten die Blüten der verschiedenen Stöcke keine bemerkbaren Abweichungen voneinander. Die Töpfe wurden auf die Mauerbrüstungen verschiedener Fenster im zweiten Stockwerk wo sie also von Bäumen nicht mehr beschattet waren, gestellt. Anordnung und Ergebnisse der Versuche gehen im Übrigen aus der nachfolgenden Zusammenstellung hervor.

| | Reihenfolge des Aufblühens der Stöcke | Blütenfarbe | Länge der ausgewachs. Kronblätt. in mm | Stellung und Entfaltung der Kronblätter | Staubblätter | Stempel |
|---|---------------------------------------|---------------|---|---|--|---|
| 1. W.-Fenster, von 12 h an direkte Sonne (2 Töpfe) | 1 Blühen sehr rasch auf | Dunkelviolett | 11—14 | sehr scharf gefaltet (Platte senkrecht zur Längsachse der Blüte) | normal*) | normal |
| 2. Von demselben W.-Fenster 2 m entfernt, keine direkte Sonne (3 Töpfe) | 2 | klein | 10—11 anfangs sehr klein, Griff. ragt währ. der Epoche V a.d.Knosp. hervor | Während der Praeanthese aufrecht, später etwas geöffnet, schief aufrecht, nicht umgefaltet | normal | normal |
| 3. O.-Fenster, direkte Sonne bis 11 h (3 Töpfe) | 3 | Hellviolett | 15—17 | Weniger scharf umgefaltet als bei 1 | normal | normal |
| 4. Von demselben O.-Fenster 2 m entfernt, keine direkte Sonne, noch weniger Licht als 2 (3 Töpfe) | 4 | weiß | 10—11 | Nicht umgefaltet, schief aufrecht bis halb geschlossen. Die letzten Blüten öffnen sich nicht mehr | Normal. Nur in den späteren u. letzten Blüten bleiben d. Antheren geschloss. | Normal. Nur in den letzten Blüten verkürzt od. normal reifend |

*) d. h. mit den gleichzeitig zur Kontrolle beobachteten Freilandpflanzen übereinstimmend.

Bei Versuch 2 war also Praeanthese eingetreten und zwar lediglich durch Hemmung der Krone ohne Beeinflussung des Stem-

pels und auch ohne Verkürzung der Stamina. Der Stempel überragt ja die Stamina auch in normalen Blüten während der Epoche V (vgl. Diagramm von *Cardamine* S. 77), so daß das charakteristische Bild der Praeanthese: das starke Hervorragen des Stempels über Kron- und Staubblätter auch ohne Hemmung der letzteren möglich ist. Die Blüten des Versuches 2 öffneten sich also nach der Praeanthese nur ganz wenig. Hier wie bei Versuch 4 stäubten die Stamina in halb geschlossener Blüte zu normaler Zeit. Auffallend ist, daß bei Versuch 4 zwar die Krone auch stark gehemmt wurde, eine eigentliche Praeanthese aber doch nicht eintrat, trotzdem die Beleuchtungsstärke noch geringer war als bei 2.

Capsella bursa pastoris. Die Versuche wurden im Mai und Juni 1916 an Material von der Umgebung des Völkerschlachtdenkmal in Leipzig ausgeführt. Die Bedingungen: niedrige, mittlere und hohe Temperatur resp. Feuchtigkeit der Luft wurden in allen möglichen Kombinationen zur Einwirkung gebracht, also

| | T | F |
|------------|---|---|
| Versuch 1) | n | n |
| 2) | n | m |
| 3) | n | h |
| 4) | m | n |
| 5) | m | m |
| 6) | m | h |
| 7) | h | n |
| 8) | h | m |
| 9) | h | h |

wobei T - Temperatur, F - Feuchtigkeit, n - niedrige, m - mittlere, h - hohe Temperatur resp. Feuchtigkeit bedeutet.

Zur Ausführung diente der in Abb. 50 dargestellte Apparat. Der obere Teil desselben ist ein doppelwandiger Glaskasten mit Holzrahmengestell. Er ist vom untern, einem doppelwandigen Zinkblechgefäß, abhebbar. Durch Öffnen des Korkpfropfens L und des Türchens T kann gelüftet werden. Wenn sich die Glaswände beschlagen, erfolgt das Ablesen des Hygrometers H durch Öffnen des Türchens. Das Stabthermometer Th ist in dem Korkpfropfen, durch den es geführt ist, verschiebbar, sodaß es hoch und tief gestellt werden kann. — Zur Erzeugung niedriger Temperatur wurde der Raum zwischen den Wänden der Blechwanne mit geschrotetem Eis und Eiswasser gefüllt; von Zeit zu Zeit wurde die Füllung durch die Abflußöffnung A entfernt und bei der Füllöffnung F ersetzt. In die an der Decke des Glaskastens angebrachte Schale kam ein Kältegemisch KM aus Eis und Kochsalz. Fil sind Filzunterlagen zur Verhinderung einer allzu starken Abkühlung der Wurzeln durch Leitung. — Zur Erzeugung hoher Temperaturen wurde die auf Backsteinen ruhende Blechwanne von unten erwärmt. — Wenn man die zweite, an der Decke des Glaskastens hängende Schale und, falls nötig, auch die auf dem Boden der Blechwanne stehende Schale ganz mit getrockneten Holzspänen oder Chlorcalcium (Trockengemisch TM) füllt und eine allzu starke

Wasserdampfabgabe aus der feuchten Erde der Töpfe durch Aufsetzen von Filzplatten verhindert, so erhält man mittlere Feuchtigkeitsgrade von 50—75%. — Um größere Feuchtigkeiten zu erhalten, ersetzt man die Trockenmischung durch feuchte Schwämme und besprengt die Innenwände des Glaskastens durch

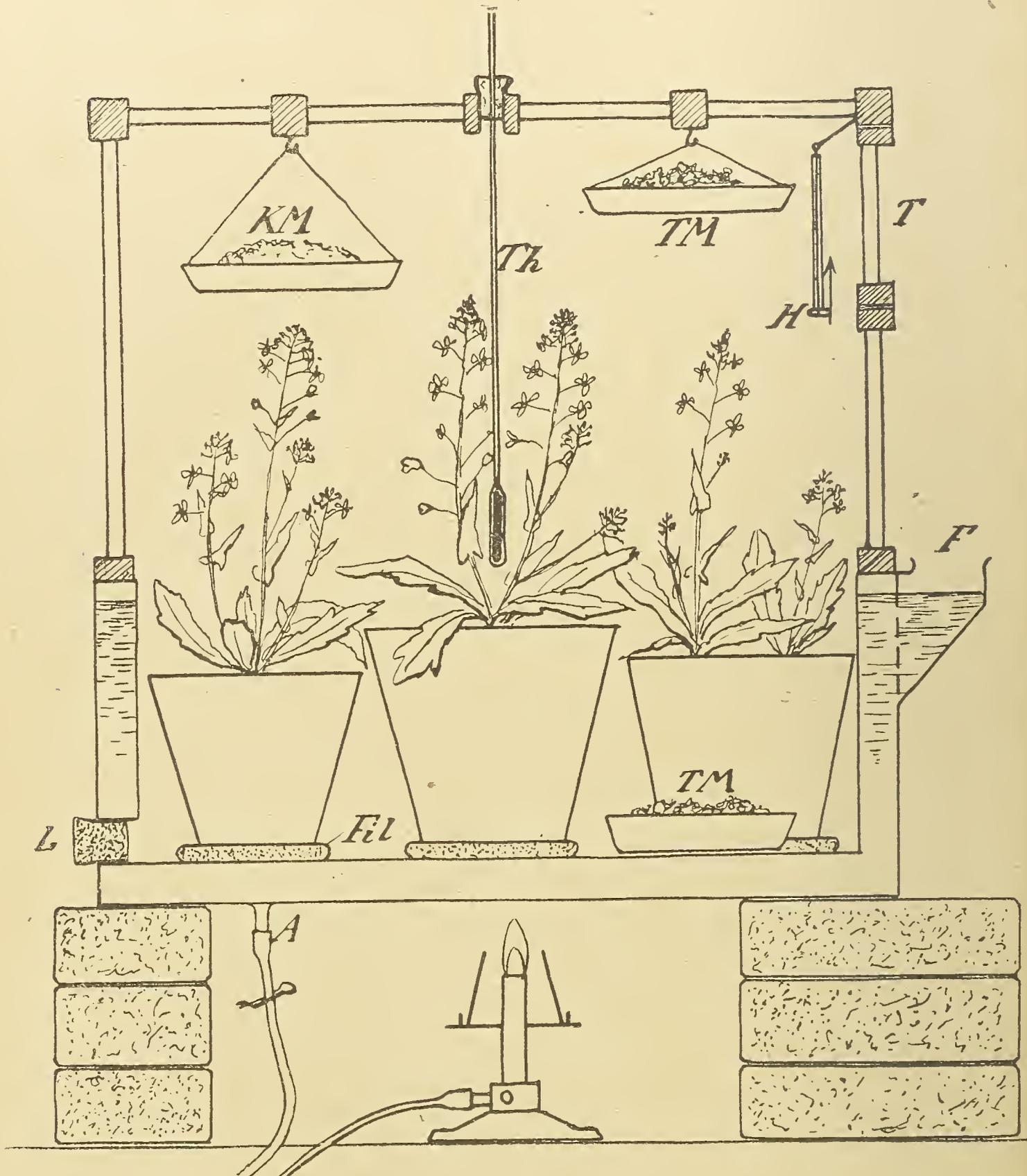


Abb. 50. Apparat zur willkürlichen Beeinflussung von Blüten durch Temperatur und Feuchtigkeit der Luft. Erklärung im Text.

das Türchen mit einem Zerstäuber von Zeit zu Zeit mit Wasser. Für niedrige Feuchtigkeiten eignet sich dieser Apparat nicht, weil die Erde der Pflanzentöpfe doch zu viel Wasserdampf abgibt und der Luftraum auch zu groß ist. Für diese Zwecke wurde daher der in Abb. dargestellte kleinere Apparat verwendet, der allerdings

nur eine Topfpflanze zu beobachten gestattet und weniger bequem zu handhaben ist. Ich verwendete hier überdies, um die Luft durch Transpiration aus den oberirdischen Teilen der Pflanze nicht zu sehr zu befeuchten, möglichst schwach beblätterte Versuchspflanzen. Durch eine Öffnung im Boden der Blechwanne wurden die oberirdischen Teile derselben durchgeführt, die Öffnung nachher mit Baumwollwatte gut verschlossen. Der obere Teil des Appa-

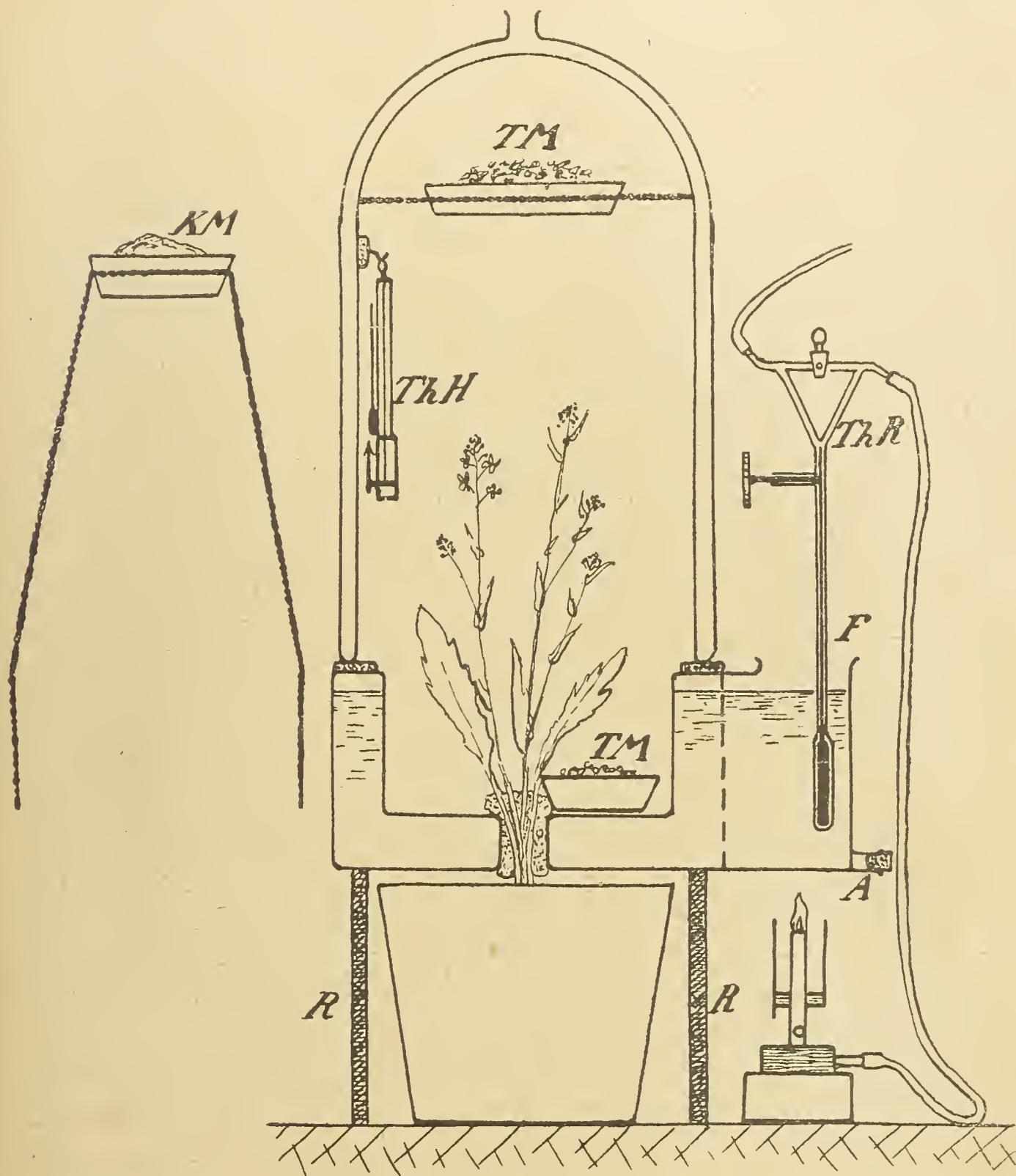


Abb. 51. Apparat zur willkürlichen Beeinflussung von Blüten durch Temperatur und Feuchtigkeit der Luft. Erklärung im Text.

rates ist eine doppelwandige Glasglocke. Die Erwärmung erfolgte durch einen Mikrobrenner; zur Konstanthaltung der Temperatur erwies sich in diesem Falle wegen der geringen Menge des Heizwassers ein Thermoregulator als wünschenswert. — Zur Erzeugung niedriger Temperatur wurde die Blechwanne wie beim vo-

rigen Apparat gekühlt und außerdem eine Schale mit Eis-Kochsalz-Kältemischung auf einen hohen Dreifuß dicht unter die obere Chlorcalciumschale gebracht. — Zur Austrocknung wurde hier ganz frisches, öfter gewechseltes Chlorcalcium verwendet. — Die Erde in den Töpfen wurde bei diesen Versuchen, wie auch bei den vorigen, mäßig feucht gehalten.

Der größere Apparat wurde für die Versuche 2, 3, 8, 9 verwendet, ebenso für Versuch 6, jedoch wurde in diesem Falle die Blechwanne weggelassen, also Glasgehäuse und Versuchspflanze direkt auf den Tisch gestellt. Versuch 1 und 7 wurden mit dem kleineren Apparat, Versuch 4 ebenfalls mit diesem, jedoch ohne die Blechwanne ausgeführt.

Da im größeren Apparat auch die Töpfe mit Erde und Wurzelwerk unter der Einwirkung der betreffenden Agenzien standen, wurde einer dieser Versuche, nämlich Versuch 9, auch noch einmal im kleineren Apparat ausgeführt. Das Ergebnis unterschied sich nicht merklich von dem im größeren Apparat erzielten, was mit den vorhin (S. 146) mitgeteilten, an *Cardamine* gemachten Erfahrungen über die geringe Einwirkung der Bodenfaktoren übereinstimmt.

Die Versuche wurden auf einer Nordost-Veranda ausgeführt. Die direkte Sonne fiel nur morgens etwa eine halbe Stunde auf die Apparate. Bei Versuch 1—3 wurden die Apparate ganz gegen direkte Bestrahlung geschützt. Während des ganzen Tages aber waren die Versuchspflanzen kräftigem diffusem Tageslicht ausgesetzt. Unter T_m und F_m verstehen wir die um diese Jahreszeit im Freien herrschenden Bedingungen. Es ergaben die alle zwei Stunden vorgenommenen Messungen folgende Werte:

| T (in ° C) | F (Feuchtigkeitsgrad, d. h. Feuchtigkeitsgehalt in % der Sättigungsmenge) |
|--|---|
| n = 4—8 | n = 20—33 |
| m = ca. 15 | m = 50—75 |
| h = 28—36 (im kleineren Apparat konstant 28) | h = 97—100 |

Sämtliche Versuche begannen, wenn noch alle Blüten geschlossen, die frühesten am Ende der Epoche V angekommen waren. Die Einwirkungen waren bei den zuerst aufgegangenen Blüten gering, bei den folgenden immer stärker. — Die Ergebnisse waren folgende:

Versuch 1. $T_n F_n$. Nur etwa die Hälfte der vorhandenen Knospen gelangten, sehr stark verzögert, zur Entwicklung. Die anderen starben ab. Anthese stark verkürzt. Krone nur wenig geöffnet. Alle Blütenteile, namentlich die Petalen, waren kleiner als normal. Nur die Staubblätter waren recht lang, die Beutel der inneren meist deutlich gedreht. Die Antheren öffneten sich unmittelbar beim Entfalten der Krone, schließlich schon in der Knospe.

Versuch 2. $T_n F_m$. Blüten der Stöcke verzögert. Ebenfalls kleine Blüten. Krone nicht ganz geöffnet. Staubblätter nicht

verlängert und nicht gedreht. Zeitliches Verhältnis der Staubblätter und Stempel normal.

Versuch 3. T n und F h. Das Blühen der Stöcke war ebenfalls stark verzögert. Die letzten Blüten starben ab. Die Anthese war etwas verlängert. Blütengröße geringer als normal. Die Stempel waren auffallend kräftig und frühzeitig entwickelt, sodaß sie, trotzdem die Petala im Wachstum nicht zurückblieben (wie bei der Praeanthese, vgl. S. 149), die Knospen durchbrachen. Die Staubblätter blieben immer etwas kürzer als in normalen Blüten und begannen namentlich viel später zu funktionieren, so daß die Blüten stark protogynisch dichogam waren, in den letzten Blüten öffneten sich die Beutel gar nicht mehr. Keine Staubblatt-drehung.

Versuch 4. T m F n. Die Anthese war stark verkürzt. Petalen etwas kleiner als in normalen Blüten. Die Staubbeutel entließen auch in diesem Falle den Pollen früher als in normalen Blüten. Äußere Staubblätter fast gleich lang wie die inneren. Die letzteren zeigten schwache Drehungen. Sonst normal.

Versuch 5. T m F m. In diesem Falle wie in allen folgenden hatten die Blüten normale Größe. Sie verhielten sich in diesem Falle auch sonst wie normale, d. h. wie die zur Kontrolle gleichzeitig untersuchten Blüten der Freilandpflanzen.

Versuch 6. T m F h. Die Anthese war beträchtlich, meist auf die doppelte Zeit verlängert. Petala stark verlängert. Die Stempel sahen, ähnlich wie bei Versuch 3, überernährt aus und waren ebenfalls frühzeitiger papillös als in normalen Blüten. Die Staubblätter öffneten sich eher noch später, sehr oft gar nicht mehr, waren aber kaum verkürzt. Übrige Merkmale normal.

Versuch 7. T h F n. Nur die ersten Blüten gelangten zur Entwicklung. Die Anthese verlief sehr rasch. Die Staubblätter waren relativ lang und zeigten starke Drehungen. Das Stäuben war sehr stark beschleunigt: es begann schon in jüngeren Knospen, sogar vor dem Reifen der Narbe. Im übrigen keine Veränderungen.

Versuch 8. T h F n. Petala etwas größer als normal. Innere und äußere Stamina begannen gleichzeitig zu stäuben und zwar meist schon vor dem Entfalten der Krone. Der Pollen fiel bald ab, so daß die ganze Anthese etwas verkürzt war. Einige der letzten Blüten gelangten nicht mehr zur Entwicklung.

Versuch 9. T h und F h. Die späteren Blüten gelangten alle nicht mehr zur Entwicklung. Die Anthese, namentlich die Funktion der Staubblätter, dauerte länger als in normalen Blüten, da der Staub lange Zeit in dichten Haufen an den Pollenfächern haften blieb. Das Stäuben setzte aber zu gleicher Zeit ein wie in normalen Blüten. Die Narbe wurde schon in sehr jungen Knospen reif. Der Stempel war von Anfang an länger und stärker. In einzelnen Blüten war der letztgenannte Unterschied sehr beträchtlich. Kronblätter auffallend turgeszent und scharf gefaltet.

Bei Versuch 7—9 war das Blühen der Stöcke mehr oder weniger stark beschleunigt.

Unter Anthese (Epoche VI) ist auch hier (vgl. S. 74) stets die Zeit bis zur Entleerung des letzten Staubes verstanden.

Die Erscheinungen der Postanthese: Nachstreckung des Stempels und Überleben der Narbe, wurden in den meisten Fällen beobachtet. Vereinzelt Blüten setzten Früchte an, die aber, da die Stöcke durch die Versuche stark gelitten hatten, bald abfielen. Die gleichzeitig im Freien beobachteten Kontrollblüten verhielten sich wie die 1914 untersuchten (vgl. S. 111), nur waren die inneren Staubblätter zuletzt fast immer von gleicher Länge wie der Stempel. Die Petala waren bei kräftigem diffusem Tageslicht kräftig gespreizt, aber nicht scharf umgefaltet.

Die Blüten von *Capsella* sind jedenfalls stärker beeinflussbar als diejenigen von *Cardamine*. Niedrige Temperatur hemmt vor allem die Entwicklung, hält also das Blühen zurück und verlängert das Knospenleben. Sie hat ferner Kleinbleiben sämtlicher Blütenteile, namentlich der Petalen zur Folge und verringert auch den Grad des Öffnens. Sie wirkt aber nicht so stark in diesem Sinne auf die Krone ein wie Lichtentzug. Hohe Temperatur beschleunigt das Blühen der Stöcke. — Das Stäuben und damit die ganze Dauer der Anthese wird durch Lufttrockenheit etwas verkürzt, durch Feuchtigkeit stark verlängert. Feuchtigkeit bewirkt, ähnlich wie bei *Cardamine*, scharfes Umfalten der Petala.

Von besonderem Interesse sind die Einwirkungen auf Stempel und Staubblätter, weil diese Blütenteile durch die schwächeren Einwirkungen des natürlichen Witterungswechsels, wie wir oben gesehen haben, kaum beeinflusst werden. Förderung und Hemmung der Entwicklung, also der Reifezeit und des Wachstums der beiden Organe lassen sich nach unseren Versuchen nicht trennen. Bei den Staubblättern wird mehr die Reifezeit, beim Stempel mehr die Länge und Dicke des Organs beeinflusst. Bezeichnen wir die in diesem Sinne verstandene Förderung mit + (sehr starke Förderung mit ++), Hemmung mit —, so gelangen wir zu folgendem Ergebnis:

| | | T | F | ♂ | ♀ |
|---------|---|---|---|----|---|
| Versuch | 1 | n | n | + | 0 |
| | 2 | n | m | 0 | 0 |
| | 3 | n | h | — | + |
| | 4 | m | n | + | 0 |
| | 5 | m | m | 0 | 0 |
| | 6 | m | h | — | + |
| | 7 | h | n | ++ | 0 |
| | 8 | h | m | + | 0 |
| | 9 | h | h | 0 | + |

Aubrieta purpurea. Versuche mit hoher Feuchtigkeit und Temperatur nach Art der gleichzeitig an *Cardamine pratensis* ausgeführten ergaben sehr geringe Einwirkungen, die kaum stärker waren als die geringen individuellen Abänderungen der Stöcke, die aus Samen gemischter Herkunft gezogen worden waren.

Cheiranthus maritimus. Auch an dieser Pflanze wurden gleichzeitig wie an voriger ähnliche Versuche ausgeführt. Versuchs- und Kontrollpflanzen waren hier aus Samen derselben Mutterpflanze hervorgegangen und zeigten sehr geringe individuelle blütenbiologische Variation. Trotzdem konnte auch hier kein Einfluß der zur Einwirkung gebrachten Agenzien festgestellt werden. Nur die Blütenfarbe verblaßte trotz normaler Belichtung etwas.¹⁾

Matthiola incana. Auch hier wurden, und zwar Ende April 1912, Versuche wie bei voriger Art ausgeführt, die ebenfalls ergebnislos blieben.

Cheiranthus cheiri. Topfexemplare dieser Spezies wurden im Mai 1915, als die frühesten Blüten sich etwa in der Entwicklungsepoche IV befanden, in eine halbdunkle Ecke eines einfenstrigen Nordzimmers gebracht. Die wenigen Blüten, die sich entwickelten, zeigten auffallend kräftige, namentlich längere Stempel mit sehr starken Papillen. Die Petala waren etwas kleiner als normal und öffneten sich nicht völlig. Ihr kräftiges Karminrot war schon in den ersten Blüten einer blaßgelben Färbung gewichen. Als ich die Stöcke, nachdem sie längere Zeit an der beschriebenen Stelle geblieben, wieder in den Garten ans volle Sonnenlicht verbrachte, waren die ersten alsdann aufgehenden Blüten sofort wieder gefärbt, aber nicht karminrot wie die früheren, sondern leuchtend zinnoberrot. Die erwähnte Förderung des Stempels behielten sie bei.

Die Erde von Topfpflanzen derselben Art wurde sehr trocken resp. feucht gehalten. Diese Einflüsse blieben ganz wirkungslos.

Crambe cordifolia. Im Juni 1915 wurden abgeschnittene Blütenzweige im Garten in Wasser gestellt. Zuerst etwas längere und früher reifende Stempel. Die zuletzt zur Entfaltung gelangten Blüten zeigten diese Förderung des Stempels nicht mehr, dafür etwas verkürzte Kron- und Staubblätter. Die Belichtung war nicht schwächer als in den gleichzeitig untersuchten Kontrollblüten.

Es wurden ferner einzelne Zweige der Blütenstände bis zur Grenze des Möglichen tortiert, um den Saftstrom zu den Blüten zu ändern. Keine Wirkung. Auch das Abschneiden des größten Teils der Infloreszenz hatte auf das Blühen der wenigen übriggebliebenen Blüten keinen Einfluß.

Im Juni 1916 wurden Zweigstücke mit wenig entwickelten Knospen (Epoche II—III) ca. 10 Stunden in Kochsalzlösung gebadet. Keine Einwirkung auf die später sich entfaltenden Blüten.

c. Zusammenfassung: Die Beeinflußbarkeit der Cruciferenblüten.

1. Die im vorigen Abschnitt *b* mitgeteilten Experimente ergeben, sowohl untereinander als auch mit den Freilandbeobachtun-

¹⁾ Vgl. die entsprechende Angabe bei *Cardamine*. Der Einfluß anderer Faktoren als des Lichtes auf die Blütenfarbe wurde hier nicht weiter berücksichtigt, vgl. darüber Goebel (25), S. 126 u. f., (23) S. 728, (24) S. 775 und Klebs (54).

gen des vorangegangenen Abschnittes a verglichen, im Wesentlichen völlig gleichsinnige Resultate.

2. Die Beeinflußbarkeit der Cruciferenblüten durch äußere Faktoren ist ziemlich eng begrenzt. Schon die Versuche mit abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Blütenzweigen bestätigten das. Sie hatten zwar im Gegensatz zu den entsprechenden Versuchen an *Ribes* (Verf. 35) einige Wirkung, doch war dieselbe bedeutend schwächere als bei den Crassulaceen, über die ich an einigen Stellen von C. C. S. ¹⁾ berichtete. Neuerdings habe ich übrigens weitere derartige Versuche an Crassulaceen, ferner an kleinblütigen *Campanul*arten und an Compositen ausgeführt und selbst bei den beiden letzteren noch eine bedeutend größere Plastizität festgestellt, als bei den Cruciferen: ²⁾ Sogar die protandrischen Einzelblüten der mächtigen Sonnenblumenscheibe werden, wenn man letztere ins Wasser stellt, homogam bis protogynisch dichogam.

3. Alle künstlich erzielbaren Abänderungen betreffen nur die Blühzeit und Funktionsdauer der Fortpflanzungsorgane. Die morphologischen Verhältnisse, wie Medianhebung und Drüsenbau usw., bleiben unverändert. Die Effekte bleiben also immer noch hinter manchen Abänderungen, die oben als lokale Unterschiede festgestellt wurden, zurück. Dies beweist neuerdings, daß letztere größtenteils erblich fixierte Rassemerkmale sind.

4. Am größten ist die Empfindlichkeit bei allotropen Formen, geringer bei hemitropen, am geringsten bei eutropen (vgl. S. 148).

5. Mangelhafte Ernährung (steriler Boden, Erstlings- und Letztlingsblüten usw.) hatte im Freien spezifischen Einfluß (Verkümmern der Stamina, namentlich der äußeren), künstliche Veränderung der Bodenbeschaffenheit war dagegen ohne Wirkung. Bodenfaktoren wirken also offenbar schwächer als die direkt an der Blüte angreifenden Kräfte (Belichtung, Temperatur und Feuchtigkeit der Luft.) Darum waren wohl auch die Ergebnisse der intensivsten Eingriffs, des Abschneidens und Inwasserstellens knospentragender Sprosse so gering.

6) Die augenfälligste Wirkung hat der Belichtungswechsel. Er wirkt jedoch bei den Cruciferen, ebenso wie nach Stäger (106, S. 15) auch bei *Geranium Robertianum*, nur auf Krone und Staubblätter, indem Lichtentzug Verkleinerung der Petala und geringeres Spreizen der Kron- und Staubblätter nebst Verblässen der Blütenfarbe bewirkte. Die blütenbiologisch wichtigsten Vorgänge, die Reifungszeit der Fortpflanzungsorgane und den Grad der Dichogamie beeinflußt dieser Faktor im Allgemeinen nicht (vgl. hier-

¹⁾ Vgl. Anmerkg. 1 auf S. 152 dieser Schrift.

²⁾ Die Blüten sind bei den Phänerogamen überhaupt bekanntlich weniger variabel als die Vegetationsorgane, vgl. Goebel (26) S. 125. Um so auffallender sind die sehr starken Unterschiede in der Dichogamie zwischen den einzelnen Blüten derselben Infloreszenz, wie sie Verf. (29) bei den Dipsaceen festgestellt hat. Doch handelt es sich hier ebenso wie bei Umbelliferen und bei manchen Sileneen und Labiaten um Pflanzen, die zur Polygamie neigen; vgl. hierüber Anmerk. auf S. 152, Anm. 2.

über insbesondere die Beobachtungen und Versuche an *Cardamine pratensis* S. 100 und 153.) Nur bei *Cheiranthus cheiri* hatte Verdunklung eine Vergrößerung des Stempels zur Folge. ¹⁾

7. Stäger stellt (106, S. 15) als Ergebnis seiner Versuche an *Geranium Robertianum* fest, „daß relativ hohe Temperaturen mit geringem Feuchtigkeitsgehalt der Luft das frühe Stäuben der Antheren veranlassen, während relativ niedrige Temperaturen mit hohem Prozentsatz an Luftfeuchtigkeit das Stäuben der Antheren (oft um Tage) verzögern, das Wachstum der Narbenschkel aber begünstigen.“ Dieses Resultat trifft, wie aus unserer obigen Zusammenstellung der Versuchsergebnisse an *Capsella bursa pastoris* hervorgeht, im allgemeinen auch für diese zu. Im einzelnen aber dürften die Verhältnisse für die Cruciferen doch komplizierter sein, als dies Stäger für *Geranium Robertianum* annimmt. Vorausgesetzt, daß das Resultat gleichzeitiger Einwirkung von Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit einfach durch Summierung ihrer Einzelwirkungen zustande kommt, daß also fördernde Wirkung des einen dieser Faktoren und hemmende Wirkung des andern zusammen die Wirkung 0 ergeben, so würden aus unserer obigen Zusammenfassung der Versuche an *Capsella* die folgenden Einzelwirkungen von Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit hervorgehen:

| | | | |
|---|---|---|---|
| | | ♂ | ♀ |
| T | n | 0 | 0 |
| „ | m | 0 | 0 |
| „ | h | + | 0 |
| F | n | + | 0 |
| „ | m | 0 | 0 |
| „ | h | — | + |

Über die Einwirkung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Blühzeit der Stöcke, auf die Dauer der Anthese und auf Größe und Öffnungsgrad der Krone vgl. oben (S. 148).

8. Temperatur und Feuchtigkeit der Luft wirken erst, wenn sie hoch dosiert angewendet werden, wie dies unter natürlichen Verhältnissen in der Regel nicht mehr vorkommt. Darum finden wir die charakteristischen Wirkungen dieser Agenzien nur bei vereinzelten Freilandbeobachtungen, wo offenbar tieferegreifende Witterungseinflüsse vorliegen.

Es sind dies die Beobachtungen an *Biscutella laevigata*, die oben (S. 147) zunächst zurückgestellt wurden. Sie stimmen mit den *Capsella*-Versuchen überein, wenn man annimmt, daß bei ihnen niedrige Temperatur und niedrige Feuchtigkeit vorlagen (Versuch 1). Ersteres ist sicher, letzteres sehr wohl möglich, die *Biscutella*-Pflanzen hatten nämlich vorher tagelang im Regen gestanden und wurden nun sofort nach Eintritt besserer Witterung, bei stark windigem Wetter, wieder beobachtet. Die Luftfeuchtigkeit war somit, namentlich im Vergleich zur unmittelbar vorangegangenen

¹⁾ Vöchting stellte (110) fest, daß Lichtentzug bei *Mimulus Tilingi* die Staubblätter stärker beeinflußt als den Stempel.

Zeit, sicher recht niedrig. Bestimmte Angaben hierüber liegen aber nicht vor und so können diese Einflüsse, ebenso wie die ähnlichen, oben ebenfalls zurückgestellten Angaben Stägers über Witterungseinflüsse auf *Capsella* und *Draba aizoides* nicht genau bestimmt werden. Jedenfalls liegen hier, im Gegensatz zu den übrigen Witterungsvariationen der Cruciferenblüten, die so sehr viel häufiger sind, nicht Belichtungseinflüsse vor, sondern es dürfte sich namentlich um Einwirkung der Temperatur und Feuchtigkeit der Luft handeln, die in diesem Falle das Maß des Gewöhnlichen überschreiten.

Auch die Erscheinung der Praeanthese kann durch Lichteinfluß allein nicht erklärt werden. Sie besteht zwar hauptsächlich in einer Wachstums- und Entfaltungshemmung der Krone, die eine Folge der Verdunklung ist. Aber bei den Freilandbeobachtungen wurde auch eine Verkürzung der Filamente und eine geringe Förderung des Stempels festgestellt. Das würde genau dem *Capsella*-Versuch 3 entsprechen, und tatsächlich sind auch die Witterungsverhältnisse, unter denen die Praeanthese im Freien beobachtet wurde, diejenigen des *Capsella*-Versuchs 3, nur daß bei der Praeanthese eben Verdunklung hinzukommt.

d. Über den Anteil der äußeren Einflüsse im Entstehen der jahreszeitlichen und lokalen Unterschiede.

Die Einflüsse der Witterung sind ja im allgemeinen geringer und vor allem weniger andauernd, als die bei unseren künstlichen Versuchen zur Anwendung gebrachten. Immerhin sinkt z. B. nach Föhnsturm nach Christ (8, S. 125) in den nördlichen Alpentälern der Feuchtigkeitsgrad von 70—80 bis auf 24%. Es wäre zu untersuchen, ob Blüten, die während Föhnperioden aufbrechen, Abänderungen zeigen.

Andauernd und während viel längeren Zeiträumen wirken dagegen die jahreszeitlichen Klimaunterschiede. Auch sind sie immerhin bedeutend genug. Das gilt nicht nur für die Temperatur, sondern auch für den Feuchtigkeitsgrad der Luft. Dieser ist im Herbst und im zeitigen Frühjahr viel größer als im Sommer und namentlich auch seine Tagesschwankungen sind im Frühjahr und Herbst viel größer, so daß eine Beeinflussung der allopotropen Cruciferenblüten sehr wohl möglich wäre. Stäger (106, S. 14 und 105, S. 314) weist darauf hin, daß die Herbstblüten von *Geranium Robertianum* stärker protogynisch sind als die im Sommer entstandenen; ich habe beim Vergleich der Literatur und meiner Untersuchungen verschiedenster Familien den Eindruck gewonnen, daß auch im Frühling Protogynie viel häufiger ist als im Sommer. Das würde den Bedingungen unserer *Capsella*-Versuche 3 und 6: niedrige und mittlere Temperaturhöhe und hohe Luftfeuchtigkeit entsprechen.

Auch die örtlichen klimatischen Unterschiede wirken andauernd und gleichmäßig auf die Pflanzen ein. Ein Teil der

oben festgestellten lokalen Variationen der Cruciferenblüten wird also sicher doch durch direkte klimatische Einflüsse bewirkt. — Sehr extremen Witterungsverhältnissen sind insbesondere die Hochgebirgspflanzen ausgesetzt. Ihre Kronen sind im allgemeinen, trotzdem, wie die Versuche an *Capsella* zeigten, die Kälte die Petala verkleinert, nicht kleiner als bei den Ebenenpflanzen (Bonnier 7); die Wirkung der niedrigen Lufttemperatur wird also offenbar durch die starke Bestrahlung kompensiert. Bekannt ist die Zunahme der Intensität der Blütenfarbe mit steigender Höhe. (Bonnier, vgl. auch Verf. 31, S. 723 u. f.)

Aus Stägers Mitteilungen (105, S. 314) und meinen eigenen Befunden, sowohl den in dieser Schrift als in meinen früheren Arbeiten niedergelegten, läßt sich nachweisen, daß Hochgebirgspflanzen, namentlich die Blüten der „Schneetälchenflora“ (Schröter 80, S. 493 u. f.) sehr häufig protogynisch, oft sehr stark protogynisch dichogon sind. Dies würde wiederum mit unserem *Capsella*-Versuch 3 übereinstimmen. Im übrigen kann die spezifische Wirkung des Hochgebirgsklimas auf Bau und Funktion der Blüten trotz der großen Zahl von Beobachtungen ein und derselben Pflanze auf verschiedener Meereshöhe zur Zeit noch nicht festgestellt werden, weil eben nicht feststeht, wieviel von jenen Beobachtungen auf Rechnung des Vorkommens erblich fixierter Standortstrassen zu setzen ist. — Sicher festzustellen ist ferner auch, daß die Hochgebirgspflanzen durch die Witterung leichter beeinflusbar sind. Dies kommt zum Teil daher, weil im Hochgebirge die allotropen Blütenformen häufiger sind (vgl. Verf. 31, S. 697), zum Teil aber auch daher, weil wirklich eine und dieselbe Art im Hochgebirge plastischer ist als im Tiefland, entsprechend den stärkeren Witterungsschwankungen (vgl. Stäger 103, S. 18).

e. Ziele der weiteren Forschung.

Zweifellos bleiben auf dem hier behandelten, im übrigen noch kaum bearbeiteten Gebiete der Blütenforschung noch dankbare Aufgaben zu lösen. Zunächst wären zahlreiche Versuche an Pflanzen möglichst verschiedener Familien unter Verwendung verschiedenartiger Agenzien, auch solcher, die in der freien Natur nicht vorkommen, wie Radiumbestrahlung der Knospe, erforderlich, um überhaupt einmal die Empfindlichkeit der verschiedenen Familien und die Variationsbreite derselben festzustellen. Damit wären Beobachtungen an verschiedenen Blüten derselben Art zu verschiedenen Jahreszeiten, an Erstlings- und Letzlingsblüten desselben Stockes, bei Refloration u. s. w. zu verbinden, wobei allerdings zu berücksichtigen wäre, daß hier nicht nur direkte äußere Einflüsse auf die Blüte, sondern auch verschiedene Ernährungsverhältnisse gegeben sind. Dann wäre die Wirkung von Agenzien, welche direkt auf die Blüte treffen, im Vergleich zu solchen, welche auf die ganze Pflanze, also auf die Blüte nur mittelbar einwirken, festzustellen. Sachs (79) hat seinerzeit bei Beobachtungen des Lichteinflusses auf Größe und Färbung der Krone diese Trennung durchgeführt.

Bei der direkten Einwirkung würde sodann zu bestimmen sein, in welcher Zeit der Entwicklung die Blüten am empfindlichsten sind, ähnlich wie dies Klebs (52, 54) bei *Sempervivum* für die die Blütenbildung anregenden Faktoren durchgeführt hat. Endlich würde es sich darum handeln, die spezifische Wirkung der einzelnen Faktoren: Eigenschaften des Bodens, namentlich Einfluß gewisser das Blühen fördernder Nährsalze, Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Licht und andere Strahlungen, direkt auf die Knospen einwirkende chemische Agenzien u. s. w. zu bestimmen. Die Cruciferen, die für entwicklungsmechanische Versuche so sehr dankbar sind, dürften sich wegen ihrer ziemlich geringen Plastizität für Versuche über äußere Beeinflussbarkeit weniger eignen, als diejenigen mancher anderer Familien, z. B. der Caryophyllaceen, der Crassulaceen und Saxifragaceen, Geraniaceen und der Labiaten, vielleicht auch der Campanulaceen, Dipsaceen und Compositen.

Verzeichnis der benutzten und zitierten Literatur.

1. Baumgartner, P., Untersuchungen an Bananenblüten. (Beih. z. botan. Centralbl. Abt. I. Bd. XXX. 1913. S. 237—368.)
2. Bayer, A., Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. II. Bd. XVIII. 1903. S. 119 u. f.)
3. Beauverd, G., Plantes nouvelles et critiques de la flore du Bassin du Rhone. (Bull. Soc. botan. Genève. Sér. II. T. III. 1911. p. 297—339.)
4. — Contributions à la flore de l'Afrique australe. (Bull. Soc. botan. Genève.) I. Diagnoses d'Espèces nouvelles. (T. V. 1913. S. 325—328.)
5. — — II. Les nectaires des *Heliophila*. (T. VI. 1914. S. 127—133.)
6. Blaringhem et Vignier, Une nouvelle espèce de Bourse à Pasteur, *Capsella Vignieri* Blar. (Compt. rend. Acad. Sc. Par. 1910. p. 988—991; Refer. Botan. Centralbl. Bd. XXXII. S. 227.)
7. Bonnier, Recherches sur l'adaptation des plantes au climat alpin. 1895.
8. Christ, H., Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
9. Correns, C., Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit. (Pringsh. Jahrb. Bd. XLIV. 1907. S. 124—176.)
10. — Selbststerilität und Individualstoffe. (Festschr. z. 84. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. S. 186—217. München 1912.)
11. Diels, L., Jugendformen und Blütenreife. Berlin 1906.
12. Engler, A., Über monströse Blüten von *Barbarea vulgaris*. (Flora. Bd. XXX. 1872. S. 449 u. f.)
13. Fisch, E., Beiträge zur Blütenbiologie. (Bibl. Botan. Heft 48. 1899.)
14. Fitting, H., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. (Zeitschr. f. Botan. Bd. I. 1909. S. 1—86.)
15. — Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. (Zeitschr. f. Botan. Bd. II. 1910. S. 225—267.)
16. — Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. (Pringsh. Jahrb. Bd. XLIX. 1911. S. 187 u. f.)
17. Frank, Über die Entwicklung einiger Blüten. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. X. 1876.)

18. Fritsch, K., Blütenbiologische Untersuchungen verschiedener Pflanzen der Flora von Steiermark. (Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. 1905. S. 267—282.) [Angaben über *Alyssum*.]
19. — Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzenarten, insbesondere solcher aus dem österreichischen Küstenlande. II. (Sitzsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. CXXII. 1913. Abt. I.)
20. Goebel, K., Über die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane. Berlin 1880.
21. — Zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. (Pringsh. Jahrb. Bd. XIV.)
22. — Beiträge zur Kenntnis der gefüllten Blüten. (Pringsh. Jahrb. Bd. XVII. 1886. S. 207—296.)
23. — Organographié der Pflanzen. Jena 1898—1901.
24. — Die kleistogamen Blüten u. die Anpassungstheorien. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXIV. 1904. S. 673—697, 737—753, 769—787.)
25. — Zur Biologie von *Cardamine pratensis*. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXVI. 1907. S. 481—489.)
26. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908.
27. — Über Sexualdimorphismus bei Pflanzen. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXX. S. 20—22.)
28. Günthart, A., Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga* (C. C. S.). (Bibl. Botan. Heft 58. 1902.)
29. — Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen. (Flora. Bd. XCIII. 1904. S. 199—250.)
30. — Die „zweckmäßigen“ Abänderungen der Alpenblumen. (Schweizer. Lehrerztg. 1906. S. 121—124.)
31. — Die Blütenbiologie der Alpenflora. (In Schröter, Pflanzenleben der Alpen. S. 675—729. Zürich 1908.)
32. — Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen (Prinz. etc.). Jena 1910. (Ref. in Lotsy, Vorträge. III. 1. S. 195 u. 917—922.)
33. — Beitrag zu einer blütenbiologischen Monographie der Gattung *Arabis* (Arab.). (Bibl. Botan. Heft 77. 1912.)
34. — Über die bei der Blütenbildung wirkenden mechanischen Faktoren. (Vortrag, Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Wien 1913; Die Naturwissenschaft. 1913. S. 1147—1151 u. 1167—1169.)
35. — Über die Blüten und das Blühen der Gattung *Ribes*. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XXXIII. 1915. S. 75—91.)
36. Hansgirg, Phytodynam. Unters. (Sitzsber. böhm. Ges. Wiss. 1889.)
37. — Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag 1893. (Ref. Botan. Jahrb. 1893. I. S. 346.)
38. Hayek, A. von, Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XXVII. 1911. S. 127—335.)
39. Heußer, K., Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum*. (Beih. z. Botan. Centralbl. Bd. XXXII. 1915. S. 218—277.)
40. Holtermann, C., Schwendeners Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909.

41. Hildebrand, F., Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. (Pringsh. Jahrb. Bd. XII. 1881. S. 10—48; Ref. in Knuths Handb. II. 1. S. 77—80.)
42. — Umwandlung der Blütenblätter in Staubgefäße bei *Cardamine pratensis*. (Botan. Centralbl. Bd. VI. 1881.)
43. — Einige biologische Beobachtungen. I. Über Selbststerilität bei einigen Cruciferen. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XIV. 1896. S. 324—327.)
44. — Über Blütenveränderungen bei *Cardamine pratensis* und *Digitalis ferruginea*. I. *Cardamine pratensis*. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XXVIII. 1910. S. 296—299.)
45. Himmelbaur, W., Das Nachblühen von *Fuchsia globosa*. (Österr. botan. Zeitschr. Bd. LX. 1910. S. 324—431.)
46. Jordan, Die Stellung der Honigblätter und der Befruchtungswerkzeuge in den Blumen. (Flora. Bd. LXIX. 1886. Ref. Botan. Centralbl. Bd. XXVIII. 1886. S. 68 u. f.)
47. Jost, L., Über die Selbststerilität einiger Blüten. VI. *Cardamine pratensis*. (Botan. Ztg. 1907. Heft 5 und 6. S. 97.)
48. Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. 2. Aufl. II. Leipzig und Wien 1898.
49. Kirchner, O., Beiträge zur Biologie der Blüten. Stuttgart 1891.
50. — Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen d. Blüten. (Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württbg. I. 1900. S. 347—384.)
51. — Loew, E. u. Schröter, C., Lebensgeschichte der Flora Mitteleuropas. I. Lieferg. 1. Stuttgart 1904.
52. Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena 1903.
53. — Probleme der Entwicklung. (Biolog. Zentralbl. XXIV. 1904. Nr. 8 u. 9, 14—19.)
54. — Über Variation der Blüten. (Pringsh. Jahrb. Bd. XLII. 1905. S. 321—357.)
55. Klein, J., Der Bau der Cruciferenblüte auf anatomischer Grundlage. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XII. 1894. S. 18 u. f.)
56. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie I. u. II, 1. Leipzig 1898.
57. Kny, Einfluß von Zug und Druck auf die Scheidewände in sich teilender Pflanzenzellen. (Pringsh. Jahrb. XXXVII. 1901. S. 55—101.)
58. Lindeman, Om postflorationen och des betydelse såsom skydsmedel för fruktanlaget. (Sved. Vet. Ak. Handb. Stockholm 1884.)
59. Loew, E., Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des botanischen Gartens zu Berlin. (Jahrb. botan. Gart. Berlin. III. 1884. und IV. 1886.)
60. — Beiträge zur blütenbiologischen Statistik. (Abh. d. botan. Ver. Brandenburg. XXXI. 1890.)
61. — Kleistogamie bei *Stellaria pallida* Piré. (Abh. d. botan. Ver. Prov. Brandenburg. XLI. 1899. S. 169—183.)
62. — Bemerkungen zu W. Burcks Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie. (Biolog. Zentralbl. XXVI. 1906. S. 129—143, 161—180, 193—199.)
63. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III. Jena 1911.
64. Ludwig, F., Über Kleistogamie von *Cardamine chenopodifolia* etc. (Verh. Bot. Ver. Brandenburg. XXVI. 1884. S. 19 u. 20.)

65. Magnin, A., Remarques sur diverses plantes des Monts Jura. I. *Arabis arenosa* Scop. (Ann. Soc. botan. Lyon. 1892.)
66. — Note sur les floraisons anormales observées en automne 1893. (Ann. Soc. botan. Lyon 1894.)
67. Mohl, H. v., Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. (Botan. Zeitg XXI. S. 309.)
68. Müller, H., Einige tatsächliche u. theoretische Bemerkungen zu F. Hildebrands vergleichenden Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen (41). (Pringsh. Jahrb. XII. 1881. S. 161 u. f.)
69. — Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten u. ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.
70. Murbeck, Sv., Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte. (Lunds universitets årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. XI. Nr. 3. Lund 1916.)
71. Payer, J., Organogénie comparée de la fleur. 1857.
72. Penzig, O., Pflanzenteratologie. I. Genua 1890.
73. Porsch, O., Die deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen. (Zeitschr. f. indukt. Abstgtslehre. I. 1908.)
74. Prantl, K., Cruciferen. (In Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. IV. III. 2. S. 145 u. f.) [Vgl. Arab., S. 7 u. 8.]
75. Raciborski, M., Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. (Flora. LXXXI. 1895. S. 151—194.)
76. Rickli, H., Die Anthropochoren und der Formenkreis des *Narturtium palustre* D. C. (Ber. d. Zürch. botan. Ges. VIII. 1901—03.)
77. Roux, der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
78. Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
79. — Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung des Laubblattes. (Botan. Ztg. LXV. S. 117 u. f.)
80. Schröter, C., Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.
81. Schüepf, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsblüte. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XXVIII. 1911.)
82. Schultz, O. E., Monographie der Gattung *Cardamine*. (Englers bot. Jahrb. XXXII. 1904. S. 280 u. f.)
83. Schulz, A., Beiträge z. Kenntnis d. Blühens einheimischer Phanerogamen. I. *Geranium*. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XX. 1902. S. 526—556.)
84. — — II. *Scleranthus*. (a. a. O. XX. 1902. S. 580—591.)
85. — — III. *Spergularia* und *Spergula*. (a. a. O. XXI. 1903. S. 119—129.)
86. — — IV. *Saponaria officinalis* L. (a. a. O. XXII. 1904. S. 490—501.)
87. — — V. *Hypericum*. (a. a. O. XXII. 1905. S. 580—590.)
88. — — VI. *Anthriscus silvestris* (L.) und *A. vulgaris* Pers. (a. a. O. XXIII. 1905. S. 18—29.)
89. — — VII. *Nigella arvensis* L. (a. a. O. XXIII. 1905. S. 297—309.)
90. — — VIII. *Herniaria glabra* L. (a. a. O. XXIII. 1905. S. 310—313.)
91. — — IX. *Arenaria serpyllifolia* und *Moehringia trinerva* (L.). (a. a. O. XXIV. 1906. S. 372—381.)
92. — Das Blühen der einheimischen Arten der Gattung *Melandrium*. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XVIII. 1905. S. 287—318.)

93. Schulz, A., Das Blühen von *Silene Otites* (L.). (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XVIII. 1905. S. 433—446.)
94. — Das Blühen von *Stellaria pallida* (Dum.). (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXIV. 1906. S. 245—255.)
95. — Die Bewegungen der Staubgefäße und Griffel sowie der Perianthblätter der einheimischen Alsineen-Arten während des Blühens. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXIV. 1906. S. 303—316.)
96. Schumann, K., Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.
97. Schweidler, J. H., Die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXIII. 1905. S. 274 u. f.)
98. — Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. (Beih. z. Botan. Centralbl. XXIV. 1910. S. 422 u. f.)
99. — Grundtypus der Cruciferennektarien. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVIII. 1911. S. 524—533.)
100. Scotti, L., Contribuzioni alla biologia florale delle „Rhoeodales“. (Annali di Botanica. XI. 1913. S. 1—182.) [Enthält, obwohl nach Prinz etc. und Arab. erschienen, nur Referate von C. C. S. und anderer älterer Literatur.]
101. Sernander, Über postflorale Nektarien. (Botan. Studies tillägnade Kjellmann. 1906.)
102. Stäger, R., Studien über die „Saftdecke“ der Labiaten. (Natur u. Offenb. XLVII. 1901.)
103. — Selbstbestäubung infolge Wechsels der physikalischen Bedingungen. (Natur u. Offenb. LVI. 1910. S. 13—20.)
104. — Die blütenbiologischen Abänderungen bei *Thlaspi rotundifolium*. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. Bd. XXX. 1913. S. 16—23.)
105. — Beobachtungen über das Blühen einheimischer Phanerogamen. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. II. Bd. XXXI. 1913. S. 281—321.)
106. — Das Blühen von *Geranium Robertianum* unter dem Einfluß veränderter physikalischer Bedingungen. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. Bd. XXX. 1913. S. 1—16.)
107. Thellung, A., Die Gattung *Lepidium* (L.) R. Br. (Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. XLI, 1. 1906.)
108. Velenovsky, J., Über die Honigdrüsen der Cruciferen [Tschechisch]. (Abh. d. böhm. Ges. d. Wiss. VI. 2. 1883; Ref. in Knuths Handb. II. 1. S. 77—80 und in Schweidler, Der Grundtypus der Cruciferennektarien (99) S. 525 u. f.)
109. Vöchting, H., Über Blütenanomalien. Statistische, morphologische u. experimentelle Untersuchungen. (Pringsh. Jahrb. XXXI. 1898. S. 391—510.)
110. — Über den Einfluß des Lichts auf Gestaltung und Anlage der Blüten. (Pringsh. Jahrb. XXV. 1893. S. 149—208.)
111. Wretschko, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferenblüte. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien. LVIII. 1868. S. 211 u. f.)