Blütenbiologische Untersuchungen.

Nr. 2.[1]) Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen.

Von **Dr. A. Günthart**, Oberlehrer in Barmen.

Hierzu 30 Textfiguren.

Die vorliegende Arbeit behandelt insbesondere die Aufblühensfolge im *Dipsaceen*köpfchen und die Unterschiede im morphologischen Bau und im Grad der Dichogamie zwischen den Einzelblüten verschiedener Kreise. Nur bei den blütenbiologisch noch nicht näher bekannten Arten wird auch noch auf andere biologische Merkmale der Blütenköpfchen und der Einzelblüten näher eingetreten.

Die Einzelblüten der *Dipsaceen*köpfchen öffnen sich nur bei wenigen Arten in der regelmäfsigen Reihenfolge von aufsen nach innen. Sehr viele Arten verhalten sich in dieser Hinsicht ganz anders, ja oft kommen innerhalb derselben Art grofse Verschiedenheiten vor. — Über diese Erscheinungen liegen bereits einige Angaben vor. So führt Kircher[2]) einige Beobachtungen an, wornach bei *Dipsacus silvester Mill., fullonum Mill.* und *laciniatus L.* das Aufblühen von einer mittleren Zone des Köpfchens nach beiden Seiten hin erfolgt. Nach H. Müller[3]) entfalten sich dagegen die Einzelblüten bei *Knautia arvensis Coulter* und *Succisa pratensis Moench* und nach Kirchner[4]) auch bei *Knautia silvatica Duby* in regelmäfsiger Reihenfolge vom Rande nach der Mitte hin, während sich nach A. Schulz[5]) bei *Scabiosa suaveolens Desf.* und *S. lucida Vill.* zuerst die strahligen Blüten der beiden äufseren Reihen, hernach die innersten und zuletzt die mittleren Zonen der Einzelblüten des Köpfchens öffnen. Über die verschiedene Ausbildung der Dichogamie in den Einzelblüten liegen keine deutlichen Angaben vor Nach H. Müller nimmt bei *Scabiosa arvensis L.* und *succisa L.* die Dichogamie von aufsen nach innen

1) Nr. 1 in Heft 58 der Bibliotheca Botanica (Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung Saxifraga).

2) Flora von Stuttgart pag. 680.

3) Befruchtung der Blumen durch Insekten pag. 368—372.

4) Flora von Stuttgart pag. 680.

5) Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Bibliotheca Botanica, I in Heft X (pag. 165—168), II in Heft XVII (pag. 192).

regelmäfsig ab. Betreffs der morphologischen Unterschiede der Einzelblüten voneinander haben nur wenige Autoren auf mehr als den strahligen Bau der Randblüten hingewiesen.

Ich habe nun diese Verhältnisse an verschiedenen einheimischen und fremden Arten näher untersucht. Da aber meine Untersuchungen, besonders diejenigen über die Ursachen jener unregelmäfsigen Aufblühungsfolgen noch nicht soweit gediehen sind, dafs ich ein abschliefsendes Urteil hierüber auszusprechen wagte, so darf die vorliegende Arbeit nur als vorläufige Mitteilung über diesen Gegenstand aufgefafst werden.

Die Untersuchungen, deren Resultate hier niedergelegt sind, wurden im August und September 1900 in der Umgebung der Fürstenalp bei Chur, im Frühjahr und Sommer 1901 im botanischen Garten der Universität Zürich, in den Gärten des Herrn Kunstgärtner Froebel in Zürich, in der Umgebung der Stadt Zürich und endlich im Spätsommer und Herbst 1901 am grofsen St. Bernhard ausgeführt. Einige Notizen zu *Scabiosa succisa L.* wurden im Sommer 1903 nach freiwachsenden Pflanzen aus der Umgebung von Dönberg bei Barmen beigefügt, und die Beschreibung von *Dipsacus fullonum Mill.* wurde mit den in botanischen Gärten zu Köln und Schwelm i./W. gezogenen Exemplaren verglichen.

Der Anfang der Arbeit entstand unter der Leitung meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. C. Schröter in Zürich. Ich benütze die Gelegenheit, ihm, sowie den Herren Prof. Dr. H. Schinz und Kunstgärtner Froebel in Zürich, welche mir ihre Gärten bereitwilligst öffneten, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Wir beginnen unsere Aufzeichnungen mit:

1. Scabiosa lucida Villars,

weil ich die Blütenköpfe dieser Art zuerst untersuchte und zwar im September 1900 am Montalin und in der Umgebung der Fürstenalp und des Dorfes Trimmis bei Chur.

Da die Morphologie und Biologie der Einzelblüten durch die Untersuchungen von C. Schröter[1]) und A. Schulz[2]) bekannt sind,

1) Schröter und Stebler, Die Alpenfutterpflanzen. Bern 1889 pag. 185—189.

2) Beiträge II pag. 192. — NB. Über die nyctitrope Krümmung des Blütenstiels vergl. man Hansgirg in Ber. d. D. bot. Ges. VIII 1890 pag. 345 und A. Kerner, Pflanzenleben, Bd. I pag. 514 und Bd. II pag. 108.

so kann ich mich mit den folgenden ergänzenden Aufzeichnungen begnügen, um nachher die Entwicklung des Köpfchens eingehender zu besprechen.

Im Grunde der Kronröhre befindet sich, besonders in den engröhrigen Randblüten, ein feines Haarkleid. — In den Randblüten sind auch die Narben zygomorph entwickelt: sie tragen nach aufsen einen oft beträchtlich langen lappigen Fortsatz. — Behandelt man junge Köpfchen unter Kochen mit den von Knuth angegebenen Zuckerreagenzien, oder mit Fehling'scher Lösung oder Nylanderschem Traubenzuckerreagenz, so werden die Einzelblüten nur am Grund der Kronröhre geschwärzt, während sich ältere Blüten immer weiter oben färben. Es scheint also ein Steigen des Honigsaftes längs den Wänden der Kronröhre stattzufinden. Ich fand diese Erscheinung fast allgemein auch bei den nach dieser Richtung untersuchten *Compositen*. Ich konnte an den von mir untersuchten Exemplaren keinen Duft wahrnehmen. In verschiedenen Köpfchen fand ich einige stets in der Mitte gelegene Blütchen mit ganz enger und deutlich abgesetzter Kronröhre. Die Kelchborsten von *Scabiosa lucida Vill.* sind im äufsersten Kreis nur $^1/_4$, im folgenden $^1/_3$ so lang wie die Kronen, nehmen aber nach innen auch absolut gemessen an Länge rasch zu und erreichen im Centrum des Köpfchens die Länge der Krone.

Um das Verhältnis der Aufblühungszeit und der Dichogamie zwischen den einzelnen Blüten darstellen und die Blüten auch morphologisch miteinander vergleichen zu können, ist es notwendig, irgend eine Bezeichnungsweise für die einzelnen Kreise einzuführen. Der gröfsern Einfachheit wegen werden wir die Blütenkreise nicht kurzer Hand numerieren, sondern gewöhnlich mehrere „Kreise“ zu einer „Zone“ zusammenfassen und diese dann mit einer (römischen) Zahl bezeichnen. Nur die Randblüten werden bei den meisten hier behandelten *Dipsaceen* für sich allein eine besondere Zone bilden, da sie sich gewöhnlich von allen andern Blüten sehr unterscheiden.

Die Zweckmäfsigkeit dieser Einteilung liegt darin, dafs sich die einzelnen Kreise bezüglich Morphologie, Aufblühen und Dichogamie der Einzelblüten nicht gleich stark voneinander unterscheiden, sondern dafs hierin zwischen gewissen Kreisen Sprünge vorkommen. Zwischen solche Kreise legen wir dann unsere Zonengrenze und erhalten dadurch eine Einteilung des Köpfchens, welche zwar zu scharfe Grenzen schafft, aber doch die natürlichen Verhältnisse genügend widergibt. Dies ist besonders der Fall, wenn wir die Zonen nicht zu sehr fest-

legen wollen. Es beziehen sich z. B. in der folgenden Zonenteilung von *S. lucida Vill.* die Bezeichnungen:

Zone	I	. . . . .	auf Kreis	1 u. 2 (1)
„	II	. . . . .	„ „	2 u. 3 (3 u. 4)
„	III	. . . . .	„ „	4 u. 5 (u. 6)
„	IV	. . . . .	„ die innersten Blüten,	

die eingeklammerten Zahlen auf seltener vorkommende Köpfchen, in welchen gewisse Zonen einen Kreis mehr oder weniger enthalten. Es besteht hierin natürlich, wie in allen Zahlenverhältnissen der Natur, eine geringe, aber häufige Variabilität. Es ist am besten, wenn die Einteilung der Blütenköpfe in die Zonen direkt auf freiem Feld ausgeführt wird, anfänglich nur nach dem Gesamthabitus des Kopfes, ohne allzugrofse Ängstlichkeit und zeitraubendes, sehr genaues Zählen der Kreise, aber unter Verwendung von möglichst viel Material.

Wir vergleichen nun die Einzelblüten mit Hilfe dieser Einteilung zuerst bezüglich ihrer Morphologie und nachher auch noch nach ihrem zeitlichen Verhalten, d. h. nach dem Beginn ihres Aufblühens und nach dem Grad ihrer Dichogamie.

Durch die Arbeiten der oben genannten Autoren wissen wir, dafs die Einzelblüten von *S. lucida Vill.* von aufsen nach innen im Köpfchen immer kleiner werden. Die nach aufsen gerichteten Kronlappen werden, je weiter wir gegen das Centrum rücken, immer kürzer, so dafs hier die Blütchen beinahe oder ganz aktinomorph gebaut sind. Der Grad der Zygomorphie nimmt also nach innen auch immer ab, jedoch nicht stetig, indem hierin zwischen dem ersten Kreis, d. h. den Randblüten, und dem zweiten, oft auch nochmals zwischen diesem und dem dritten ein stärkerer Unterschied als zwischen den übrigen Blütenkreisen vorkommt. Genau so verhält es sich auch mit dem Durchmesser der Kronröhren, also mit dem sehr wichtigen Faktor der Honigbergung. Die Kronröhren werden nach innen relativ weiter, da die Blütchen ja immer kürzer werden. Aber auch absolut gemessen erweitern sich die Blütchen von aufsen nach innen etwas. Einen bedeutenden Unterschied hierin findet man, wie bereits angedeutet, zwischen Kreis 1 und 2, oft auch noch zwischen 2 und 3. Da nach den Resultaten der oben genannten Forscher und nach eigenen Beobachtungen auch die Länge der Spreuschuppen, der Kelchborsten und der Haare im Innern der Kronröhre von aufsen nach innen regelmäfsig abnimmt, so können wir als Resultat festhalten: Alle morphologischen Merkmale der Einzelblüten von *S. lucida Vill.* verändern

sich in regelmäfsiger centripetaler Reihenfolge, also in der Reihenfolge I—II—III—IV.

Nur in einzelnen, ganz seltenen Köpfen fand ich die Blütchen der Zone III etwas kürzer als diejenigen der benachbarten Zonen II und IV.

Ganz anders verhält es sich nun mit den zeitlichen Unterschieden der Einzelblüten, d. h. mit dem Grade ihrer (protrandrischen) Dichogamie und der Reihenfolge ihres Aufblühens. Hierin herrscht eine andere Reihenfolge der Zonen, nämlich I—II und (gleichzeitig oder sofort nachher) IV—III, d. h. die mittleren Kreise von Blütchen (Zone III) sind am schwächsten dichogam und öffnen sich auch zuletzt.

Wir wollen das zeitliche Verhalten des ganzen Köpfchens durch eine graphische Skizze veranschaulichen. Auf vier übereinander liegenden Stufen sollen die Zonen dargestellt werden und der Verlauf des Aufblühens, des Beginnes des Stäubens etc. soll auf jeder Stufe durch Striche zum Ausdruck gebracht werden. Das Verhalten des ganzen Köpfchens ist alsdann zwischen zwei Koordinatenaxen eingetragen und zwar stellen die Ordinaten die Höhe der betreffenden Zone im Köpfchen, die Abscissen den zeitlichen Verlauf der Anthese innerhalb der einzelnen Zonen dar. Die Dauer der männlichen Stadien einer Zone ist durch einen dünnen Strich, diejenige der weiblichen Stadien derselben Zone durch einen auf gleicher Höhe stehenden stärkeren Strich angedeutet. Das in der umstehenden ersten Zeichnung dieser Art (Fig. 3) dargestellte Verhalten kommt natürlich nicht bei allen Exemplaren in genau derselben Weise vor, sondern jene Zeichnung stellt das Mittel aus zahlreichen Beobachtungen dar.

Zur gröfseren Genauigkeit unseres Verfahrens mufs noch erklärt werden, dafs verschiedene besonders wichtige Punkte des den männlichen Zustand darstellenden dünnen Striches in der Weise, wie es Fig. 1 zeigt, mit Zahlen bezeichnet sind und dafs diese Zahlen folgende Bedeutung haben:

links von 0	Knospe,
bei 0	Öffnung der Krone,
zwischen 0 und 1 . .	Staubfäden noch in der zurückgekrümmten Knospenlage,
zwischen 1 und 2 . .	Streckung der Staubfäden,
bei 3	Beginn des Stäubens der Antheren,
zwischen 3 und 4 . .	Antheren verstäubt.

Eine ähnliche Bedeutung haben auch die Punkte der stark ausgezogen, die weiblichen Stadien darstellenden Striche in Fig. 2. Hier

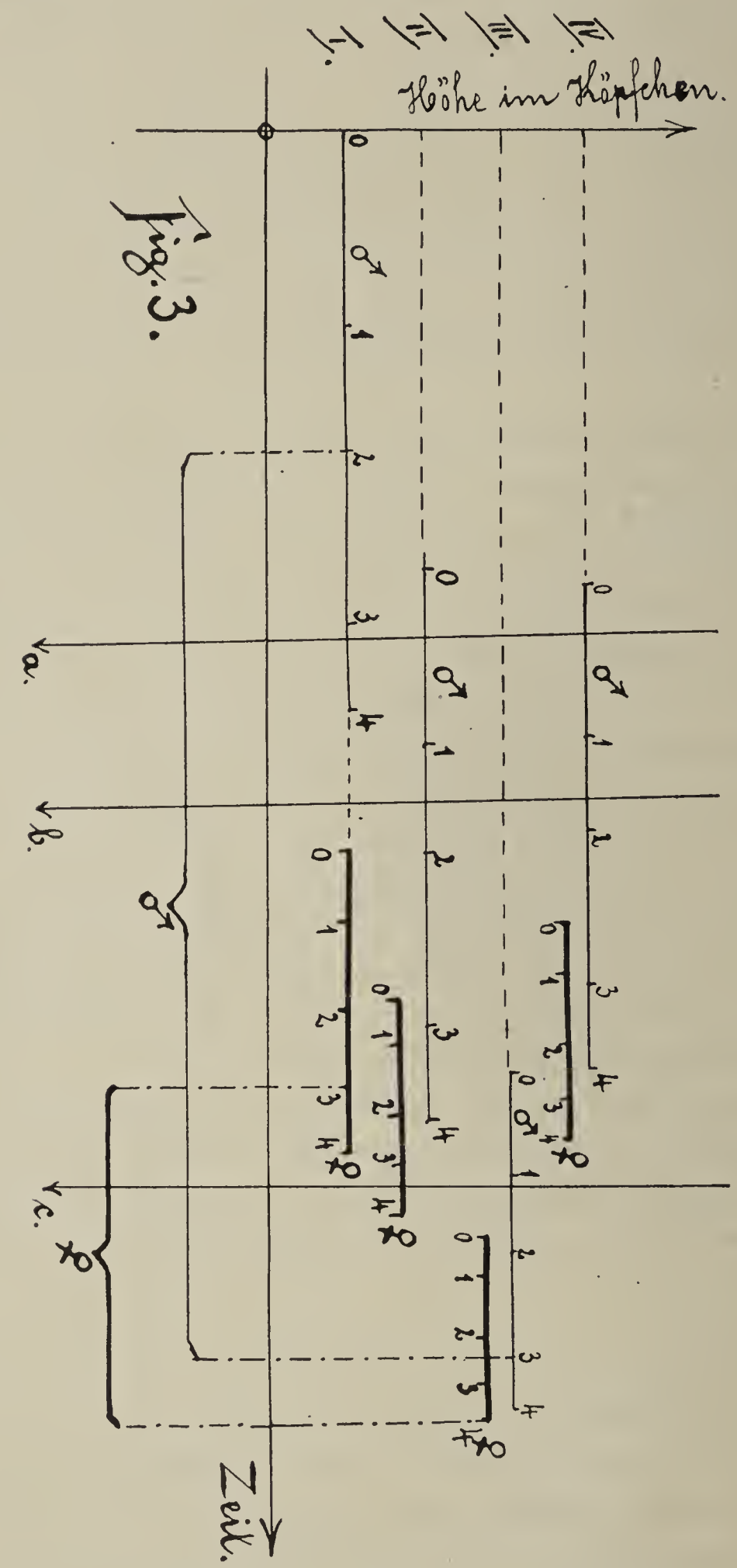

Fig. 3.

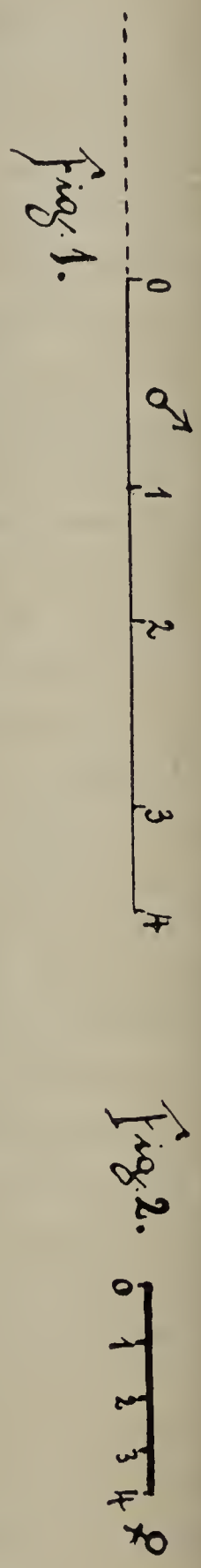

Fig. 1.

Fig. 2.

bedeutet: 0 den Beginn der Streckung des Griffels,
1, dafs hier der Griffel seine volle Länge erreicht hat,

2, dafs hier das Ende des Griffels anfängt, zum Narbenkopf anzuschwellen,

der Raum zwischen 3 u. 4 die Zeit, während welcher die Narbe papillös und empfängnisfähig ist.

Ich füge hier gleich noch bei, dafs die gegebene Erklärung der Bedeutung der einzelnen Punkte der Stadienstriche auch für alle folgenden graphischen Darstellungen des Aufblühens von *Dipsaceen*-köpfchen gilt. Es ist jedoch unmöglich, überall gleich lange Striche zur Darstellung der Stadien zu verwenden, da die letzteren bei verschiedenen Arten ungleiche Zeitdauer haben.

Das Verhalten des Köpfchens von *S. lucida Vill.* ist nun das in Fig. 3 dargestellte.

Indem wir uns durch diese Figur vertikale Linien, ähnlich den mit *a, b* und *c* bezeichneten, gezogen denken, können wir das Verhalten des ganzen Köpfchens zu verschiedenen beliebigen Zeiten ablesen. Es besitzen beispielsweise zurzeit *a* die Randblüten bereits verstäubte Antheren, aber noch ganz kurze Griffel, die Blüten der II. und IV. Zone kaum etwas aus der Knospenlage gestreckte Staubfäden und ebenfalls noch ganz kurze Griffel, während die Blüten der III. Zone zu jener Zeit noch Knospen sind usw.

Aus der gegebenen graphischen Darstellung geht folgendes hervor:

1. Die männlichen Stadien aller Blüten dauern länger als die weiblichen. Es wurde dies durch Beobachtung eines und desselben Blütenkopfes während der ganzen Anthese, sowie durch Kombination der Beobachtungsresultate an zahlreichen, zur selben Zeit blühenden Köpfchen festgestellt. Schon H. Müller und Schulz haben diese Erscheinung beobachtet und durch die langsame Reihenfolge des Aufrichtens der einzelnen Staubfäden erklärt.

2. Wenn wir dagegen das ganze Köpfchen betrachten, so sehen wir, dafs die weiblichen Zustände in den verschiedenen Kreisen nicht gleichzeitig durchlaufen werden, so dafs das Köpfchen ziemlich lange Zeit empfängnisfähige Narben besitzt. (Die mit ♂ bezeichnete Klammer unter der Figur deutet die Zeit an, während welcher die männlichen, die mit ♀ bezeichnete, stark ausgezogene Klammer die Zeit, während der die weiblichen Sexualorgane in Tätigkeit sind.)

3. Die Zone III blüht, wie oben bereits angedeutet wurde, mit starker Verzögerung auf. Zuerst öffnen sich die stark strahlenden Randblüten und während von da aus die Aufblühungswelle zur Zone II fortschreitet, beginnen sich auch die central gelegenen Blütchen zu entfalten. Erst zuletzt öffnen sich dann noch die Blütchen

der Zone III und zwar treten zuerst die obersten und die untersten Blüten dieser Zone in Funktion, während die mittleren am längsten zurückbleiben.

Der Zustand, d. h. das Alter, in dem sich ein Köpfchen befindet, ist an der Form seiner Oberfläche sehr leicht zu erkennen. Zuerst, wenn alle Einzelblüten noch lange geschlossen sind, ist jene halbkugelig. Dann beginnen die Anlagen in der Randzone zu wachsen und es öffnen sich endlich die randständigen Knospen, so dafs die Oberfläche nach aufsen vorspringt und weiter innen eine konkave Umbiegungszone entsteht. Hierauf beginnt auch die Mitte des Köpfchens sich vorzuwölben und es bildet sich dadurch eine noch stärkere Einbuchtung in der Zone II. Dann beginnen die mittleren und hernach die Randblüten zu verdorren und abzufallen, was wiederum die Oberflächenform des Köpfchens stark beeinflufst.

4. Die Blüten der Zone III, aber nur diese, sind kaum mehr dichogam, wie bereits angedeutet wurde, während die Randzone so stark protrandrisch blüht, dafs zwischen das männliche und das weibliche Stadium ein sehr lange andauerndes neutrales Zwischenstadium eingeschaltet ist.

5. Der gröfste Unterschied hinsichtlich der Zeit des Aufblühens besteht zwischen der Zone III und den übrigen Zonen, der gröfste Unterschied im Grad der Dichogamie zwischen der Randzone und jener Zone III.

6. Zwischen den Zonen I und II ist der Unterschied in der Aufblühungszeit besonders auffallend. Wenn wir dazu noch die durch die Untersuchungen der einleitend genannten Forscher bekannt gewordene Tatsache ins Auge fassen, dafs auch morphologisch, d. h. hinsichtlich der Länge und Weite der Kronröhre, der relativen Länge der äufseren Kronlappen, der Behaarung, der Länge der Kelchborsten und Spreuschuppen etc. zwischen der Randzone I und der folgenden Zone II ein bedeutend gröfserer Unterschied besteht, als zwischen irgend zwei andern Zonen des Köpfchens, so müssen wir in dieser Form des *Dipsaceen*köpfchens bereits eine Übergangsform zur andern, mit noch viel extremer entwickelten Randblüten versehenen Köpfchen, wie sie sich z. B. bei *Scabiosa Columbaria L.* oder der Gattung *Cephalaria* vorfinden, erblicken.

Wie bei den meisten *Dipsaceen*, so treten auch bei der glänzenden Skabiose neben den zwittrigen noch eingeschlechtige Köpfchen auf. So fand Prof. Schröter[1]) einige Jahre vor meinen Beob-

1) Alpenfutterpflanzen.

achtungen auf der Fürstenalp „neben Stöcken mit zwittrigen Blüten in geringer Anzahl auch solche mit rein weiblichen Blüten. Die Köpfchen dieser Stöcke sind viel kleiner, die Randblüten weniger strahlig, die Staubgefäfse aller Blüten verkümmert. Seltener finden sich zwittrige Köpfchen mit Übergangsstadien zur weiblichen Blüte, indem nur in einzelnen Blüten die Staubgefäfse verkümmert sind.“ Rein weibliche Köpfchen konnte ich am gleichen Orte keine finden, dagegen ziemlich häufig derartige Übergangsformen: Köpfchen, deren Randblüten weiblich, die übrigen dagegen zwittrig waren; dann solche, bei denen die Zonen I und II und seltener auch solche, wo die Zonen I, II und IV weiblich und die übrigen Zonen noch zwittrig waren. Wir sehen hier zugleich, dafs dieses Verkümmern der Sexualorgane dieselbe Reihenfolge einhält, wie die übrigen zeitlichen Vorgänge.

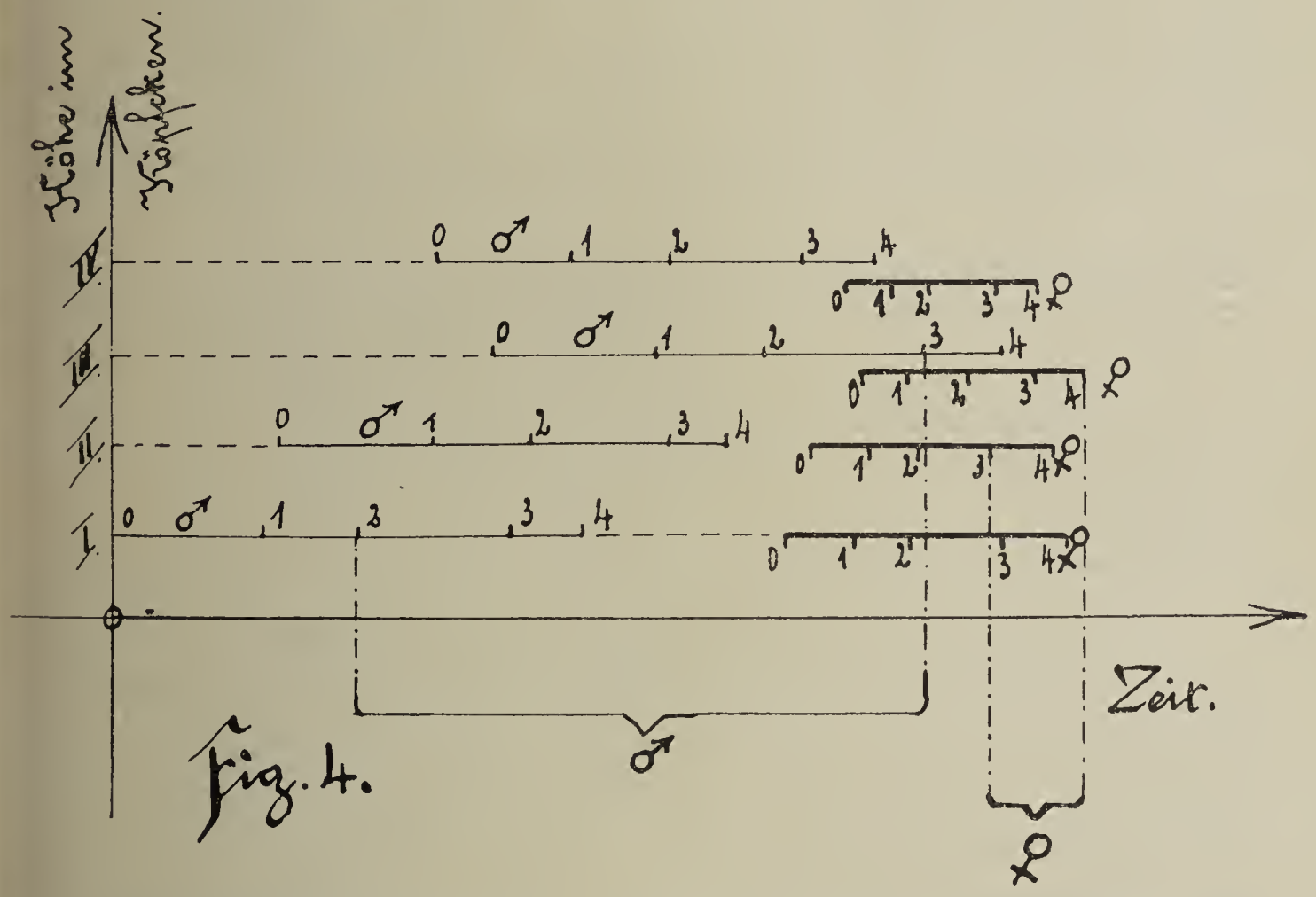

Fig. 4.

Geitonogamie im Köpfchen, die von A. Schulz angegeben wird, habe ich nicht beobachten können.

Einige an Abhängen wachsende Köpfchen mit schief stehenden Stielen kamen auf der nach oben gewendeten Hälfte viel früher zur Entwicklung.

Zum Vergleich gebe ich hier (Fig. 4) noch ein auf ähnliche Weise an Herbarmaterial verschiedener Herkunft konstruiertes Schema der

2. Scabiosa suaveolens Desf. (canescens W. K.),

über welche bereits Angaben von A. Schulz vorliegen.

Diese Art scheint bezüglich dieser zeitlichen Merkmale, ebenso wie *Scabiosa lucida Vill.*, keinen erheblichen lokalen Abänderungen unterworfen zu sein.

Die Kelchborsten und Spreublätter sind noch kürzer, als bei *Scabiosa lucida Vill.*

Ich fand weibliche Einzelblüten, jedoch keine vollständig weiblichen Köpfe.

3. Knautia arvensis Coulter (Scabiosa arvensis L., Trichera arvensis Schrad.).

Ende Mai 1901 in Baumgärten der Stadt Zürich untersucht. — Auch hier sehe ich davon ab, eine biologische Beschreibung der Einzelblüten zu geben, da hierüber zahlreiche Literaturangaben von Schulz[1]), H. Müller[2]), Loew u. a. vorliegen. Nur einige Ergänzungen mögen Platz finden.

Eine Anzahl von ausgeführten Messungen ergab folgende Mittelwerte:

	Länge der Krone in mm	Durchmesser des Kroneneingangs in mm	Länge der Kelchborsten in mm
Randblüten	16	2	5,5
2. Blütenkreis	11	1,5	2,5
Centralblüten	9	1	2,2

Die Kronröhren sind hier immer stärker behaart, als bei *Scabiosa lucida Vill.* In einzelnen Exemplaren von Blütenköpfchen der Witwenblume fand ich einige Einzelblüten mit fünf Kronzipfeln; ganzen Köpfchen aus solchen Blüten begegnete ich dagegen unter mehreren Hundert untersuchten Exemplaren niemals. Dagegen fielen mir einige Male Übergangsformen zwischen vier- und fünfzähligen Blütchen auf und zwar als Randblüten, die neben vier grofsen Kronzipfeln oben noch ein kleines bis kaum mehr wahrnehmbares Zipfelchen trugen. An dreien jener abnormen mit ganz fünfzähliger Krone versehenen Blütchen fand ich auch fünf Staubfäden.

---

1) Beiträge II.

2) Befruchtung pag. 368—381; Weitere Beobachtungen III pag. 96 (Besucherlisten).

Fast ebenso häufig wie die gewöhnlichen grofsen, fand ich auf allen abgesuchten Standorten kleinere Blütenköpfe, in denen die Staubfäden aller Einzelblüten verkümmert, und deren Randblüten viel weniger oder gar nicht strahlig gebaut waren. Diese bereits von mehreren der oben genannten Forscher beobachteten weiblichen Köpfchen besitzen nur 14 Randblüten und eine Gesamtzahl von 56 Einzelblüten (Mittelwerte), während ich bei den zwittrigen Köpfchen immer ca. 18 Randblüten und 85—95 Blütchen überhaupt zählte. Unter ca. 200 Köpfchen, die ich auf der Wiese vor dem Anatomiegebäude in Zürich daraufhin prüfte, fand ich nur zwei, die zu äufserst weibliche und innen überall zwittrige Blütchen trugen. Die zwittrigen Blütenköpfe sind anfangs rotviolett und später, während ihres weiblichen Stadiums blauviolett gefärbt, die weiblichen dagegen besitzen meist schon von Anfang an den bläulichen Farbenton, was nach H. Müllers Auffassung sehr leicht erklärlich ist.

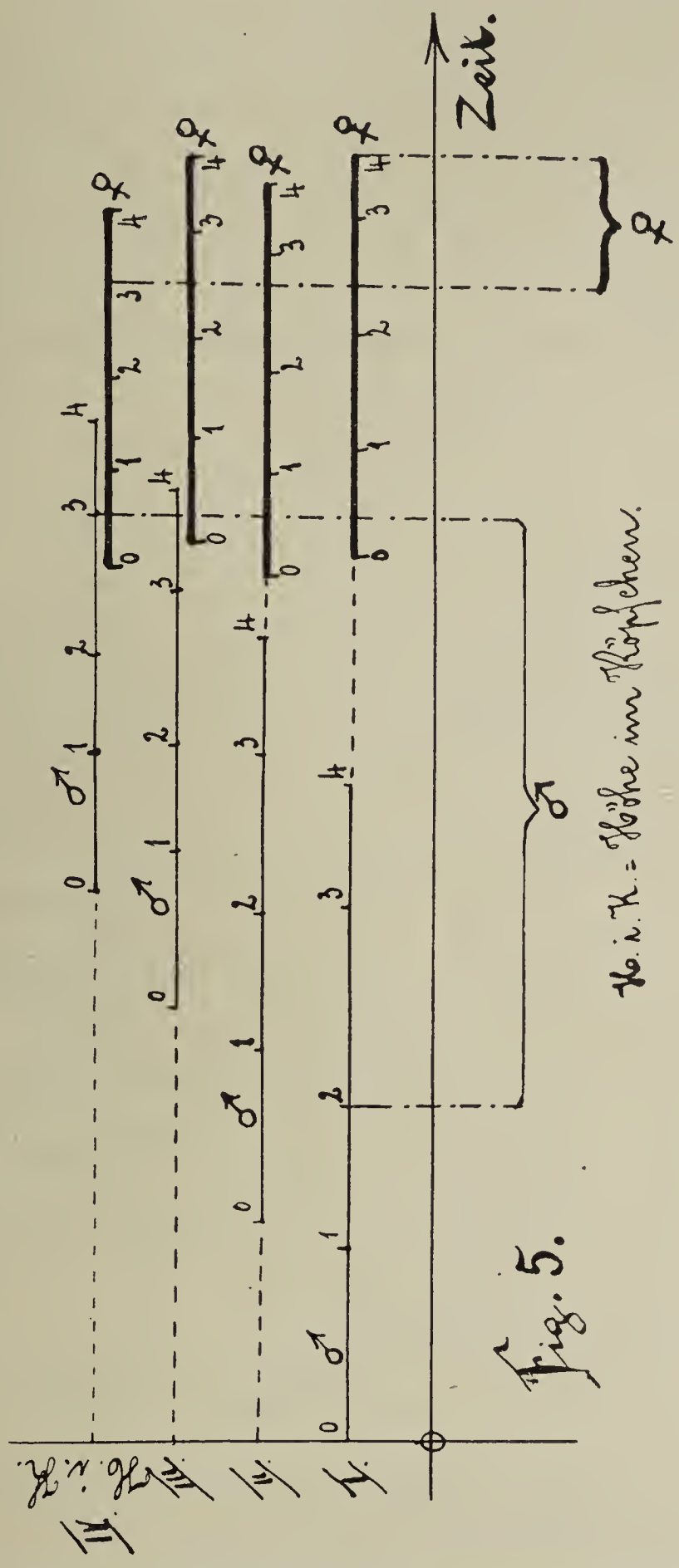

Fig. 5.

Das männliche Stadium in der einzelnen Zwitterblüte dauert hier etwas weniger lang, als bei *Scabiosa lucida Vill.* Über die Entwicklungsreihenfolge der Sexualorgane im Köpfchen sagt H. Müller[1]):

1) Befruchtung pag. 369.

„Jedes Köpfchen blüht vom Rande nach der Mitte hin auf und entwickelt auch in dieser Reihenfolge seine Staubgefäfse; doch die Streckung der Griffel und die Entwicklung der Narben beginnt erst, nachdem alle Staubgefäfse des Köpfchens ihre Entwicklung vollendet haben, dann aber in allen Blüten ziemlich gleichzeitig. Da hiernach das ganze Köpfchen erst männlich, später rein weiblich ist, so findet bei eintretendem Insektenbesuch nicht blofs Fremdbestäubung, sondern sogar Kreuzung getrennter Köpfchen statt.“ — Diese Schilderung trifft allerdings auch für die gröfsere Anzahl der von mir untersuchten Pflanzen zu. Ich habe dieses Verhalten auf die bei *Scabiosa lucida Vill.* erklärte Weise schematisch dargestellt (Fig. 5), wobei

die Randblüten . . . . . die Zone I
die Kreise 2—5 . . . . . „ „ II
„ „ 6 und 7 . . . . . „ „ III
und die 1—2 innersten Kreise . . „ „ IV

darstellen.

Aus den unter der Figur angebrachten, mit ♂ und ♀ bezeichneten Klammern geht die oben geschilderte Dauer der männlichen und weiblichen Stadien des ganzen Köpfchens hervor.

(100)

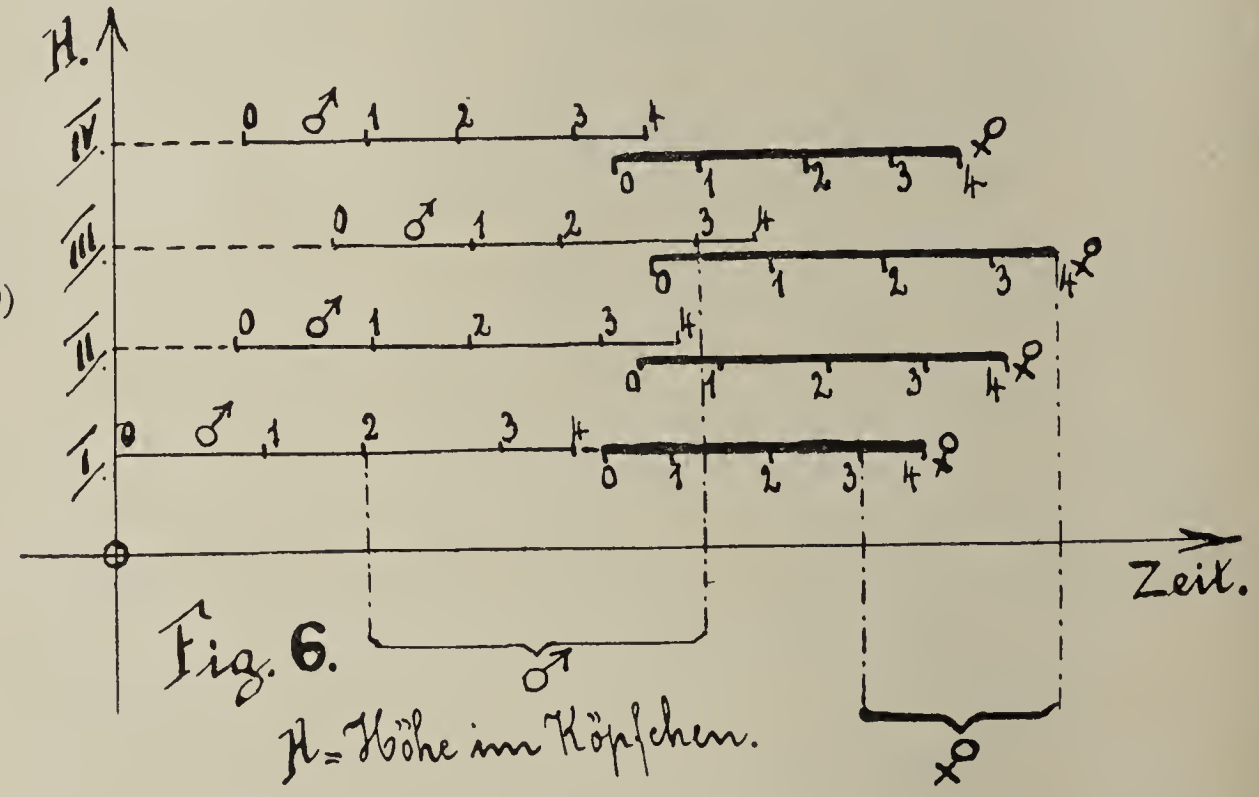

Fig. 6.
H = Höhe im Köpfchen.

Eine ebenfalls noch recht beträchtliche Anzahl (20—30 %) von Blütenköpfchen von *Knautia arvensis L.* verhält sich aber anders. Wir sehen hier z. B. oft die unmittelbar auf die Randzone folgenden Blütchen (Kreis 2), welche durch die bereits geöffneten Randblüten sehr eingeengt werden, zeitlich zurückbleiben. Dasselbe geschieht oft auch mit der Zone III, so dafs dann ein Verhalten, wie es bei

Scabiosa lucida Vill. die Regel ist, resultirt. In einigen Köpfchen fand ich sogar die innersten Blüten zuerst geöffnet. In allen diesen Fällen ist nun auch nicht mehr das ganze Köpfchen einmal rein männlich und nachher ganz weiblich. — Diese Abweichungen von der gewöhnlichen centripetalen Aufblühungsart, die erst bei genauer Untersuchung zahlreicher Köpfchen auffallen, sind in den Schemata der Fig. 6, 7, 8 und 9 dargestellt.

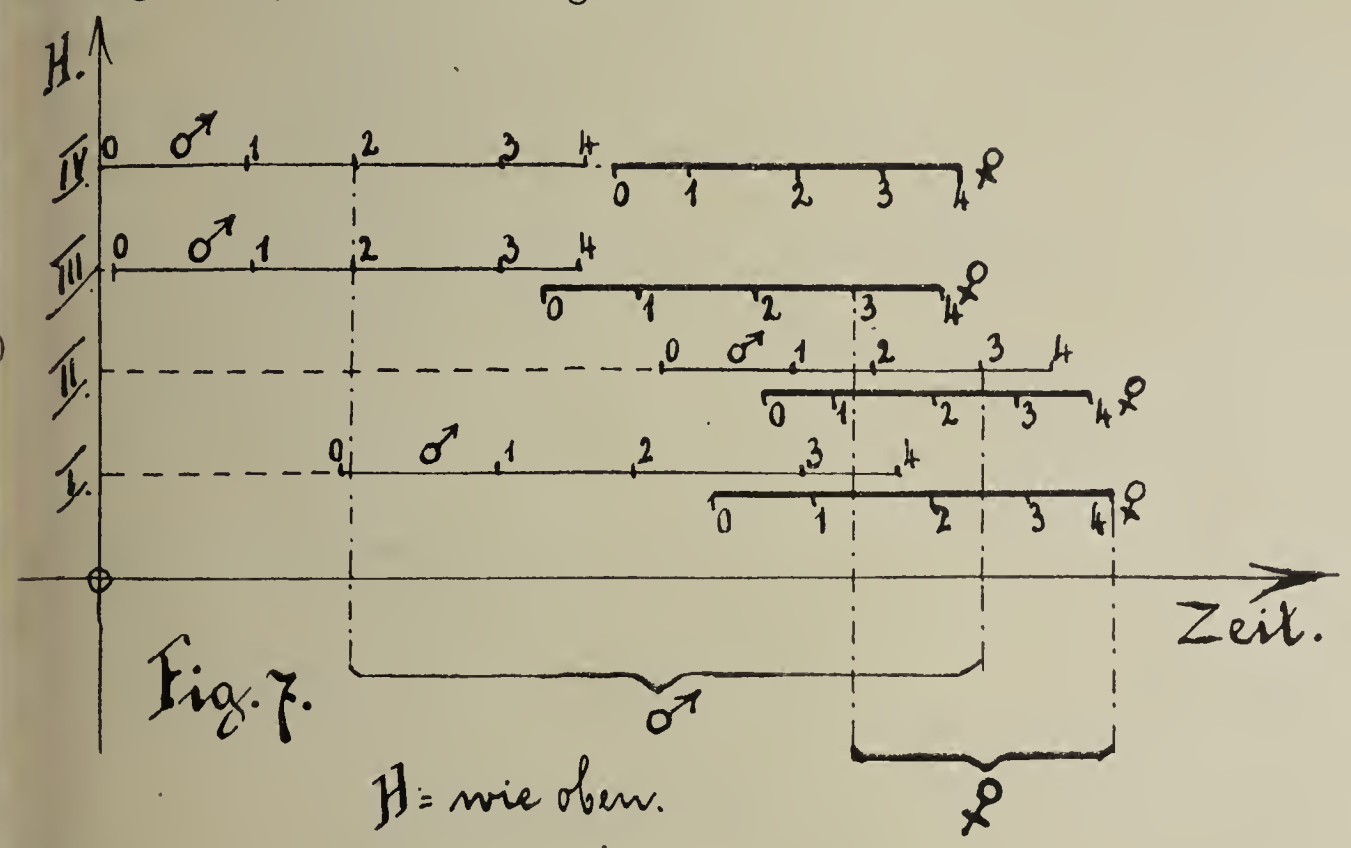

Fig. 7.

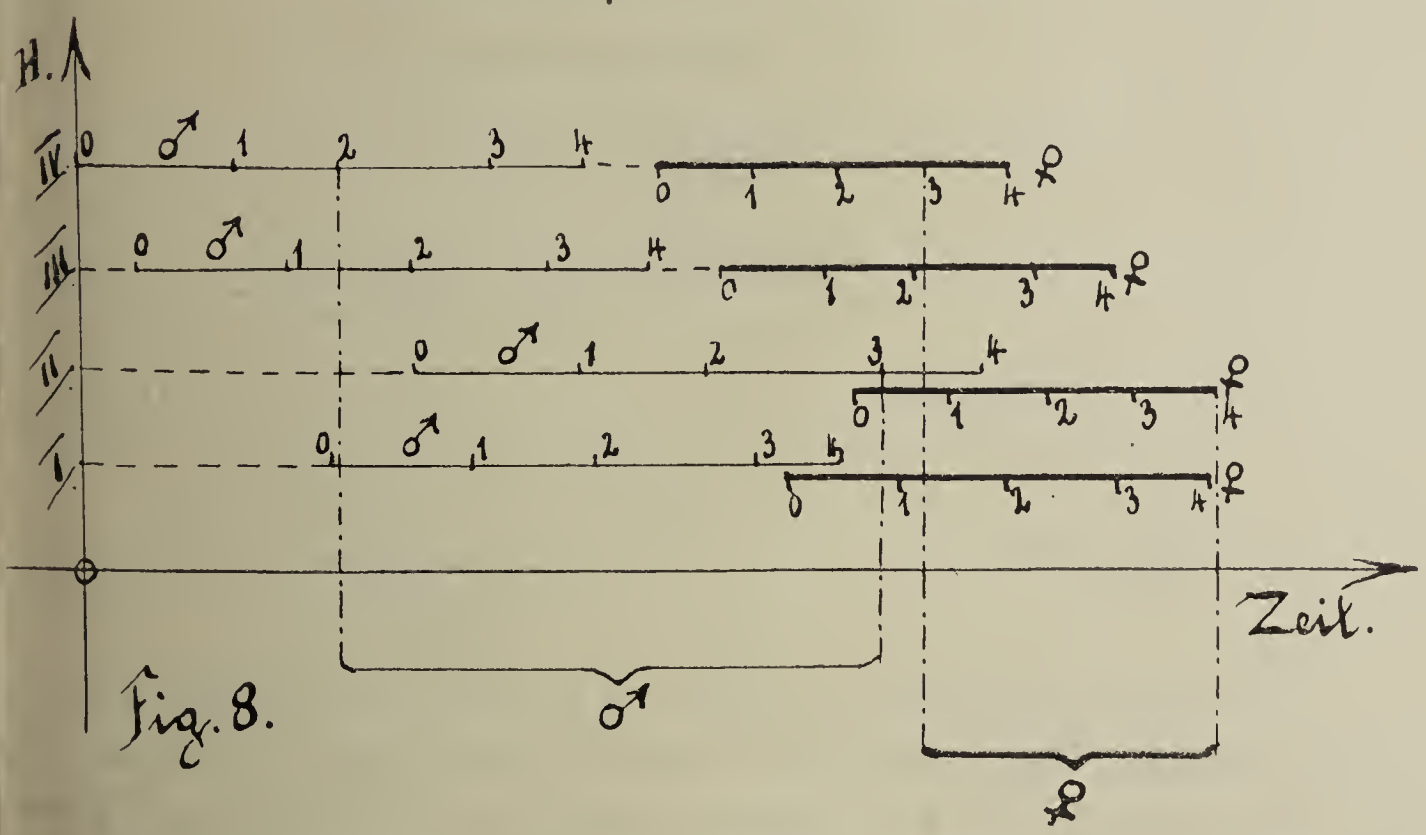

Fig. 8.

Diese Darstellungen beziehen sich auf Beobachtungen, die ich in den Wiesen beim „Sonnenberg“ (Zürich) machte, während die Schemata in Fig. 10, 11 und 12 auf Grund von Untersuchungen in der Wiese vor dem Anatomiegebäude in Zürich konstruiert

wurden. (Die jeder Darstellung beigesetzte Zahl gibt die Anzahl von Blütenköpfchen an, bei denen das betreffende Verhalten konstatiert wurde.)

(42)

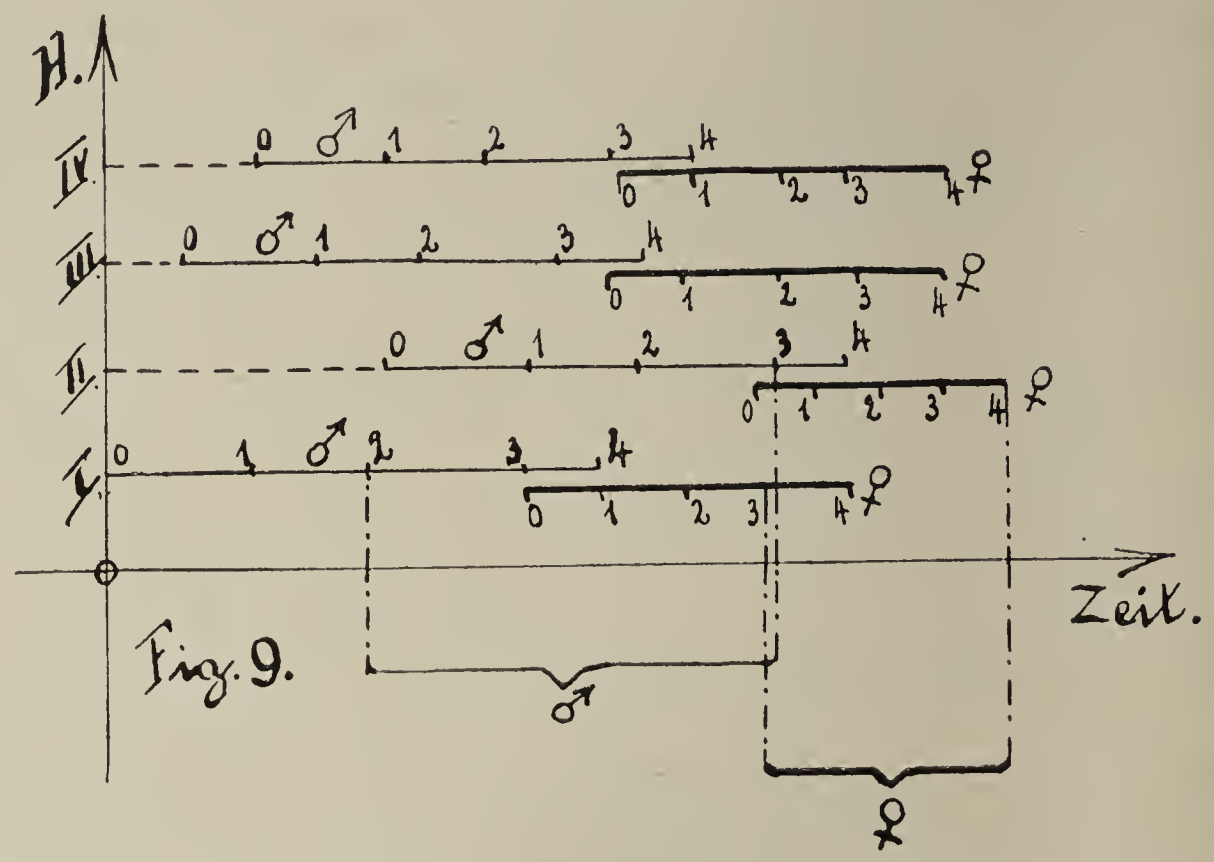

Fig. 9.

(24)

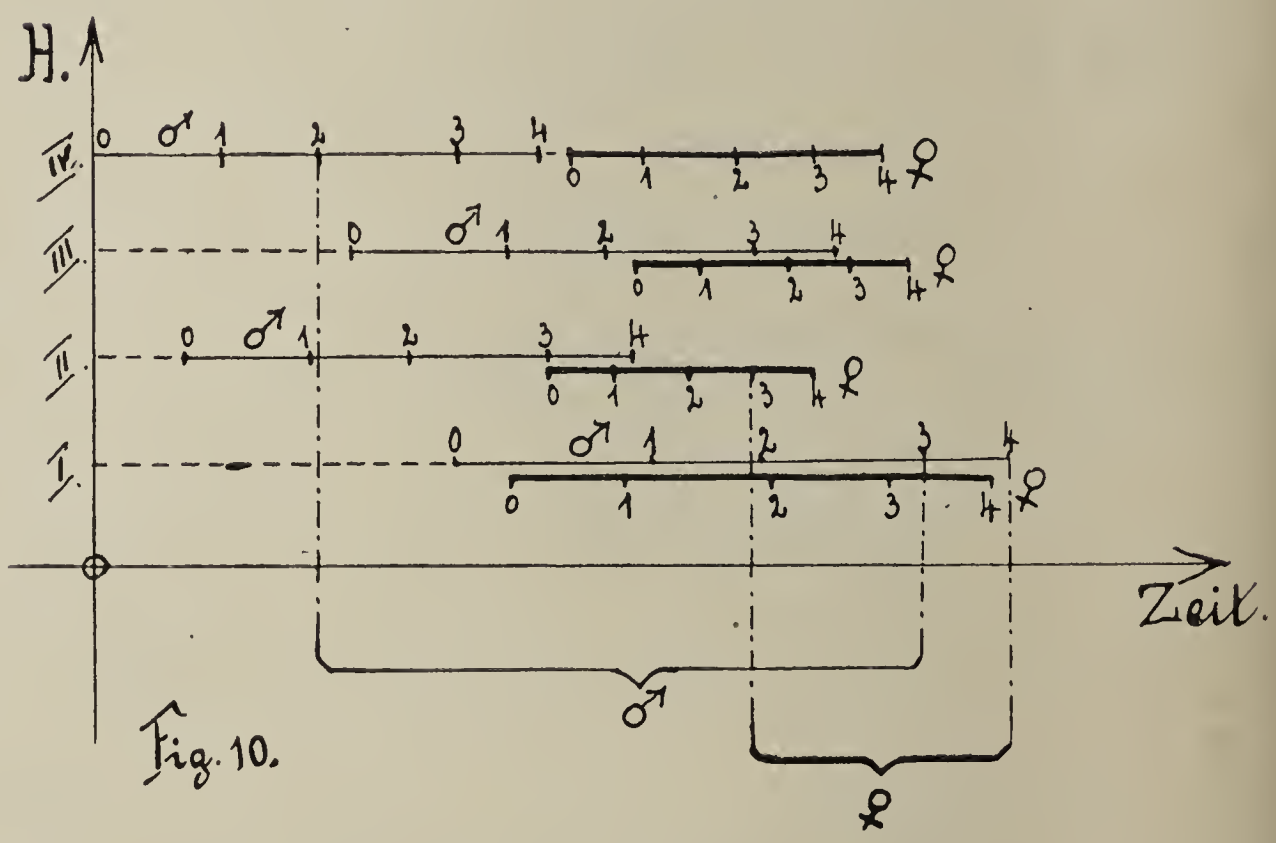

Fig. 10.

Das oben geschilderte, schon von H. Müller beschriebene normale Verhalten der Blütenköpfe habe ich bei diesen Exemplaren gar nie vorgefunden. Ich war natürlich genötigt, oft einige Fälle in diese Darstellungen hinein zu pressen, andere aber wegzulassen, da nicht die Schemata aller Übergänge wiedergegeben werden konnten.

Alle gezeichneten Schemata lehren uns, dafs Aufblühungsfolge und Dichogamieverhältnisse dieser *Dipsaceen*köpfchen enorme Abände-

rungen erleiden. Vergleichen wir diese graphischen Darstellungen mit den später für andere Arten aufgestellten, so sehen wir, dafs zwischen jenen ebenso grofse Unterschiede bestehen, als zwischen den Schemata ganz verschiedener Arten. Eine so enorme Variabilität in den zeitlichen Vorgängen im Köpfchen habe ich bis jetzt bei keiner andern *Dipsacee* wieder gefunden.

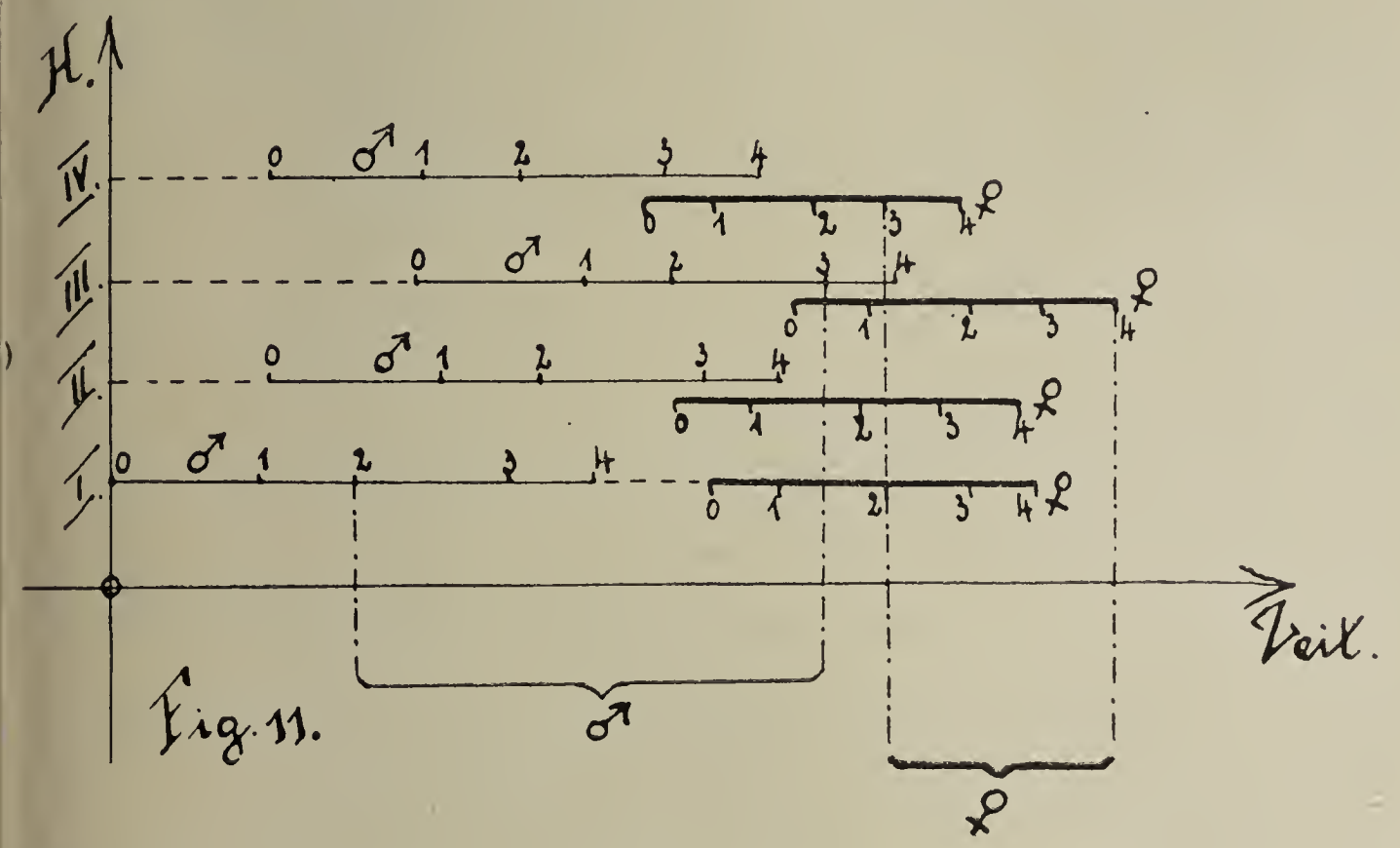

Fig. 11.

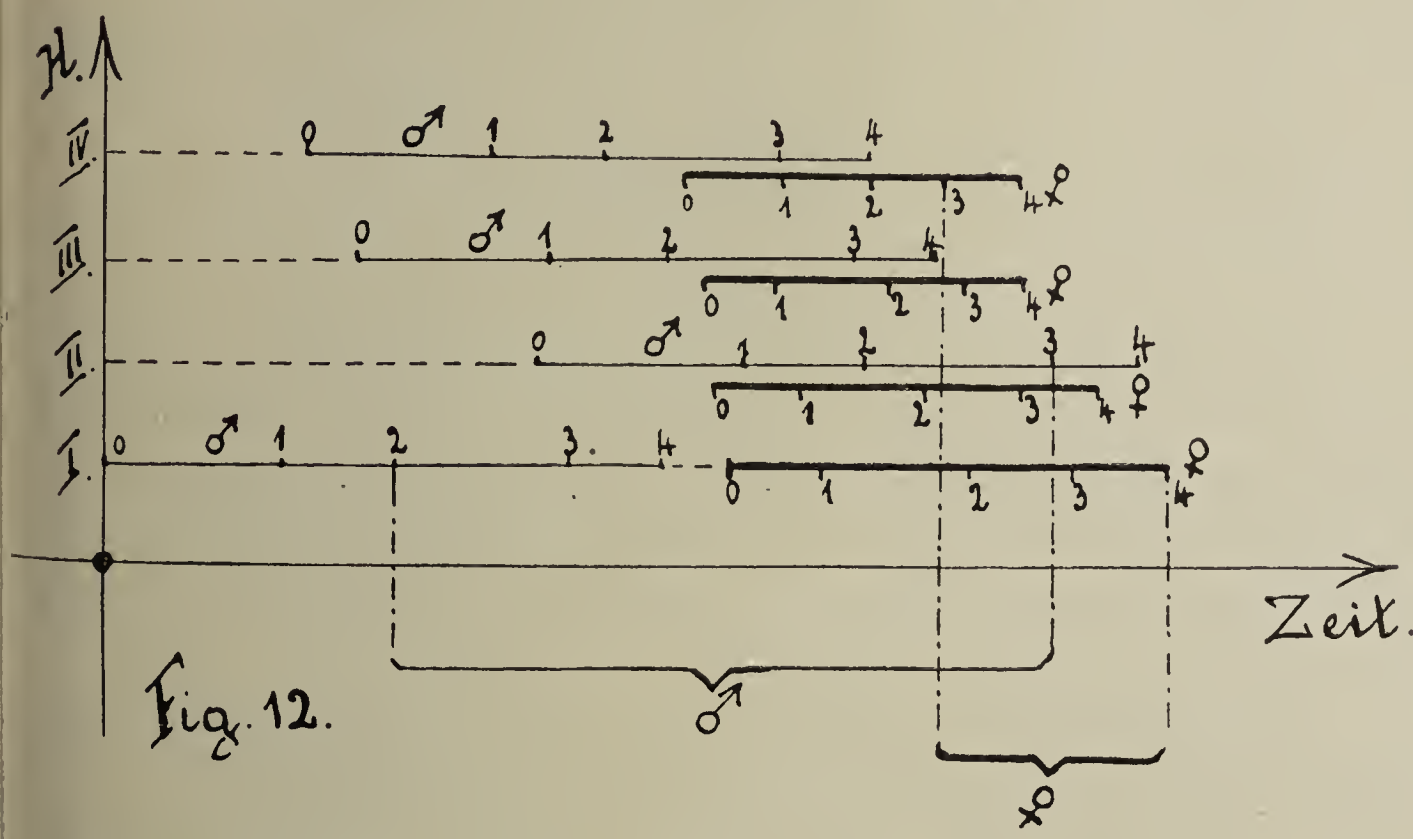

Fig. 12.

Wir ersehen aus den graphischen Darstellungen ferner, dafs bei den abnormen Köpfchen auch der Grad der Dichogamie der Einzelblüten von der ausgeprägtesten Form bis zum Verschwinden variiert.

Die Länge der Kelchborsten beträgt $^1/_2$—$^1/_3$ von der Länge der Krone [1]); Spreublätter fehlen.

4. Knautia silvatica, Duby. (Scabiosa silvatica L., Trichera silvatica Schrad.)

Ich untersuchte diese Art, über welche nur eine kurze blütenbiologische Notiz von Kirchner [2]) vorliegt, anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich und im August 1901 in der Umgebung des grofsen St. Bernhard (Wallis).

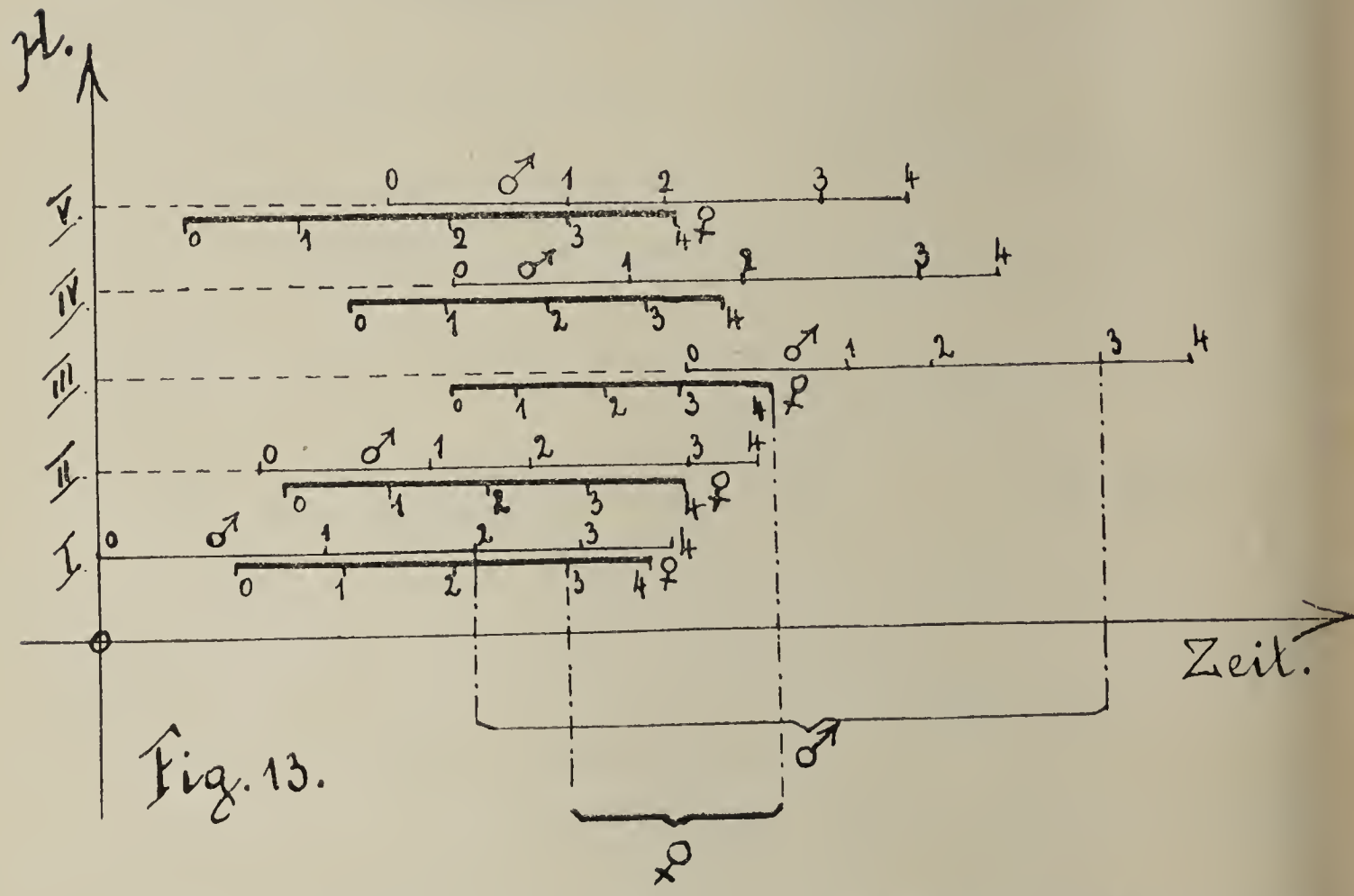

Fig. 13.

Am letztgenannten Orte fand ich nur zwittrige, im botanischen Garten dagegen rein weibliche und rein zwittrige Köpfchen. Die ersteren waren ebenso grofs wie die zwittrigen. Jedes Köpfchen ist von 14—17 in zwei Reihen stehenden Hüllblättern umgeben. Die Kelchborsten sind meist nicht so lang wie die Krone, aber länger als bei der vorigen Art.

Die Einzelblüten verhalten sich, wie auch Kirchner angibt, morphologisch und biologisch ganz ähnlich wie diejenigen von *K. arvensis Coult.* Sie sind ohne Ausnahme nach der Vierzahl gebaut. Die Krone ist ziemlich weit trichterig, nicht engröhrig. Der Griffel

---

1) Vergl. die Figuren in Knuth, Handbuch Bd. II, Teil 1 pag. 558. — H. Müller, Befr. pag. 368.

2) Flora von Stuttgart pag. 680.

ragt weit aus der Öffnung der Krone heraus. Die Narbe ist grofs und rund. Die Länge der gestreckten Randblüten der weiblichen Köpfchen beträgt 9—10, diejenige der Randblüten der zwittrigen Köpfchen dagegen 13—14 mm. Die Blütchen der inneren Kreise nehmen in den beiderlei Köpfchen von aufsen nach innen regelmäfsig und langsam an Länge ab, so haben die Blüten des zweiten Kreises bei den beiderlei Köpfchen noch eine Länge von 8—9, diejenigen der centralen Blütchen noch eine solche von 6—7 mm. Die weiblichen Köpfe unterscheiden sich also von den zwittrigen dadurch, dafs ihre Randblüten morphologisch nicht so stark von den inneren Blüten abweichen, d. h. dafs der Habitus des ganzen Köpfchens weit weniger strahlig ist. Die Randblüten der weiblichen Köpfe weichen aber auch in ihrem zeitlichen Verhalten nicht so stark von den andern Blütchen ab, d. h., sie öffnen sich nicht so lange vor den übrigen Blütenkreisen, wie dies in den zwittrigen Köpfchen der Fall ist.

Für das zeitliche Verhalten des Köpfchens gilt das Schema der Fig. 13.

Demselben wurde folgende Zoneneinteilung des Köpfchens zugrunde gelegt:

Die	1. Reihe (Randblüten)	wird	bezeichnet	als	Zone	I
„	2. (und 3.) Reihe	„	„	„	„	II
„	3. (oder 4.) „	„	„	„	„	III
„	5. (oder 4.) „	„	„	„	„	IV
„	2 innersten	werden	„	„	„	V

Hiernach sind also im selben Köpfchen stark protogyne (Zone III, IV und V), schwach protrandrische (die Randblüten) und ganz homogame Blüten (Zone II) vereinigt. Aus dem Centrum des Köpfchens, wo doch nicht einmal die am stärksten protogynen Blütchen stehen, habe ich Exemplare gezeichnet, deren Narbenkopf schon ziemlich weit aus der noch schwach zygomorph gebauten Krone herausragte, während die Staubfäden sich noch in der gekrümmten Knospenstellung befanden und die grofsen Antheren noch weit unten im Krontrichter zurückhielten.

Wie wir aus der Figur sehen, beginnt das Aufblühen in der Randzone und gleich nachher in der Mitte des Köpfchens. Von der Mitte aus schreitet nun die Aufblühungswelle nach aufsen weiter, (wenn wir nämlich von dem zweiten Blütenkreis absehen, der gewöhnlich, aber durchaus nicht immer, sofort nach dem ersten aufblüht und also eigentlich noch zur Zone I zu rechnen ist) ohne dafs dieser centrifugalen Welle eine centripetale von aufsen her entgegenkommt,

wie bei manchen anderen *Dipsaceen*köpfchen *(Scabiosa atropurpurea L., Cephalaria tatarica Schrad.)*. So besteht die 3. resp. 4. Reihe (Zone III) noch aus Knospen, wenn die centralen Blüten (Zone V) schon auf dem Höhepunkt ihrer Anthese stehen und die Randblüten bereits zu verwelken beginnen.

Aus der oben gegebenen graphischen Darstellung ist auch zu entnehmen, dafs die weiblichen Stadien von allen Einzelblüten des Köpfchens ziemlich gleichzeitig durchlaufen werden (die Zeit, die dazu erforderlich ist, ist wie in den früheren Figuren mit ♀ bezeichnet), während die männlichen Zustände über einen viel gröfseren Zeitraum (♂) verteilt sind. In dem 1. Blütenkreis (Randblüten) herrscht eine ziemlich grofse Variabilität: in einzelnen Köpfchen sind diese Blüten schwach protrandrisch, in anderen homogam, selten sogar schwach protogyn; immer blühen sie jedoch um die gleiche im Schema dargestellte Zeitdauer früher auf, als die Blütchen des 2. Kreises.

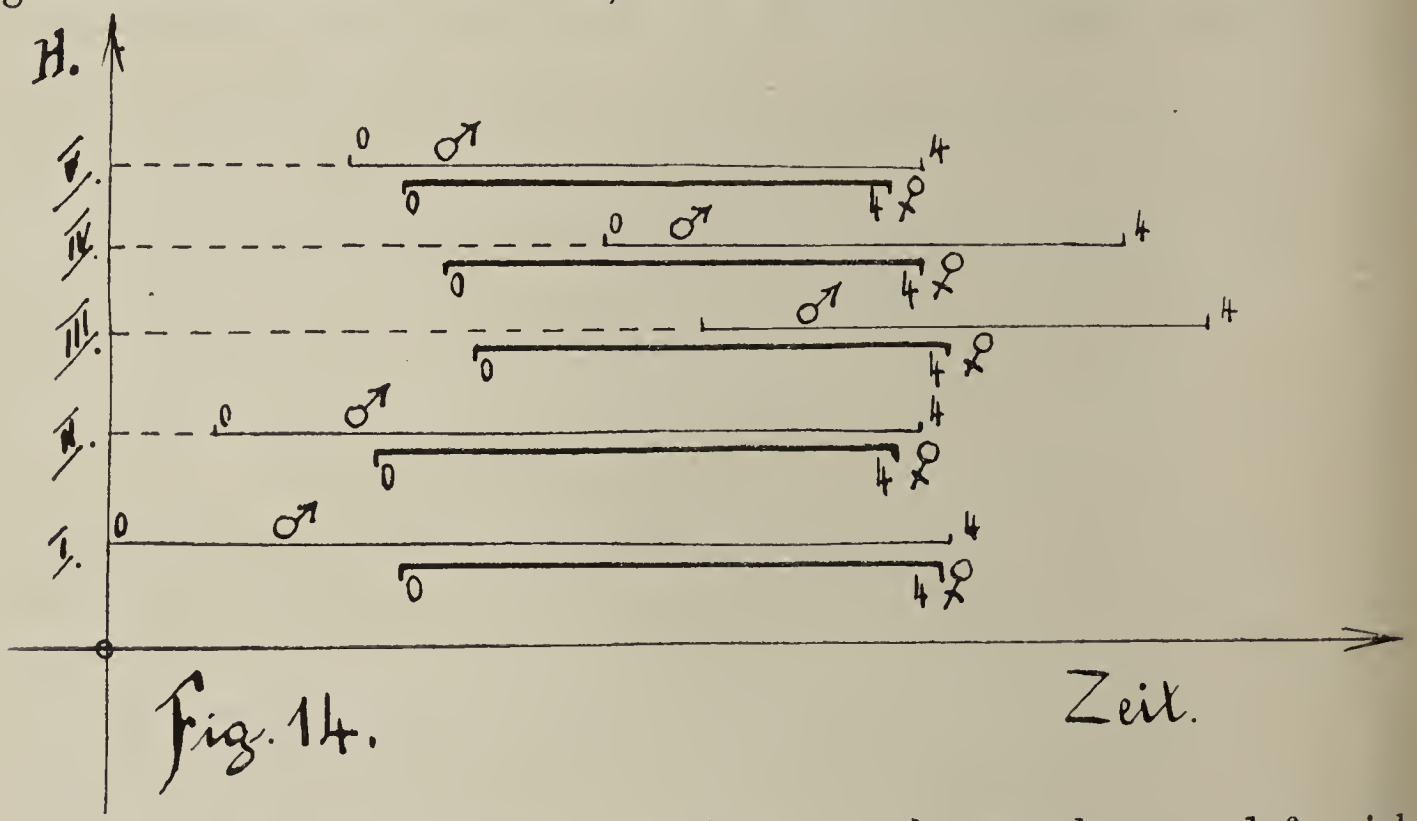

Fig. 14.

Aus der Figur können wir ferner noch entnehmen, dafs nicht etwa, wie man nach den Beschreibungen der bisher betrachteten Arten glauben möchte, der Grad der Dichogamie der Blütenkreise direkt abhängig ist von der Zeit ihres Aufblühens; denn in diesem Fall müfste nur die am spätesten aufblühende Zone III stark von der Homogamie resp. Protrandrie der Randzone abweichen, nicht aber auch die sich bald nach den Randblüten öffnende Mitte des Köpfchens (Zone V). Wenn ein solcher direkter Zusammenhang zwischen dem Grad der Dichogamie und der Zeit des Aufblühens der verschiedenen Kreise des Köpfchens bestände, so würde das Schema von *K. silvatica Duby* etwa so aussehen wie es Fig. 14 veranschaulicht.

Folgende Beobachtung, die ich im botanischen Garten in Zürich machte, zeigt noch deutlicher, dafs wirklich kein direkter Zusammenhang zwischen jenen beiden Erscheinungen besteht. Ich sah nämlich am genannten Ort einige wenige Köpfchen, an denen schon die Blüten des 2. Kreises zeitlich so stark zurückblieben, wie an den soeben beschriebenen Köpfchen die Blüten des 3. und 4. Kreises. Dennoch waren aber jene nicht etwa stark protogyn, sondern vollständig homogam, gerade wie in den zuerst beschriebenen Köpfchen mit der gewöhnlich vorkommenden Art des Aufblühens. Für diese seltenen Köpfchen gilt also etwa die folgende graphische Darstellung (Fig. 15). (Diese nur nach den wenigen vorhandenen Exemplaren und direkt an Ort und Stelle konstruierte Figur kann keinen Anspruch auf grofse Genauigkeit machen.)

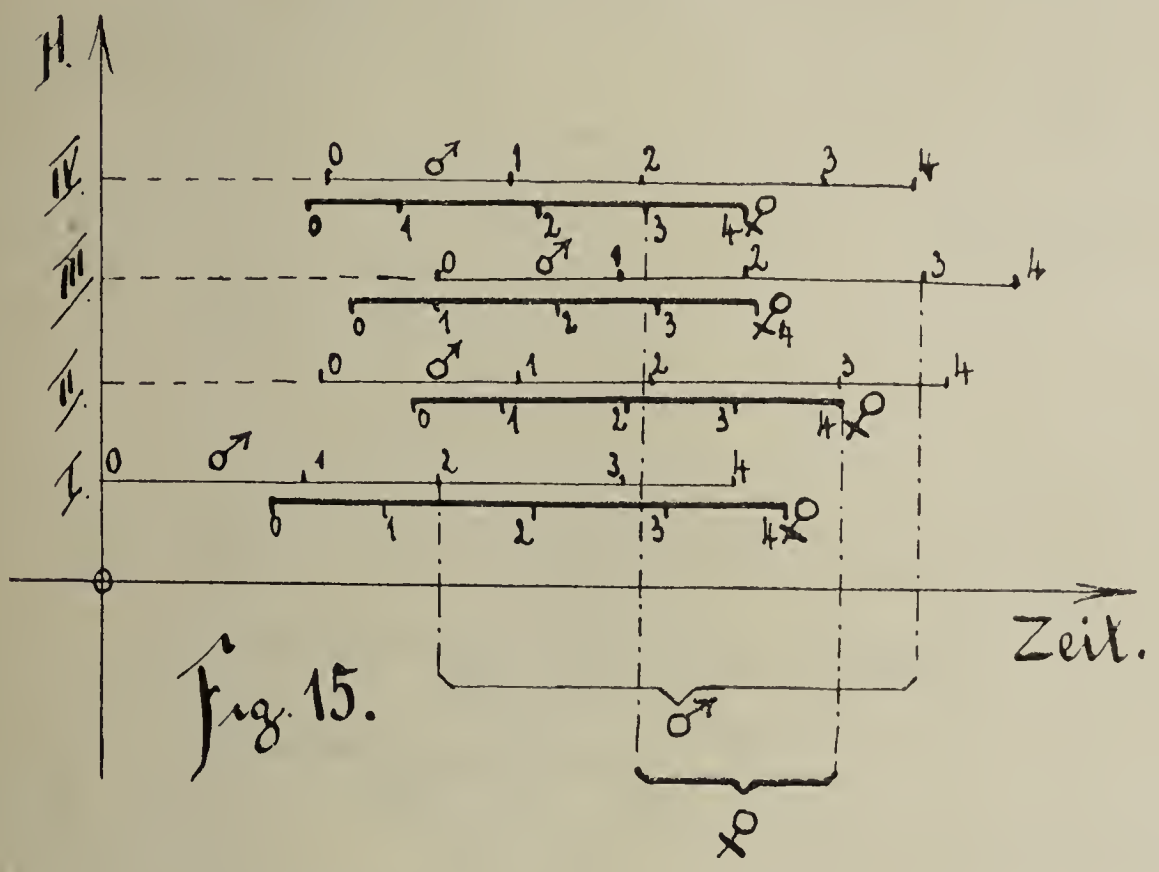

Fig. 15.

1. Kreis . . . . . Zone I
2. (u. 3.) Kreis . . . „ II
3. (u. 4.) „ . . . . „ III
(4.) 5., 6., 7. Kreis . „ IV

In der Umgebung des grofsen St. Bernhard fand ich einzelne, gewöhnlich etwas dunkler gefärbte Blütenköpfe, welche wieder ein anderes Verhalten zeigten (Fig. 16).

Dieselbe Zoneneinteilung wie bei dem vorausgehenden Schema.

Diese Beobachtung spricht natürlich noch mehr gegen einen direkten Zusammenhang zwischen der Zeit des Aufblühens der einzelnen Zonen und dem Grad der Dichogamie.

Am zuletzt genannten Orte beobachtete ich aufserdem noch Köpfe mit der in Fig. 17 dargestellten Aufblühungsweise. (Zoneneinteilung wie in den beiden letzten Darstellungen.)

Die protogynen Blüten der Zone IV weisen also in dieser Figur sogar ein starkes neutrales Zwischenstadium auf.

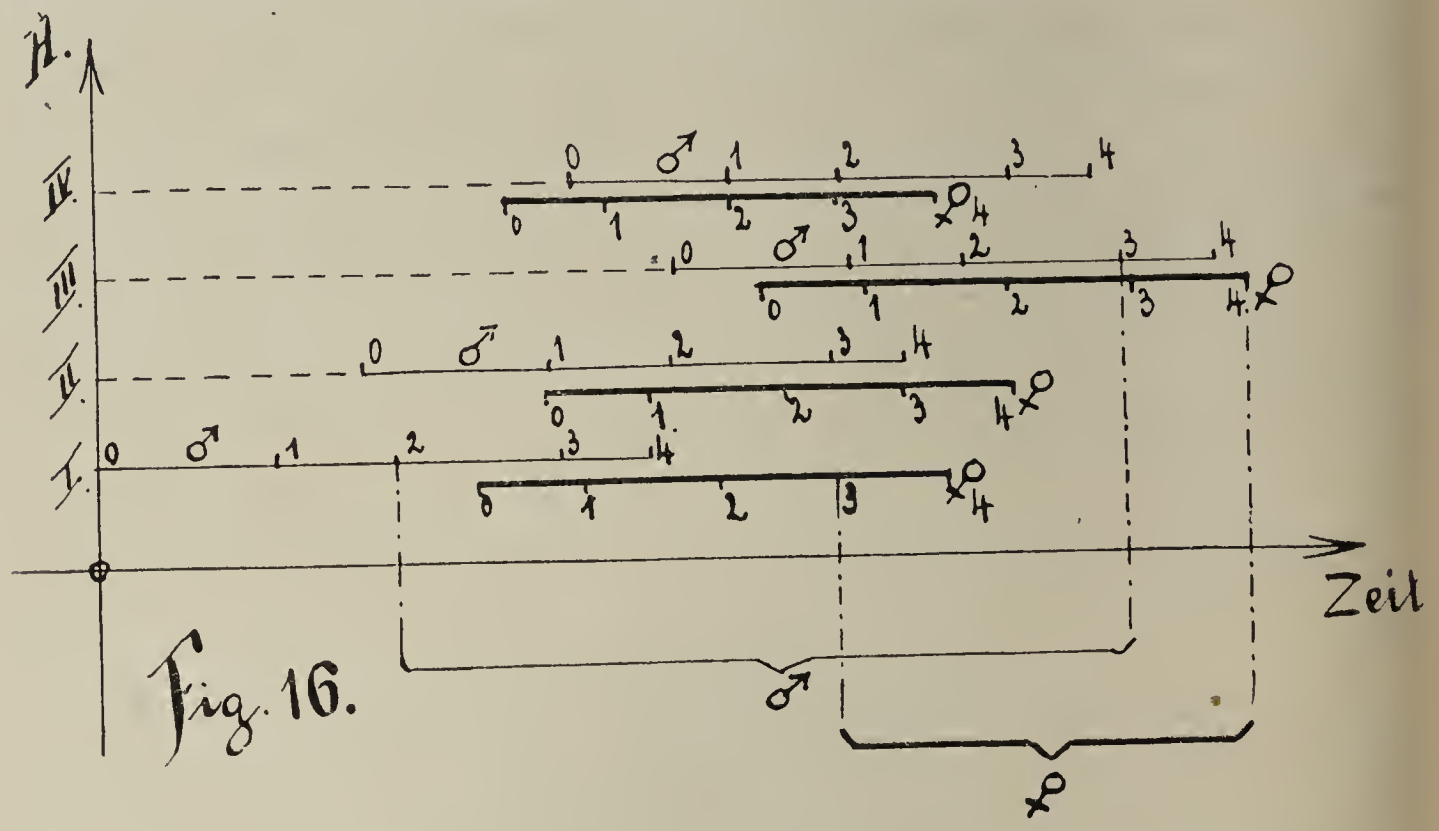

Fig. 16.

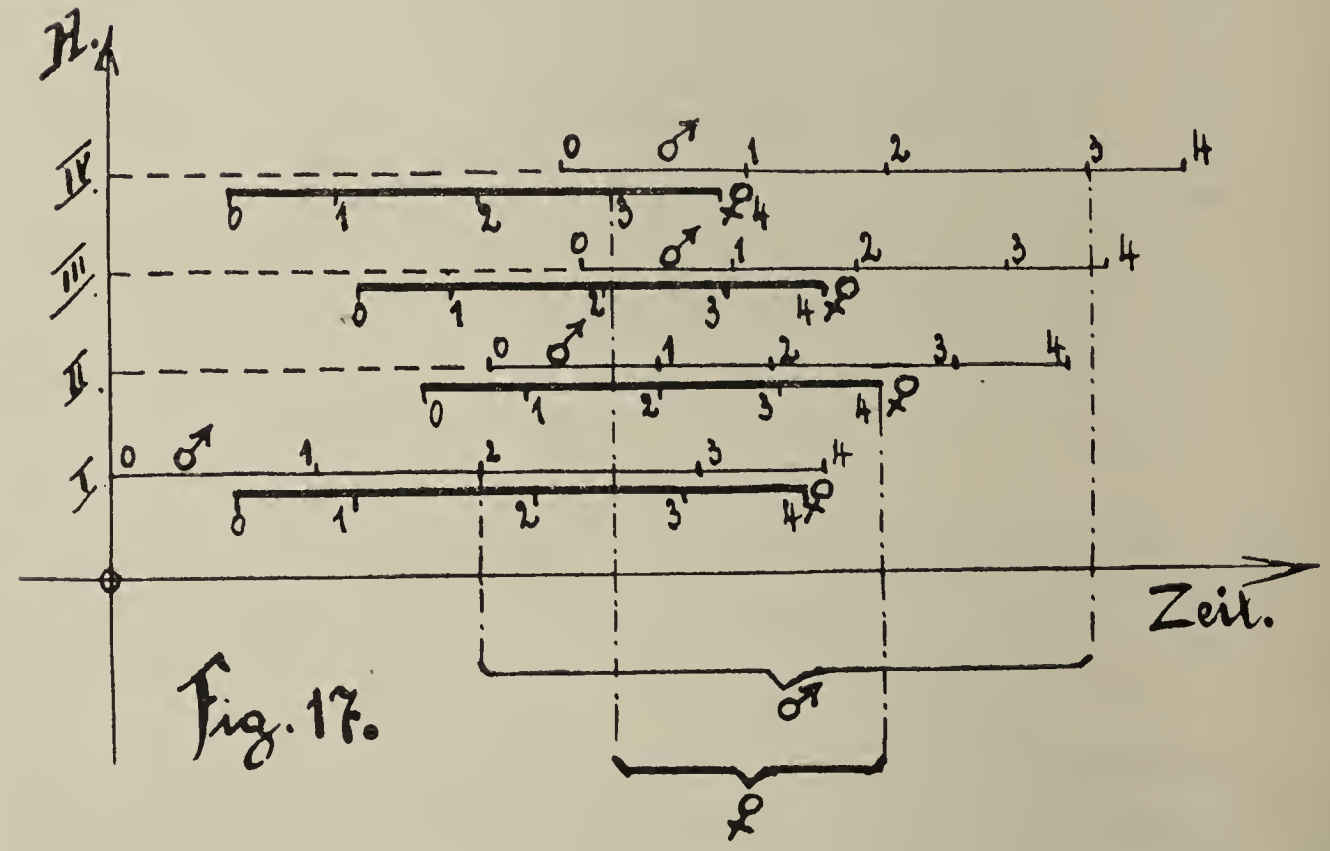

Fig. 17.

In zahlreichen Köpfchen aus dem botanischen Garten in Zürich beobachtete ich einzelne zwischen die anderen eingeengte rudimentäre Blütchen. Dieselben fanden sich in den verschiedensten Teilen des Köpfchens, aber immer nur einzeln, fast nie zu mehreren beieinander.

5. Scabiosa (Knautia) graminifolia L.

Ich untersuchte die Blütenköpfe dieser blütenbiologisch noch nicht beschriebenen Art im Juli 1901 im botanischen Garten und im Garten des Herrn Froebel in Zürich.

Die lila gefärbten Köpfchen bestehen aus ca. 6 Reihen von einzelnen Blüten und werden von ca. 10 in einer Reihe stehenden behaarten Hüllblättern umrahmt, weche nach innen ganz allmählich in die ihnen sehr ähnlichen, nur etwas kürzeren Spreublätter übergehen. Der Durchmesser eines Blütenkopfes beträgt 35—50 mm, die Zahl der Randblüten 8—11. Über die Gröfsenverhältnisse der einzelnen Blüten geben die folgenden Zahlen Aufschlufs:

	Länge der in eine Richtung ausgestreckten Krone in mm	Länge der Kronröhre in mm	Unterschied zwischen dem längsten und dem kürzesten Kronzipfel in mm	Weite des Blüteneingangs in mm	Länge der Kelchborsten in mm
1. Reihe Randblüten	19	6—7	10—11	2	2—3
2. Reihe . .	10		2	2—3	3
Innerste Blüten .	8—9		1—2	3	5—6

Hier, wie auch bei den Angaben aller andern Beschreibungen beziehen sich sämtliche Längenzahlen auf die Blütchen ohne den Fruchtknoten.

Wie aus diesen Zahlen hervorgeht, unterscheiden sich die zygomorphen, stark strahlig gebauten Randblüten in ihren Dimensionen sehr stark von allen andern. Auch zeitlich verhalten sie sich, wie wir sogleich sehen werden, sehr verschieden von allen übrigen Blütchen des Köpfchens.

Ich wählte die folgende Zoneneinteilung:

1. Kreis . . . . . Zone I
2. „ . . . . . „ II
3. (und 4.) Kreis . . . . . „ III
(4.) 5. und (6.) Kreis . . . . . „ IV

und erhielt die in Fig. 18 veranschaulichte graphische Darstellung.

Hier scheint, im Gegensatz zu *K. silvatica Duby,* eher etwas wie ein korrelativer Zusammenhang zwischen dem Grad der Dichogamie und der Aufblühungszeit zu bestehen, wenigstens zeigen die Blütenkreise hinsichtlich der Dichogamie eine um so stärkere Abweichung vom Zustand der zuerst aufbrechenden stark protrandrischen

Blüten, je später sie ihre Anthese beginnen. In ganz wenigen Fällen waren allerdings die Blüten der Zone II noch stärker verzögert als diejenigen der Zone III, aber trotzdem sogar noch schwach protrandrisch, so dafs für diese Blütenköpfe dann etwa die in Fig. 19 veranschaulichte graphische Darstellung zutreffen dürfte. (Diese Figur wurde nur aus wenigen beobachteten Blütenköpfen abgeleitet und erhebt keinen Anspruch auf Genauigkeit.)

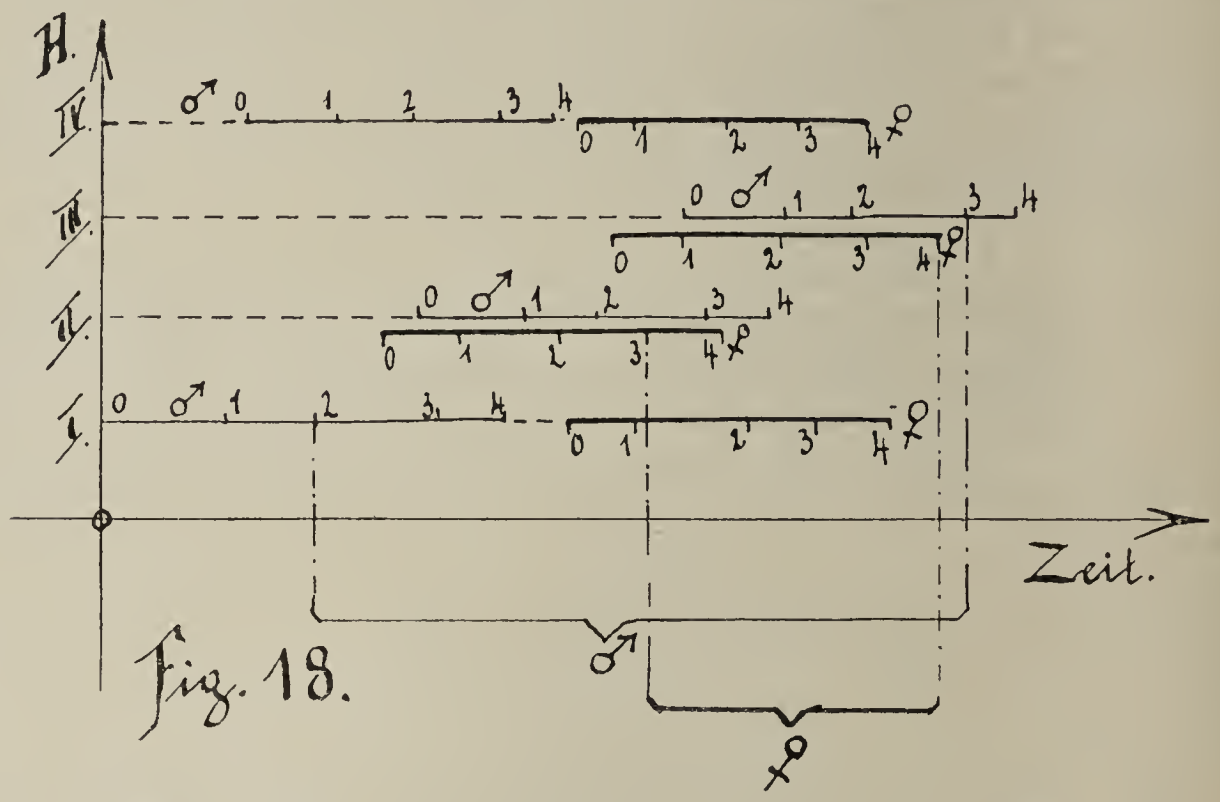

Fig. 18.

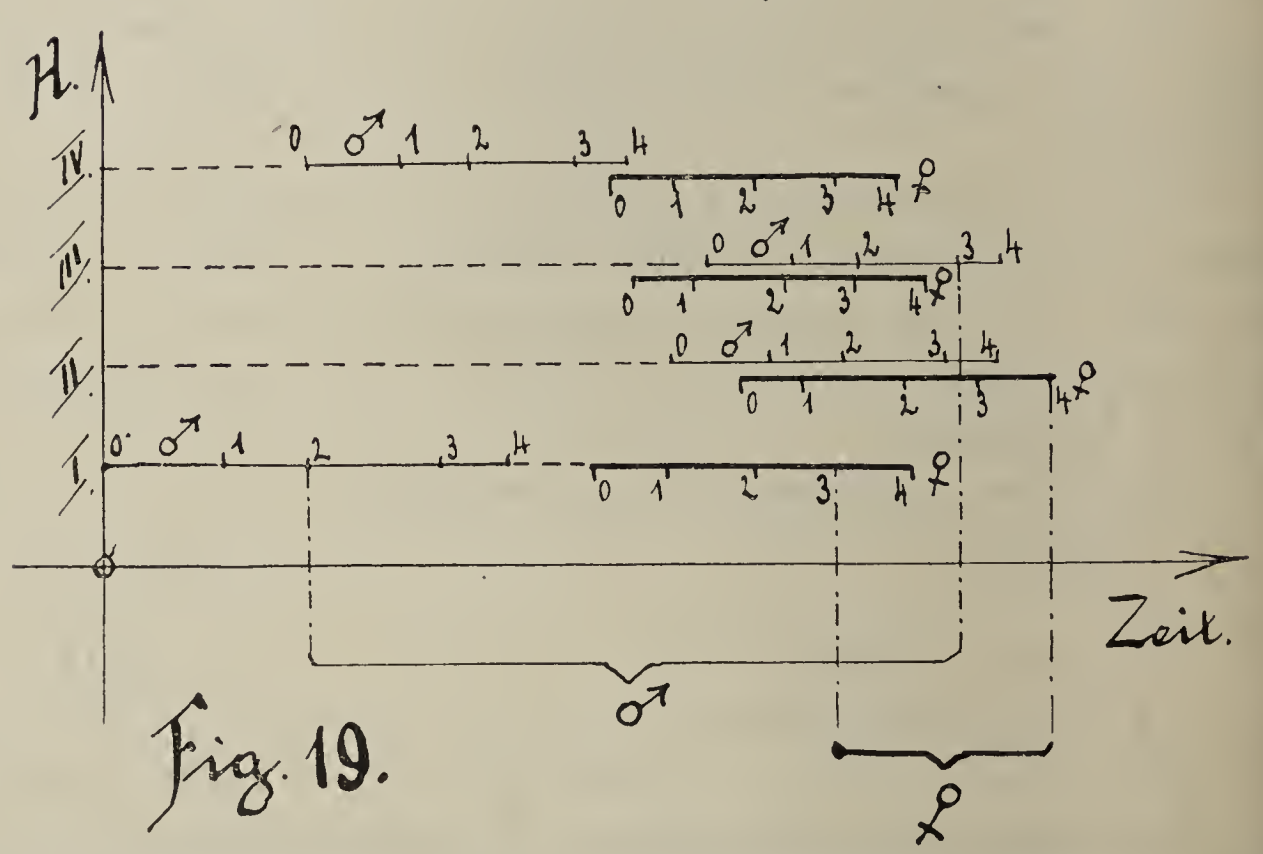

Fig. 19.

Aus beiden Figuren ist dagegen sehr deutlich ein anderes Gesetz abzulesen: Die früh aufblühenden Zonen der *Dipsaceen*köpfchen haben genügend Zeit zur Verfügung, um ihre Blüten langsam zu entwickeln. Sie rücken daher ihre Geschlechtszustände weit aus-

einander, d. h. sie werden stark dichogam, während die später und besonders die zuletzt aufbrechenden Einzelblüten homogam bleiben müssen. Ferner ersehen wir aus beiden Darstellungen wiederum, wie die männlichen Zustände der Blüten über einen bedeutenden Zeitraum verteilt sind, während die weiblichen Zustände alle ziemlich gleichzeitig durchlaufen werden. Dieses Gesetz, seine Ursache und seine Ausnahmen haben wir schon oben besprochen.

6. Scabiosa Columbaria L.

Die Blüteneinrichtungen dieser Art wurden von Sprengel[1]) und von Knuth[2]) beschrieben. Ich kann den Angaben dieser beiden Forscher noch folgende, anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich gemachten Beobachtungen beifügen:

Die Zahl der Einzelblüten im Köpfchen betrug an den von mir untersuchten Exemplaren im Mittel 85. Ich sah nur fünfzählige Einzelblütchen. In den ca. 17, als Schauapparat funktionierenden stark strahligen Randblüten waren die männlichen Sexualorgane oft verkümmert. Auch die innersten Blütchen des Köpfchens sind noch etwas zygomorph gebaut, d. h., es kommt auch in diesen noch ein Kronlappen vor, der etwas länger als die übrigen, dabei aber nach den verschiedensten Richtungen hingewendet ist. Die Länge der Randblüten (wie immer ohne Fruchtknoten) beträgt 8—9, die der centralen Blüten 5—6 mm. Die letzteren haben, absolut gemessen etwas engere, im Verhältnis zur Länge aber bedeutend weitere Kroneingänge. Die Kelchborsten sind kürzer als bei den beiden vorigen Arten, nehmen aber nach der Mitte des Köpfchens hin regelmäfsig an Länge zu.

Im Köpfchen von *S. Columbaria L.* kommen 7—9 Blütenkreise vor. Wir verwenden die folgende Zoneneinteilung:

Die Randblüten	Zone	I
der 2. Kreis	„	II
„ 3. (und 4.) Kreis	„	III
„ 4. (oder 5.) „	„	IV
die Centralblüten	„	V

So erhalten wir als Darstellung des Grades der Dichogamie und der Zeit des Aufblühens der einzelnen Zonen im Köpfchen Fig. 20.

---

1) Entdecktes Geheimnis der Natur.
2) Nordfriesische Inseln.

Sämtliche Blüten sind hienach ausgeprägt protrandrisch, selbst die innersten besitzen noch ein ganz kurzes neutrales Zwischenstadium. Auch hier scheint ein direkter Zusammenhang zwischen Aufblühungszeit und Dichogamie zu bestehen. Die früher entwickelte und meist auch etwas stärker dichogame Zone besteht immer nur aus einem, gewöhnlich dem 4. Blütenkreis.

Die äufseren Umrifsformen der Köpfchen verändern sich während der Anthese in ganz ähnlicher Weise wie bei *Scabiosa lucida Vill.* und zahlreichen andern *Dipsaceen* entsprechend ihres zeitlichen Verhaltens.

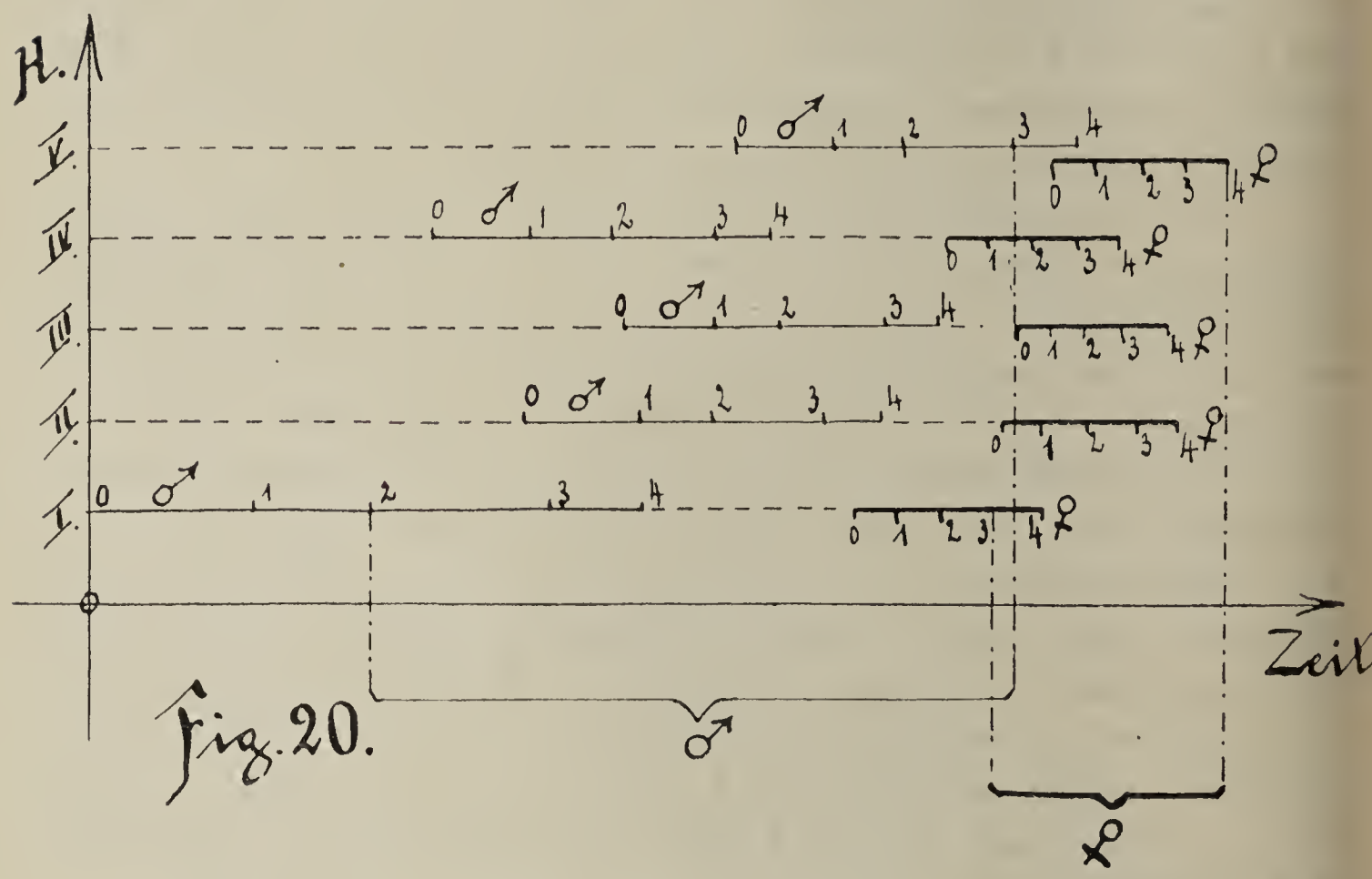

Fig. 20.

Für zahlreiche andere, Herbarmaterial [1]) aus der Umgebung von Zürich entnommene Köpfchen erhielt ich durch Anwendung derselben Zoneneinteilung eine etwas andere Darstellung (Fig. 21).

In diesen Blütenköpfchen schreitet die Aufblühungswelle von aufsen nach innen regelmäfsig vor.

In den zuerst beschriebenen Blüten mit einer frühzeitig aufbrechenden Zone (IV) besitzt der Blütenboden an der Stelle dieser frühblühenden Zone eine viel stärkere Krümmung als weiter gegen innen und weiter gegen die Randblüten hin. Da aus diesem Grunde

---

1) Nur ganz ausnahmsweise ist getrocknetes Material für diese Studien noch verwendbar, Alkohol- oder Formalpräparate dagegen habe ich wiederholt zu allerlei Nachträgen und Berichtigungen verwenden können.

die Blütchen der Zone IV sich weit ungehinderter entfalten können als die über oder unter ihnen stehenden, so ist frühzeitiges Öffnen verständlich. Wir können uns auch erklären, warum (vgl. die erste graphische Darstellung von *S. Columbaria L.*) die Zonen III und II stark verzögert sind: Die Krümmung des Blütenbodens ist hier sehr gering und dann wird der Raum durch die grofsen und horizontal stehenden, infolge der Kraft der ursprünglichen centripetalen Aufblühungsart rasch wachsenden Randblüten, die zudem nach oben, gegen die Lichtquelle hindrängen, noch mehr verengert. Der Druck, den die Randblüten dadurch nach oben ausüben, pflanzt sich noch um einige Blütenkreise weiter fort. Da wo er nicht mehr wirkt und wo sich zudem der Blütenboden etwas stärker wölbt, bildet sich jene früher blühende Zone II. Diese Auffassung kann hier allerdings noch nicht bewiesen werden, doch wird jeder aufmerksame Beobachter der Blütenköpfe von *S. Columbaria L.* und anderer ähnlich aufblühender *Dipsaceen* die grofse Wahrscheinlichkeit, welche sie für sich hat, zugeben müssen.

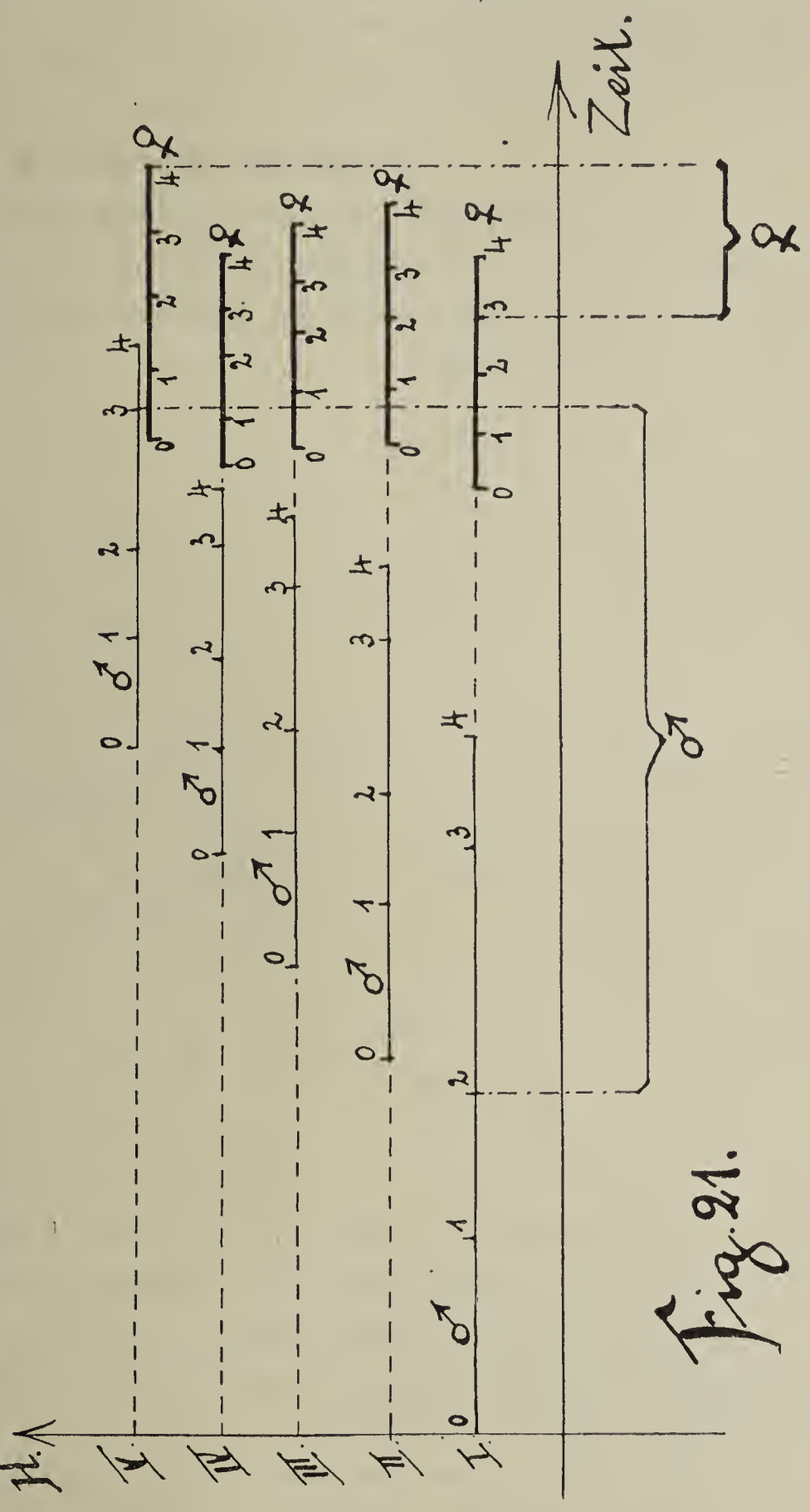

Fig. 21.

Einen Beweis dafür, dafs besonders das Licht sehr tiefgreifende Wirkungen auf die Entwicklung der *Dipsaceen*köpfe ausübt, erblicke

ich in der schon bei *Scabiosa lucida Vill.* (siehe oben) mitgeteilten und auch bei *S. Columbaria L.* und andern Vertretern der Familie wiederholt beobachteten Erscheinung, dafs Blütenköpfe, welche infolge stark schiefer Stellung der ganzen Pflanze, an steilen Abhängen etc. auf der unteren Seite weniger reichlich von jenem Agens umflutet werden, sich auf dieser Seite auch viel später oder gar nicht öffneten.

7. Scabiosa ochroleuca L.

Untersucht von Schulz[1]) und Comes. Meine Beobachtungen wurden am 15.—17. August 1901 im botanischen Garten in Zürich und im März 1901 an Herbarmaterial verschiedener Herkunft gemacht.

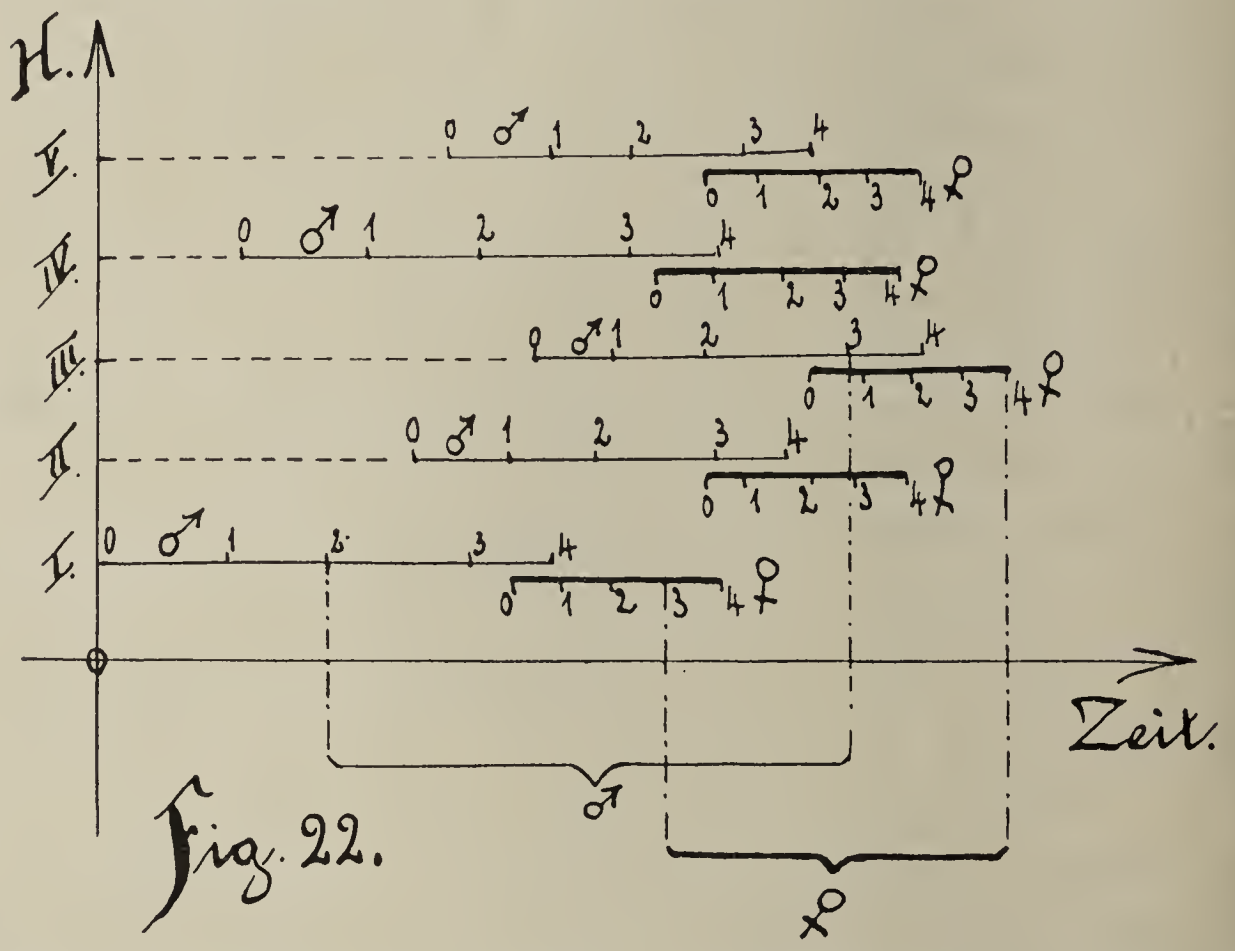

Fig. 22.

Die Randblüten unterscheiden sich schon von den Blüten der 2. Reihe sehr stark durch ihre bedeutendere Gröfse und den stark ausgeprägten zygomorphen Bau, so dafs der ganze, schwefelgelb gefärbte Blütenkopf, dessen Durchmesser 20—25 mm beträgt, einen stark strahligen Habitus gewinnt.

Die Länge der gestreckten Krone der Randblüten beträgt 11, diejenige der centralen Blüten 5—6 mm. Alle, besonders die inneren Blüten haben einen ziemlich weiten Eingang. Die Kelchborsten der Randblüten sind halb so lang wie die Kronröhre derselben, während

---

1) Beitr. II pag. 192.

die Borsten der centralen Blüten die Länge der Krone vollständig erreichen.

Auch hier entwickeln sich die Staubblätter langsam nacheinander, so dafs das männliche Stadium jeder Einzelblüte länger dauert, als das weibliche. Über das Verhalten des Köpfchens in bezug auf das Aufblühen und den Grad der Dichogamie der einzelnen Kreise gibt die in Fig. 22 gegebene Darstellung Aufschlufs.

Derselben liegt die folgende Zonenteilung zugrunde:

1. Kreis (Randblüten)	Zone I
2. „	„ II
3.—5. Kreis	„ III
6. und 7. Kreis	„ IV
8. „ 9. „	„ V

Alle Blüten des Köpfchens sind also ungefähr gleich und zwar recht stark protrandrisch. Das Griffelende der Einzelblüte ist gewöhnlich noch kaum bis zum Kronsaum emporgewachsen, wenn die Antheren schon entleert sind, d. h., es sind meistens kurze neutrale Zwischenstadien zwischen die beiden Geschlechtszustände jeder Einzelblüte eingeschaltet.

Zuerst öffnen sich die Blüten der ersten, dann diejenigen der 3. Reihe und von dieser Zone (IV) wandert dann die Aufblühungswelle nach oben und nach unten über das Köpfchen weg gegen das Centrum und gegen die schon längst blühende Randzone hin.

Andere Blütenköpfe (Herbarmaterial) besafsen in der zurückbleibenden Zone III gänzlich homogame Blüten, während die übrigen Kreise ebenso stark, die Randblüten sogar noch etwas stärker dichogam waren, als an den im botanischen Garten untersuchten Exemplaren.

Man beachte noch, dafs die Arten *Scabiosa ochroleuca L.* und *S. columbaria L.* sich im zeitlichen Verhalten der Köpfchen stark unterscheiden, obwohl die erstere Art oft nur als Varietät jener zweiten aufgefafst wird. Nach unsern bisherigen Erfahrungen über die starke Variabilität der Öffnungsfolge und Dichogamieverhältnisse, sogar innerhalb derselben Art *(Knautia arvensis Coult!)* erscheint dies nicht auffallend.

8. Scabiosa atropurpurea L. f. „Snowball“ Hort.

Es liegt nur eine Besucherliste von Plateau vor. Ich untersuchte diese Pflanze anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich.

Die weifsen Blüten lassen während ihres ersten männlichen Stadiums stets einen Stich ins Violette wahrnehmen, die Knospen sind rotviolett gefärbt. Der Durchmesser des ganzen Blütenkopfes beträgt 30—40 mm. Es sind gewöhnlich acht grofse an der Basis weifse und an der Spitze grün gefärbte Hüllblätter vorhanden, auf welche nach innen eine Reihe kleinerer Hüllblätter folgt.

Die Zahl der Randblüten beträgt 14—18, die Gesamtzahl der Einzelblüten im Köpfchen 115 im Mittel. Trotzdem die Blütchen des 2. Kreises, wie die folgenden Zahlenangaben beweisen, bereits erheblich kleiner sind als die Randblüten, so sind sie doch in ihrer ganzen Morphologie von diesen kaum zu unterscheiden, um so weniger als oft noch Übergangsformen zwischen den beiden Kreisen vorkommen.

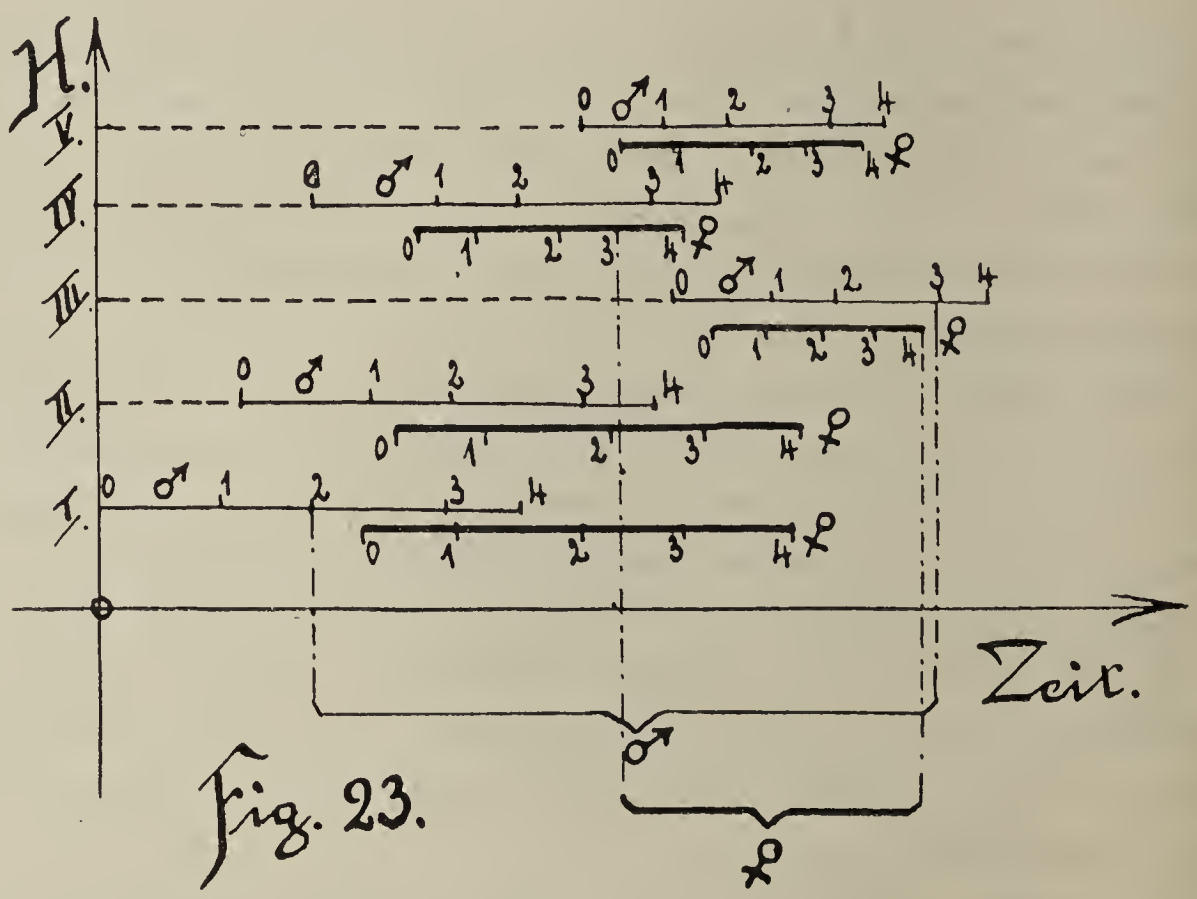

Fig. 23.

Die randständigen Blüten messen in ausgestrecktem Zustand in der Länge 21—23 mm, diejenigen der folgenden Reihe bereits nur noch 16 und diejenigen des Centrums noch 9—10 mm. An den letzteren ist noch ein Längenunterschied von 2—3 mm zwischen dem längsten und dem kürzesten Kronblattzipfel wahrzunehmen, während an den Randblüten diese Differenz 8 mm beträgt. Die äufseren Blüten besitzen eine lange enge Röhre, das Perianth der inneren stellt dagegen einen relativ kurzen und oben weiten, geradwandigen Trichter dar. — Die Kelchborsten der Randblüten sind 5, diejenigen der zunächst folgenden Reihen 6 und die in der Mitte des Köpfchens stehenden 8—9 mm lang.

Die folgende Zoneneinteilung hat sich für die von mir untersuchten Blütenköpfe von *S. atropurpurea L.* als zweckmäfsig erwiesen.

1. Kreis (Randblüten)	. .	Zone I
2. und 3. Kreis	. . . .	„ II
4. und 5 (und 6.) Kreis	. .	„ III
(6.) und 7. Kreis	. . . .	„ IV
8. und 9. Kreis (+ Centralblüten)		„ V

Wir erhalten das in Fig. 23 dargestellte Schema.

Es öffnen sich also immer zuerst die Randblüten. Während der Vorgang von diesen aus weiter nach oben fortschreitet, beginnt auch eine mittlere Reihe (Zone IV) in Anthese zu treten und auch von hier aus wandert nun die Aufblühungswelle centripetalwärts weiter. Das Ganze macht uns den Eindruck, als ob hier zwei Köpfchen mit der ursprünglichen von unten nach oben regelmäfsig fortschreitenden Aufblühungsfolge ineinander geschachtelt und durch die zeitlich sehr zurückbleibenden Kreise 4, 5 und 6 (Zone III) voneinander getrennt wären. Dieses Verhalten des Köpfchens steht im Gegensatz zu demjenigen mancher anderen *Dipsaceen* (*Scabiosa ochroleuca L.* u. a.), wo sich von der Mittelzone aus nicht nur nach oben, sondern nach beiden Richtungen hin der Vorgang des Öffnens fortpflanzt. Diese hier zum erstenmal beobachtete Aufblühungsart des Köpfchens ist wahrscheinlich ebenfalls durch Raumverhältnisse, durch die Art der Krümmung des Fruchtknotens etc. bedingt. Wir können diese Auffassung auch hier noch nicht beweisen, doch verdient schon die Tatsache Beobachtung, dafs die Einzelblüten von *S. atropurpurea* L. sehr dicht gedrängt stehen. Dies gilt besonders für die am stärksten verzögerte Zone III, wodurch wohl ein centrifugales Ausbreiten der Aufblühungswelle von der mittleren Zone IV aus verunmöglicht wird. — Zwischen diesen beiden Arten des Aufblühens der *Dipsaeeen*köpfchen kommen übrigens bei anderen Arten alle Übergänge vor.

9. Scabiosa caucasica L.

Ich uutersuchte die Blütenköpfe dieser blütenbiologisch noch nicht bekannten Art anfangs Juli 1901 im Garten des Herrn Froebel in Zürich.

Das Köpfchen erreicht gewöhnlich einen Durchmesser von 30—50, ausnahmsweise sogar von 50—60 mm. Es ist von 9—11 in einer Reihe stehenden, schmutzig-grün gefärbten, an der Spitze stark behaarten Hüllblättern umgeben. Die Zahl der Randblüten beträgt 9—11, die Gesamtzahl der Einzelblüten im Köpfchen 70—80.

Es besteht morphologisch ein grofser Gegensatz zwischen den Randblüten und den folgenden Reihen von Einzelblüten, während die Unterschiede zwischen diesen unbedeutend sind und nach innen immer geringer werden. Dies belegen die folgenden Zahlen (Mittelwerte, in mm angegeben).

	Länge der Krone (ohne Fruchtknoten)	Differenz zwischen dem längsten und dem kürzesten Kronzipfel	Weite des Blüteneingangs	Länge der Kelchborsten
1. Reihe (Randblüten) . . .	22 max. 28	12	3	3,5
2. Reihe	10	2	2,5	
Innerste Blüten . .	7,5	1	2,5	3 (Die Kelchborsten werden nach innen etwas dicker)

Oftmals waren die Blüten der zeitlich stark verzögerten Kreise 4 und 5 etwas kleiner als die Central-

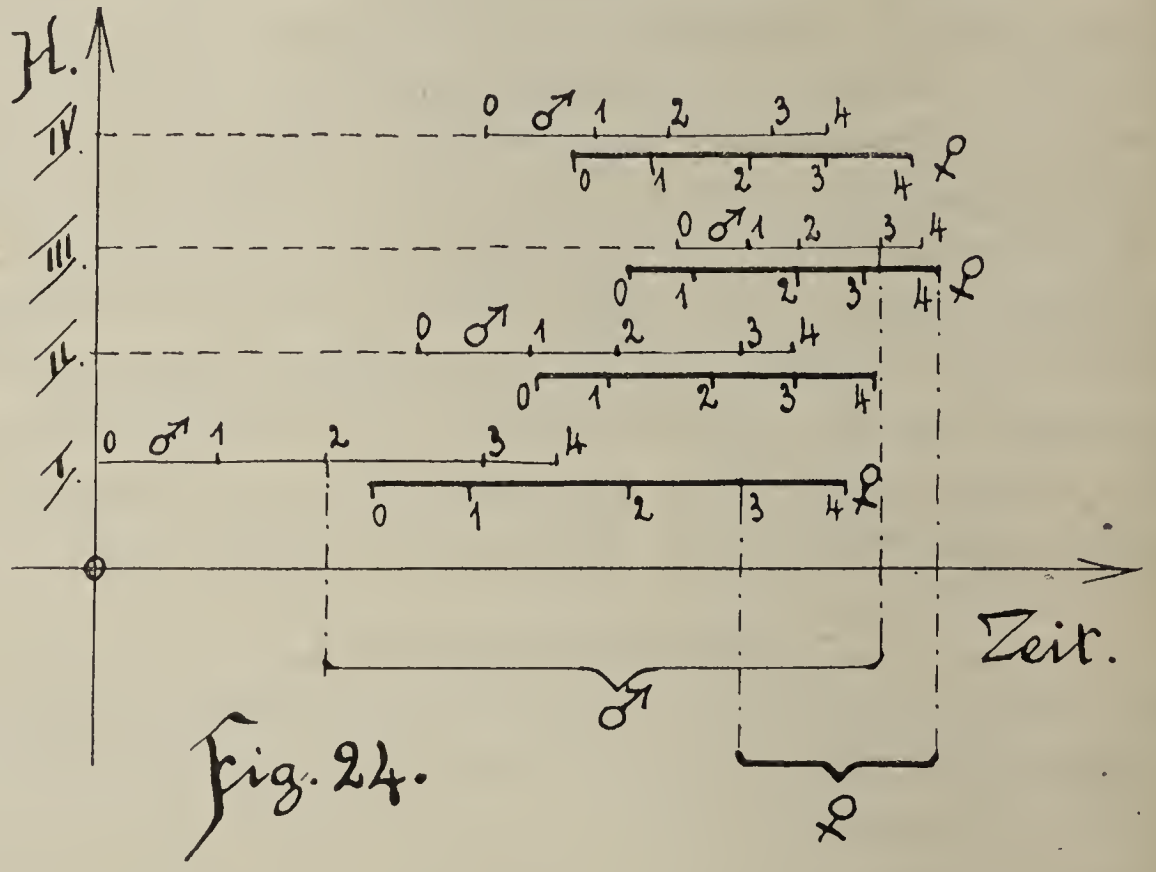

Fig. 24.

blüten. Diese Erscheinung war mir früher schon an einzelnen seltenen Köpfchen von *S. lucida Vill.* aufgefallen (s. oben).

Folgende Zoneneinteilung hat sich für das Köpfchen von *S. caucasica L.* als zweckmäfsig erwiesen:

1. Reihe Randblüten	Zone	I
2. und 3. Reihe	„	II
4. und 5. „	„	III
Innerste Reihe (2.—4. Reihe) .	„	IV

Aus meinen Notizen konstruierte ich die Fig. 24.

Die Blütenköpfe dieser Art zeigen also ein ganz ähnliches Verhalten wie diejenigen der zuerst beschriebenen *Scabiosa lucida Vill.*, nur dauern hier die beiden Stadien der Einzelblüte ungefähr gleich lang. An den sehr weit aus den Blütenöffnungen hervorragenden Griffeln mit ihren kolbig angeschwollenen Enden läfst sich leicht konstatieren, dafs die weiblichen Stadien im gesamten Köpfchen über einen etwas kürzern Zeitraum verteilt sind als die männlichen.

Ich beobachtete in den Randblüten manchmal rudimentäre Staubfäden; eingeschlechtige Blütenköpfe wurden dagegen nicht gefunden.

10. Scabiosa succisa L. Succisa protensis Moench.

Über diese Art liegen bereits sehr viele blütenbiologische Notizen vor [Sprengel[1]), H. Müller[2]), Magnus[3]), Schulz[4]), Knuth[5])]. Ich untersuchte sie am 15. August 1901 im botanischen Garten in Zürich und am 22. und 26.—28. August 1903 an freiwachsendem Material aus der Umgebung von Dönberg bei Barmen.

Am letztgenannten Ort zählte ich im Mittel 18 Randblüten, die Summe der sämtlichen Einzelblüten des Köpfchens betrug dort 50—65.

Die Blütchen haben meistens (in Dönberg immer) vier Kronzipfel, in seltenen Fällen auch fünf, oft kommt neben den vier grofsen Kronlappen ein rudimentärer fünfter vor. Die Einzelblüten sind aufsen blaulila gefärbt, an ihrem untern zwischen die Nachbarblüten eingeengten Teil sind sie weifs. Die Griffel und Narben sind kronfarbig, die Staubfäden hell, die Staubbeutel anfangs rot, während des Stäubens braungelb, später weifslich. Die Länge der Kronröhre der inneren Blütchen (ohne Kronzipfel) beträgt 5—7 mm. Die Kelchborsten sind sehr kurz.[6]) Die Narben sind kreisrund, seltener (in Dönberg nie) zweilappig.

---

1) Entdecktes Geheimnis der Natur, pag. 84.

2) Befr. pag. 371—372 (mit Figuren). Weitere Beobachtungen III pag. 76 (Besucherlisten).

3) Bericht der naturforschenden Freunde Berlins, 1881.

4) Beitr. II pag. 192.

5) Ndfr. Ins. pag. 84, 157. — Bydragen pag. 31 (43). Weitere Beobachtungen pag. 235.

6) Vgl. die Figuren von H. Müller, Befr. pag. 371.

Ich fand in Zürich zwittrige und weibliche Köpfchen. Nur in den ersteren weichen die Randblüten durch den Bau ihres zygomorphen Baues stark von den übrigen Blütchen ab, bei den weiblichen Köpfchen kann dagegen von einer Randzone im üblichen Sinn, wenigstens bezüglich der morphologischen Verhältnisse, nicht gesprochen werden. Die verkümmerten Staubfäden der innern Blüten mancher weiblicher Köpfe waren erheblich länger als in den weiter aussen stehenden Blütchen und ragten oft sogar etwas aus der Kronröhre hervor, ohne jedoch je zu stäuben.

Ich beobachtete in Zürich und Dönberg weder Autogamie in Einzelblüten, noch Geitonogamie im Köpfchen. Bei den unten erwähnten, bei Dönberg gefundenen hochgebauten Blütenköpfen wäre zwar Geitogamie durch Herabfallen von Pollen sehr wohl möglich, doch sind dort, wie ich wiederholt durch verschiedene Versuche konstatiert habe, die Narben ziemlich glatt und nicht sehr klebrig, die Pollenmassen dagegen recht stark klebrig.

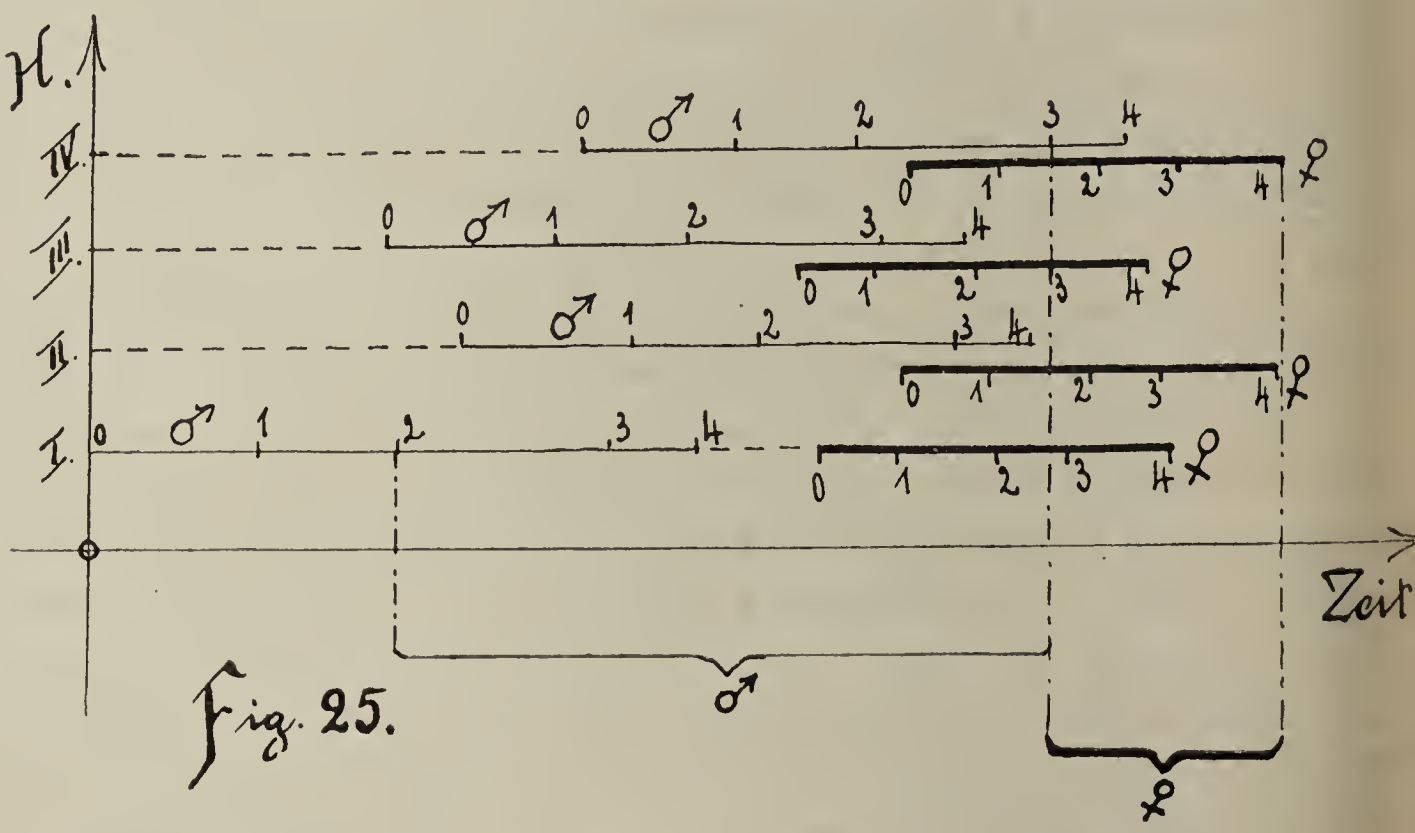

Fig. 25.

Die zeitliche Differenz zwischen dem Aufblühen der Randzone und den folgenden Reihen ist bei den in Zürich beobachteten Pflanzen bedeutend. Das männliche Stadium dauert, ähnlich wie bei *Knautia arvensis Coult* und anderen *Dipsaceen,* wegen der langsamen Reihenfolge des Aufrollens und Öffnens der Staubfäden bedeutend länger als das weibliche. Obwohl das Köpfchen, von der später zu besprechenden, zeitlich vorgeschrittenen Zone abgesehen, von aufsen nach innen aufblüht, fallen wiederum, ähnlich wie bei *K. arvensis Coult.* (vgl. die Angaben H. Müllers und unsere obige Beschreibung) die

weiblichen Stadien der Einzelblüten nahezu in denselben Zeitraum. Auch die innersten Blüten des Köpfchens sind noch ausgeprägt protrandrisch dichogam.

Wie die in Fig. 25 veranschaulichte graphische Darstellung [1]) zeigt, existiert auf halber Höhe des Köpfchens eine zeitlich stark vorgeschrittene Zone.

1. Kreis (Randblüten)	Zone	I
2.—4. Kreis	„	II
5. und 6. Kreis	„	III
7. „ 8. (und 9.)	„	IV

Bei dem Material in Dönberg öffnete sich der 1. Blütenkreis viel später. Zuerst traten die innersten Blütchen in Anthese, dann diejenigen der III. Zone, hernach die Randblüten und ziemlich bald nachher auch die aus der Zone II. Dies ist in beistehendem Schema der Fig. 26 dargestellt. Für dasselbe gilt dieselbe Zoneneinteilung.

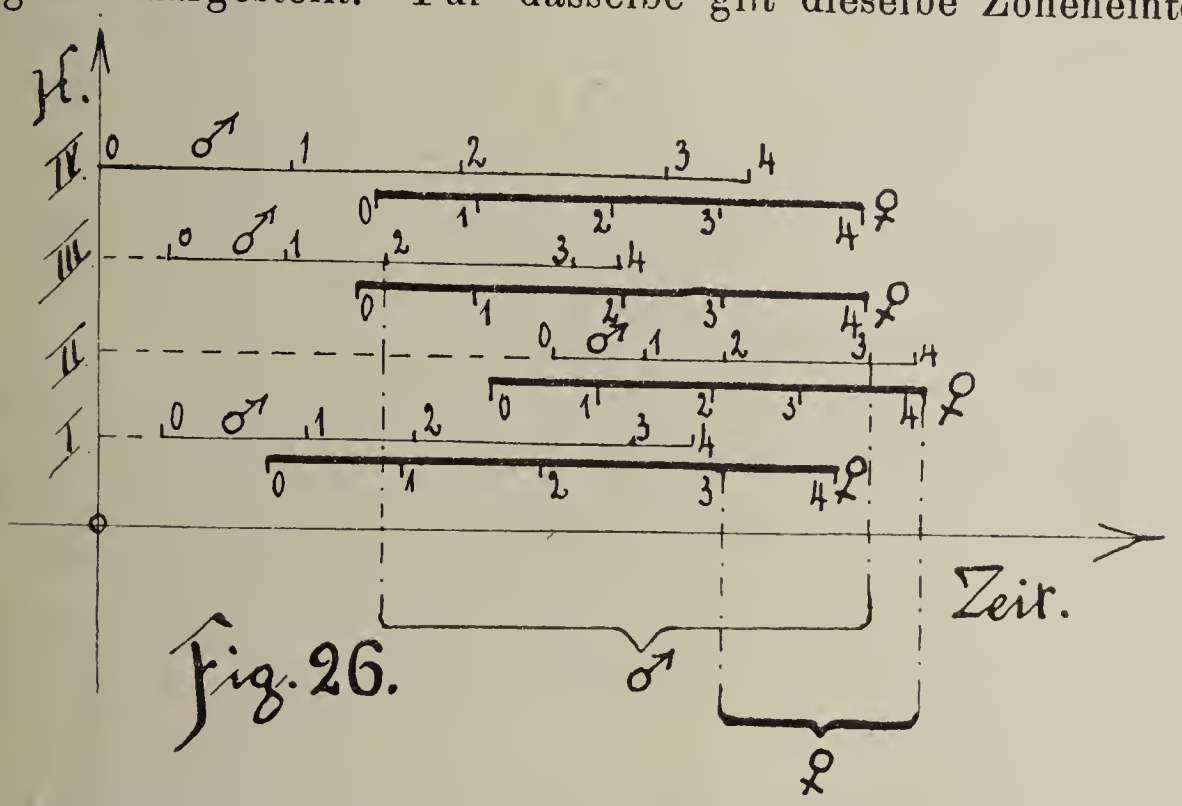

Fig. 26.

Die in Dönberg gezeichneten Köpfchen tendieren — besonders im Alter — auffallend zu einer kegelförmigen Verlängerung des Blütenbodens. Während die im Züricher botanischen Garten untersuchten Exemplare wie alle bisher beschriebenen Arten einen ziemlich genau halbkugeligen Blütenboden besitzen, nähert sich also der Blütenboden der Dönberger Exemplare der bei der Gattung *Dipsacus* vorkommenden Form. Hieraus können wir auch erklären, warum hier die Central- und nicht die Randblüten die geförderten sind: diesen kommt viel weniger Sonnenlicht zu als jenen. Während bei den zuerst beschriebenen Exemplaren von *S. succisa L.* die Rand-

1) Dieselbe wurde nur nach wenig Beobachtungsmaterial konstruiert.

blüten zuerst aufbrachen und darum auch den gröfsten Grad der Dichogamie zeigten, so sind bei den Exemplaren aus Dönberg die innersten Blütchen am stärksten protrandrisch, weil diese hier zuerst blühen. Die Blüten der Zone II sind hier gar nicht mehr dichogam, die Randblüten nur noch ganz schwach protrandrisch. Auch bei diesen Exemplaren sind die Narben alle zur gleichen Zeit empfängnisfähig. Damit dies möglich wird, dauert das männliche Stadium nur in den zuerst sich öffnenden centralen Blüten länger als das weibliche; in den übrigen Einzelblüten entfalten sich die Staubfäden rascher.

11. Cephalaria alpina (L.) Schrad.

Die Blütenköpfe dieser Art wurden biologisch noch nicht beschrieben. Ich untersuchte sie im Juli 1901 im Garten des Herrn Froebel in Zürich.

Der Durchmesser des gelblichweifsen Köpfchens, das von schwarzbraunen, weifsbehaarten Hüllblättern umgeben ist, beträgt 40—50 mm, die Zahl der Randblüten im Mittel 17, die Gesamtzahl der Einzelblüten im Köpfchen ca. 140. Der Fruchtboden trägt einige Millimeter über die Knospen herausragende dunkelblau gefärbte, unten breite, oben stark spitz zulaufende Spreublätter, welche nach aufsen in die soeben beschriebenen Hüllblätter übergehen.

Die Einzelblütchen sind ohne Ausnahme nach der Vierzahl gebaut. Sogar die Randblüten sind ziemlich weit trichterförmig, nicht engröhrig. Die letztern und oft auch die Blütchen des an dieselben angrenzenden 2. Kreises besitzen stark reduzierte Fruchtknoten, die nie reifen. Die Griffel fehlen hier meist ganz, die männlichen Sexualorgane dagegen sind wohl ausgebildet. Die übrigen Blüten sind alle zwitterig.

Wir wählen folgende Zoneneinteilung des Köpfchens:

1. Kreis (Randblüten)	Zone	I
2. „	„	II
3., 4. (und 5.) Kreis	„	III
5., 6., 7. (und 8. Kreis)	„	IV
8., 9. und 10. Kreis	„	V

und konstruieren darnach Fig. 27.

Wie bei *Scabiosa atropurpurea L.* beginnt also hier das Blühen kurz nacheinander in zwei Kreisen des Köpfchens, im 1. und 6. oder 7. (Zone IV) und schreitet von diesen Stellen aus nach oben weiter. Auch hier bleiben die beiden so entstandenen blühenden Stellen des Köpfchens sehr lange Zeit durch eine stark verzögerte

Zone (III) getrennt, so dafs das Ganze des Eindrucks von zwei ineinander geschachtelten Köpfchen erweckt, wobei der zuerst aufblühende Kreis der Zone IV die Rolle der Randblüten des inneren Köpfchens spielt, ohne aber in seinen Blütchen besondere morphologische Unterschiede von den übrigen Einzelblüten zu besitzen, wie die eigentlichen Randblüten (des ganzen Köpfchens). Ein kleiner Unterschied im Aufblühen des Köpfchens ist zwischen den beiden *Dipsaceen Scabiosa atropurpurea L.* und *Cephalaria alpina Schrad.* immerhin vorhanden. Es beginnen sich nämlich bei der letztgenannten Art ziemlich regelmäfsig zuerst die Blüten des mittleren Kreises (7) der Zone IV zu öffnen und von hier aus greift der Vorgang nicht

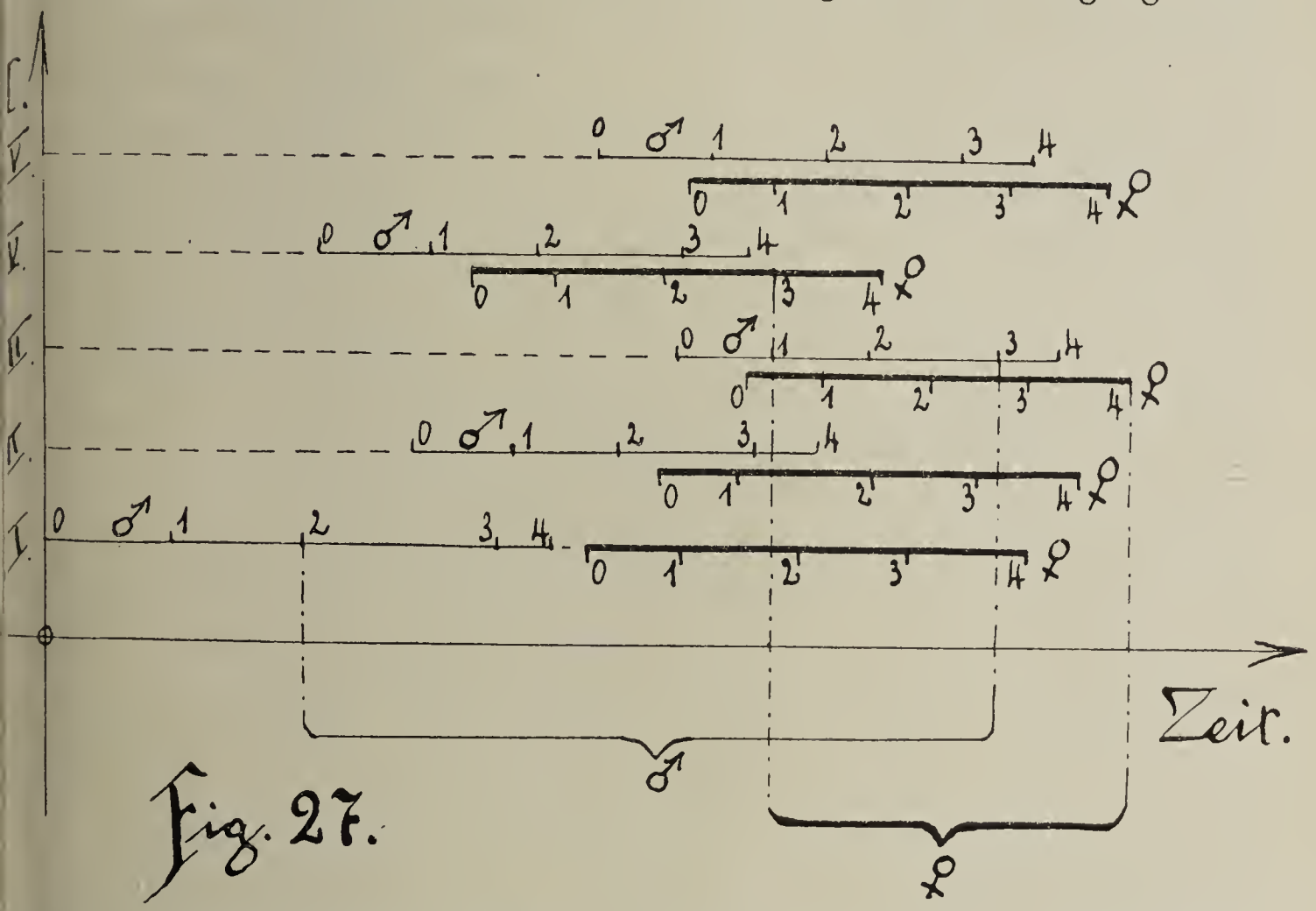

Fig. 27.

nur nach oben (innen), sondern zunächst auch noch etwas nach unten, auf den 6. Blütenkreis über. Dann aber steht die abwärts wandernde Blütenwelle still — offenbar, weil sich von dort ab die Blütchen dann zu stark drängen und unten zu sehr von den bereits geöffneten oberen beschattet werden —, so dafs die sehr dichtstehenden Blütchen der Kreise 3—5 stark zurückbleiben und von beiden Seiten durch bereits geöffnete Blütchen immer mehr eingeengt werden.

Es ist unnötig, die graphische Darstellung der Aufblühungsfolge von *C. alpina Schrad.* noch weiter zu erklären. Wie in den meisten der bisher behandelten Fälle sind die Köpfchen verschiedenen Alters sofort sehr leicht an ihrer äufseren Form zu erkennen, beson-

ders wenn man Längsschnitte durch dieselben anfertigt. Ich erinnere diesbezüglich an die bei der Besprechung von *Scabiosa lucida Vill.* gemachten Mitteilungen.

Wir bemerkten oben, dafs der 7. Blütenkreis, der als Ausgangskreis der oberen, ebenfalls centripetal gerichteten Aufblühungswelle, als „Randzone“ des oberen (inneren) Köpfchens aufgefafst werden kann, sich morphologisch nicht von den übrigen Blütchen unterscheide wie die eigentlichen Randblüten. Dies ist nun aber nicht immer der Fall. Ich fand in einzelnen Blütenköpfen, die ich mit der gütigen Erlaubnis des Herrn Dr. Correvon in Genf im August 1901 im Alpengarten der Linnaea in Bourg-St.-Pierre (Wallis) untersuchte und die sich durch eine besonders stark zurückbleibende und eng zusammengepreſste III. Zone auszeichneten, jene früh aufbrechenden Blütchen des 7. Kreises um 1—2 mm länger als ihre Nachbarn oben (Zone V) und unten (Zone III). Dies läfst sich natürlich leicht erklären, wenn wir bedenken, welch grofse Vorteile an Raum und Licht jener Blütenkreis gegenüber seinen oberen und unteren Nachbarn genieſst, sobald er sich früher als jene zu entwickeln beginnt. Auch diese Beobachtung spricht wieder für die Richtigkeit der früher geäufserten Ansicht, dafs alle diese abnormen Aufblühungsfolgen der *Dipsaceen*köpfchen als Folge der Konkurrenz der verschiedenen Blütenkreise um Raum und Licht aufgefafst werden müssen und läfst uns sogar vermuten, dafs auch der zygomorphe Bau der Blütchen gewisser Kreise mehr oder weniger von diesen Ursachen abhängt. Zu weit dürfen wir hier natürlich nicht schliefsen, da unsere Beobachtungen noch zu wenige Arten umfassen. Da wir überdies in allen bis jetzt behandelten Fällen gesehen haben, dafs die morphologischen Unterschiede der Blütenkreise der *Dipsaceen*köpfchen nicht in gleicher Weise wie die zeitlichen, sondern meist in regelmäfsiger Reihenfolge von aufsen nach innen verteilt sind, so können jene nicht nur von denselben Ursachen abhängen, welche die zeitlichen Unterschiede hervorbringen. (Vergl. aber die betreffenden Anmerkungen bei *Scabiosa lucida Vill., S. caucasica L.* und bei *Cephalaria tatarica Schrad.*)

Ich füge noch bei, dafs die Länge der stark strahlenden Randblüten 22 mm, die Differenz zwischen den längsten und den kürzesten Teilen ihrer Krone 10 mm und diejenige zwischen dem äufseren längsten Kronzipfel und den beiden seitlichen mittellangen 5—7 mm beträgt, dafs dagegen die Centralblüten nur 7 mm lang sind und eine Differenz von 1,5 mm zwischen den längsten und den kürzesten Teilen

ihrer Krone aufweisen. Die Blütchen aus der zurückbleibenden Zone III messen 9 mm. Die Kelchborsten sind nur 1—2 mm lang.

12. Cephalaria tatarica (Gmel.) Schrad.

Ich untersuchte die Köpfchen dieser blütenbiologisch ebenfalls noch unbekannten Art anfangs Juli 1901 im botanischen Garten in Zürich.

Der Durchmesser der Köpfe beträgt 5—7 mm. Die blauschwarzen Hüllblätter sind breiter als bei der soeben beschriebenen Art und tragen keine Haare. Sie lassen sich durch ihre bedeutendere Gröfse, ihre Form und Farbe sehr leicht von den nach innen folgenden langen Spreublättern unterscheiden.

Die Zahl der Einzelblüten ist bedeutend gröfser als bei *C. alpina Schrad.*, sie schwankt zwischen 100 und 120. Der morphologische Unterschied der Randblüten von den Blütchen der folgenden Reihe ist auch hier sehr grofs. Die Unterschiede in den Dimensionen ergeben sich aus folgenden Zahlen:

	Länge der gestreckten Krone in mm	Differenz in der Länge des äufseren und der beiden seitlichen Kronblattzipfel in mm	Differenz in der Länge des äufseren und des inneren Kronblattzipfels in mm
Randblüten	23	7	**10**
Folgende (2.) Reihe . .	14	6,5	**7**
3. Kreis } Zone III .		2	2—3
4. u. 5. Kreis } (s. unten) .		**0**	**0—1**
Centralblüten		1—2	1

Besonders die Vergleichung der beiden obersten fettgedruckten Zahlen (10 u. 7) zeigt den grofsen morphologischen Unterschied der Randblüten schon von denen des 2. Kreises: jene besitzen enorm lange äufsere Kronzipfel. Aus den vier unteren fettgedruckten Zahlen können wir entnehmen, dafs hier zum erstenmal die zeitlich zurückbleibende Zone II (s. unten) auch weniger zygomorph ausgebildete Blütchen besitzt als das Centrum des Köpfchens. Die Erscheinung traf ich in geringerem Grade sonst nur noch bei einigen ganz seltenen Köpfchen von *Scabiosa lucida Vill.* und in sehr schwachem Grade bei einigen Exemplaren von *S. caucasica L.* (vergl. die betr. Bemerkungen dort). Ich füge aber ausdrücklich bei, dafs ich sie auch bei *C. tatarica Schrad.* nur bei einzelnen Exemplaren fand, dafs sich also jene vier fettgedruckten

Zahlen (ausnahmsweise!) nicht auf die Mehrzahl der untersuchten Blütenköpfe beziehen. Sehr oft blieb in diesen Köpfchen mit kleineren und weniger zygomorphen Blütchen in der Zone II diese Zone auch zeitlich noch stärker zurück als unten in der graphischen Darstellung (Fig. 28), die sich natürlich auf die Mehrheit der untersuchten Exemplare bezieht, angegeben ist.

Die zeitlichen Unterschiede der morphologisch so sehr stark abweichenden Randblüten sind dagegen nicht so bedeutend. Dies zeigt die unten gegebene Figur 28, der folgende Zoneneinteilung zugrunde liegt:

1. Reihe	. . . . .	Zone I
2. „	. . . . .	„ II
3.—5. Reihe	. . . .	„ III
Centralblüten	. . . .	„ IV

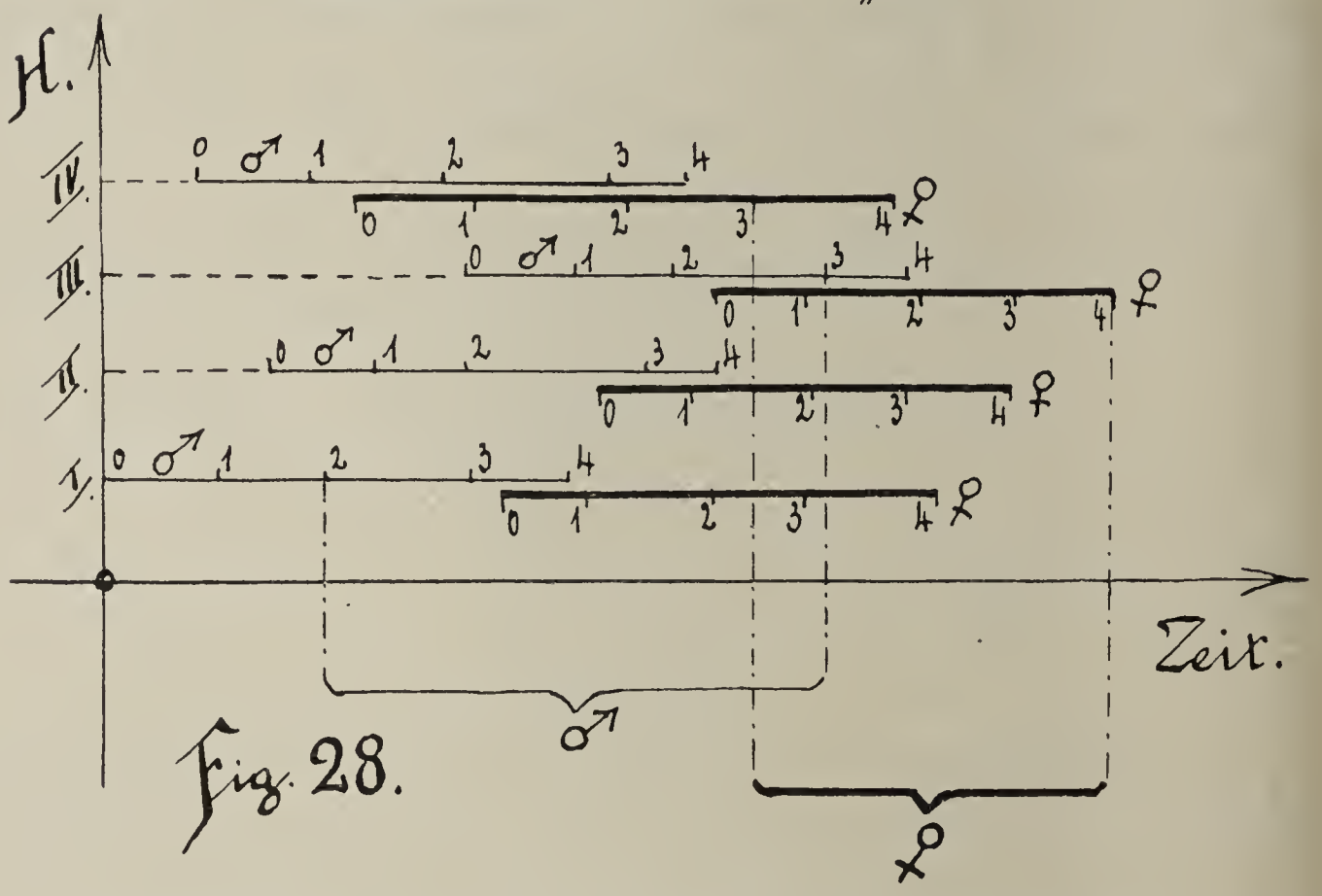

Fig. 28.

Wir sehen aus dieser Darstellung, dafs ebenfalls die morphologisch so verschiedenen Blütenreihen 1 und 2 zeitlich nur sehr wenig voneinander abweichen, so dafs sie eigentlich besser zu einer Zone zu vereinigen wären. Dagegen fällt bezüglich des zeitlichen Verhaltens eine scharfe Grenze zwischen die Blütenkreise 2 und 3. Die protrandrische Dichogamie nimmt trotz des starken zeitlichen Zurückweichens der mittleren Zone (III), welches, wie wir hörten, selbst auf die Morphologie jener Zone nicht ohne Einflufs bleibt, doch meistens von aufsen nach innen regelmäfsig ab. — Ich beobachtete einzelne Köpfchen, in denen die Zone III nur sehr wenig zurückblieb. In ganz

wenigen Köpfchen fand ich sogar regelmäfsig centripetales Aufblühen. Aber selbst in diesen Köpfchen waren meistens die centralen Blüten noch stärker zygomorph gebaut als diejenigen der Kreise 3—5.

13. Dipsacus fullonum (L.) Miller.

Die Blütenköpfe dieser Art wurden von Kirchner[1]) beschrieben. Meine Beobachtungen wurden Mitte August 1901 im botanischen Garten in Zürich und im Sommer 1903 im botanischen resp. Schulgarten von Köln und Schwelm i. W. gemacht.

Die hochkegelförmigen Blütenköpfe (Höhe 4—5 cm) sind unten zum Schutze gegen aufkriechende Weichtiere[1]) von wenigen grofsen steifen und spitzen Hüllblättern umgeben, die aufsen, auf einer vorspringenden Mittelleiste, kleine, spitze, nach rückwärts gerichtete Zähnchen tragen. Ähnliche Zähnchen sitzen auch am Stiel des Blütenkopfes.

Die Einzelblüten sind oben weifs, zu unterst grünlich. Ihre Länge beträgt, gleichgiltig an welcher Stelle im Köpfchen sie stehen, durchschnittlich 10 mm. Eine in Gröfse und Bau der Einzelblüten abweichende Randzone kommt also hier nicht vor. Nach aufsen werden die Blütchen meistens sogar etwas kürzer (oft 1—2 mm Unterschied innen und ganz aufsen!). Die Krone endigt oben in vier mäfsig spitzen Lappen, von denen der nach dem Centrum des Köpfchens gewendete immer etwas länger ist als die drei übrigen (!).

Alle Blüten tragen auf der Aufsenseite ihres untern, engröhrigen Teils feine, nach rückwärts gerichtete Haare. Die Antheren sind hell rotviolett gefärbt. Die Narbe besteht ursprünglich aus zwei langen Ästen. Es ist aber aus Gründen, die von H. Müller[3]) angegeben werden, immer nur der nach oben (innen) im Köpfchen gewendete Ast entwickelt. Jedes Köpfchen sitzt über einem ziemlich langen und breiten, weissen, durchscheinenden, längsgestreiften, steifhäutigen Spreublatt, mit harter über die Krone herausragender grüner Spitze und spitzen, steifen Haaren an den obern Rändern. Oberhalb des vierkantigen Fruchtknotens befindet sich nur ein rudimentärer Kelchsaum; Kelchborsten fehlen.

---

1) Flora von Stuttgart pag. 678 und 679.

2) Die aus den verwachsenen Blattbasen bestehenden Wassertröge hat Kirchner als Schutzmittel gegen aufkriechende ungeflügelte Insekten erklärt; s. auch Kerner, Pflanzenleben (Abbildungen).

3) Befr. pag. 369. Vgl. das bei *Knautia arvensis Coulter* in dieser Abhandlung hierüber Gesagte, sowie das dort gegebene Zitat von H. Müller.

Die Staubfäden richten sich hier nicht, wie bei den meisten bisher besprochenen *Dipsaceen*blüten, langsam nacheinander, sondern fast gleichzeitig auf. Darum dauert das männliche Stadium hier nicht so lange, übertrifft aber dennoch an Zeitdauer das weibliche, da die Narben nur kurzlebig sind. Die Einzelblütchen sind alle ziemlich gleich stark protrandrisch. Der Grad ihrer Dichogamie ist der untenstehenden graphischen Darstellung zu entnehmen. Es finden sich in einer Blüte nur sehr selten noch gleichzeitig stäubende Antheren und empfängnisfähige Narben. In Schwelm und Köln waren die Blüten allerdings schwächer dichogam.

„Die steifen, borstigen Spreublätter (s. oben) verhindern die besuchenden Insekten, über die Blütenstände wegzukriechen“ [Knuth].[1]) Aus diesem Grunde können die Tiere auch keine Geitonogamie im Köpfchen veranlassen, auch wenn die weiblichen Stadien der Einzelblüten nicht gleichzeitig durchlaufen werden. Dementsprechend sehen wir denn auch hier die männlichen Zustände über einen gröfsern Zeitraum verteilt als die weiblichen.

Auch hier verhalten sich einzelne Zonen des Köpfchens verschieden, die Übergänge erfolgen aber sehr allmählich, so dafs die Zoneneinteilung relativ willkürlich ist. Wir vereinigten:

Die 3 untersten Kreise zu	Zone	I
den 4. und 5. Kreis zu	„	II
„ 6.—8. Kreis zu	„	III
„ 8.—10. „ „	„	IV
„ 10. bis ca. 16. Kreis zu . . .	„	V

und erhielten so die folgende graphische Darstellung (Fig. 29) des zeitlichen Verhaltens der Blütenköpfe.

Kirchner fand, dafs das Aufblühen von einer mittleren Zone nach oben und unten regelmäfsig fortschreitet. Dies trifft, wie die Figur zeigt, für die von mir untersuchten Köpfe nicht ganz zu.

Aus der Figur können wir ferner noch ersehen, dafs sich die äufsersten Blüten hier zeitlich noch ganz anders verhalten als bei den bisher besprochenen *Dipsaceen*köpfen. Sie öffnen sich zwar früher als die nächstfolgende innere Reihe, aber später als die Blütenkreise 8—10 (Zone IV).

Die in Köln und Schwelm gezogenen Exemplare stimmen im übrigen mit den im vorstehenden beschriebenen ganz überein.

---

1) Handbuch, II. Bd. 1. Teil pag. 556.

14. Dipsacus silvester Miller.

Es liegen bereits zahlreiche blütenbiologische Angaben über diese Art vor. [H. Müller[1]), Loew[2]), Kirchner, Besucherlisten von Dalla Torre, Heinsius, Knuth, Mac Lead u. a.] Ich untersuchte diese Blüten im August 1901 im botanischen Garten in Zürich.

Die Blütenköpfe haben eine Länge (Höhe) von 3—4 cm. Sie sind ebenfalls von langen steifen Hüllblättern umgeben. Diese tragen aber nur vereinzelte und nach vorn gerichtete Dornen.

Jedes Blütchen besitzt vier, seltener drei Kronzipfel. Auch hier ist, wie bereits H. Müller beobachtete, nur der eine Gipfelast ent-

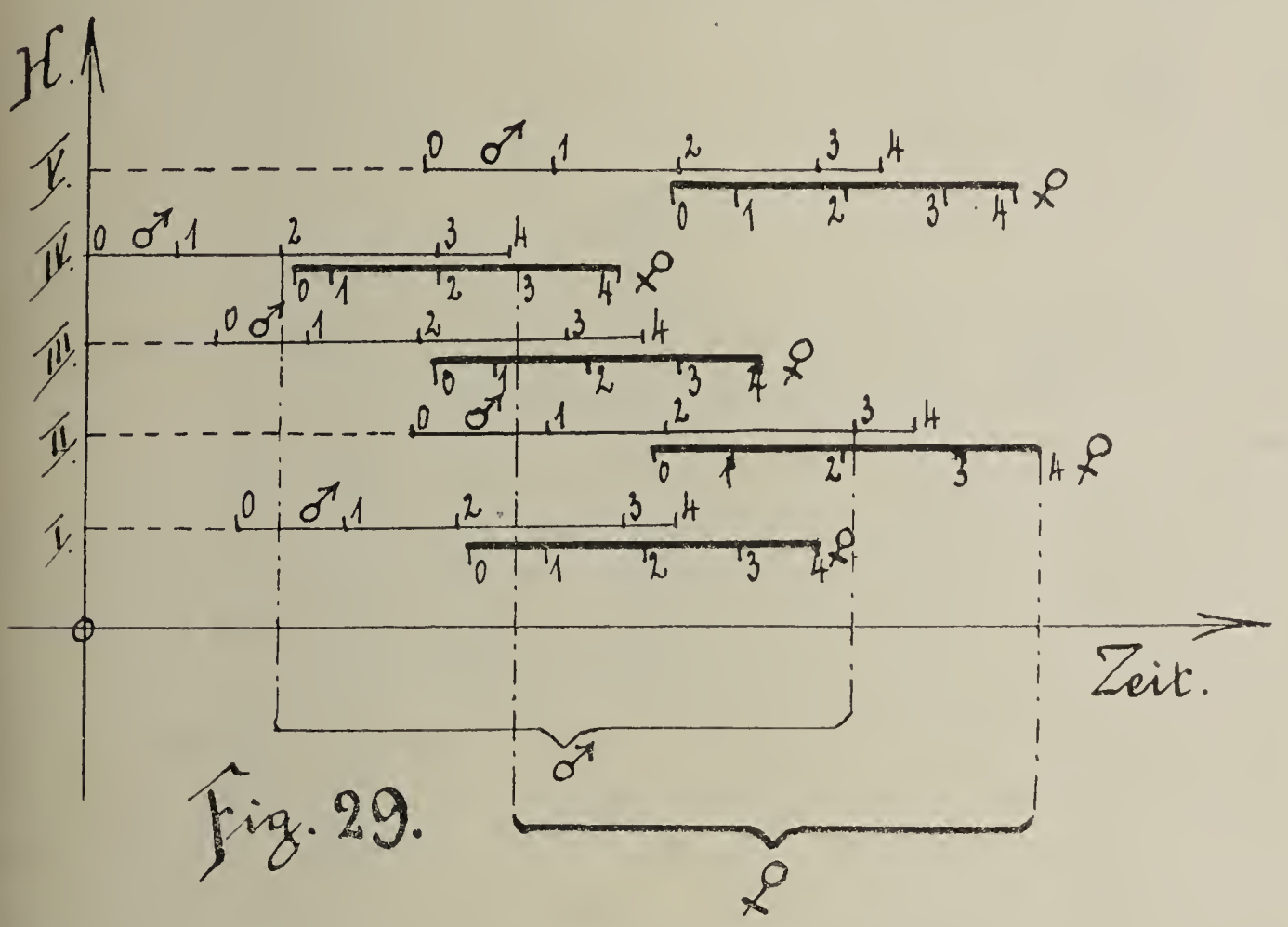

Fig. 29.

wickelt. Die Kronröhren sind nicht 8—10 (nach Müller 9—11) mm lang und unten noch etwas enger als bei der vorigen Art. Der obere Teil der Krone ist blaulila gefärbt und aufsen sehr fein behaart. Über die Spreublätter und den Kelchsaum gilt das bei der vorigen Art Gesagte; Kelchborsten fehlen auch hier. Die Blütchen sind etwas weniger protrandrisch als bei *D. fallunom Mill.*, sie unterscheiden sich aber auch hier im Grad der Dichogamie durchaus nicht voneinander,

---

1) Befr. pag. 367. Weit. Beob. III pag. 76 (Besucherlisten).
2) Blütenbiologische Floristik pag. 390.

da die weiblichen Zustände wegen der langen und spitzen Spreuschuppen nicht alle zur selben Zeit durchlaufen zu werden brauchen. Die männlichen Stadien der Einzelblüten sind noch kürzer als bei der vorigen Art. Sie werden sogar von den weiblichen an Zeitdauer übertroffen, da die Narben nicht besonders kurzlebig sind. Kirchner

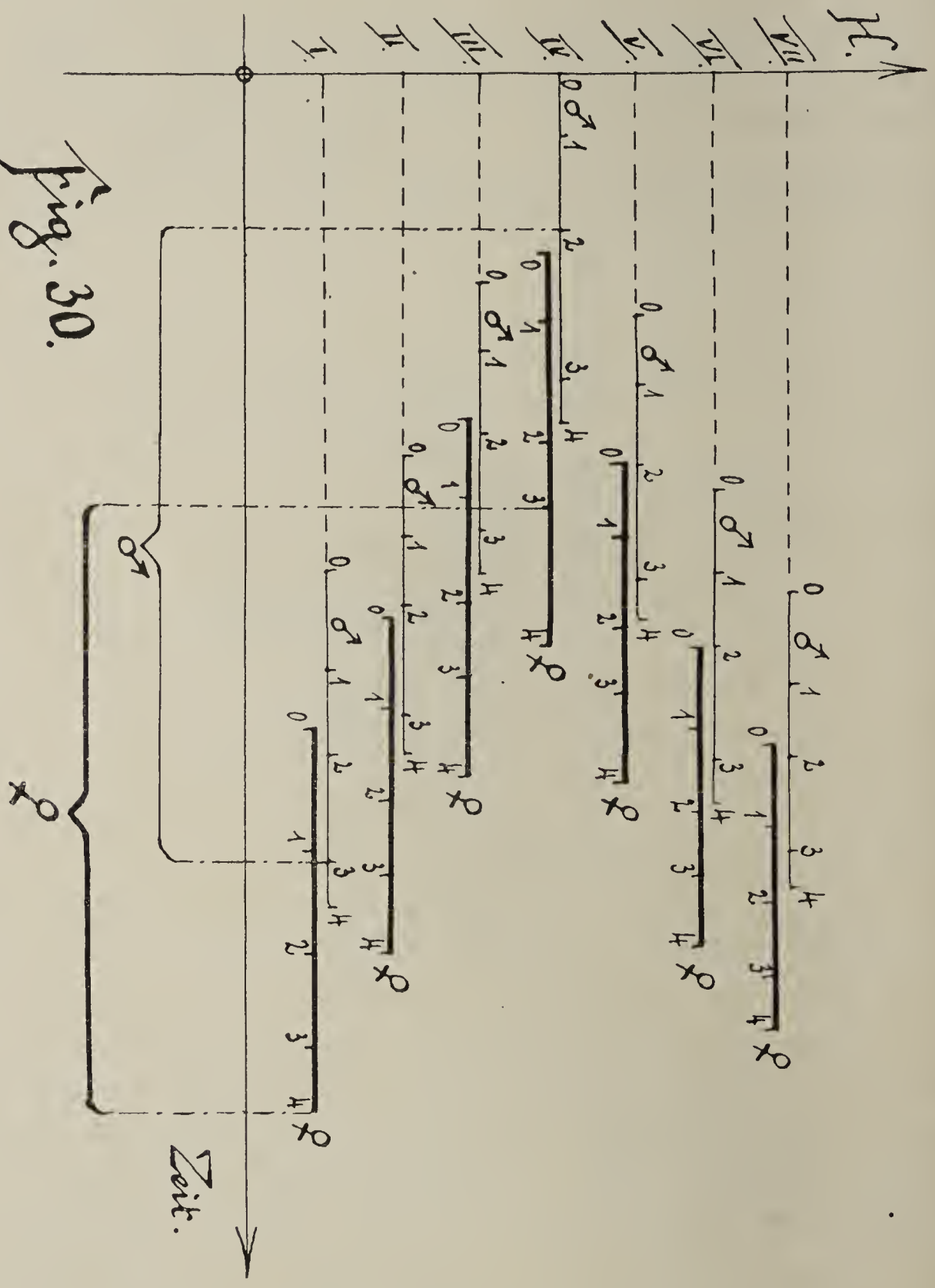

Fig. 30.

beobachtete bereits, dafs der Blütenkopf von einer mittleren Zone aus nach beiden Seiten hin in die Anthese tritt. Ich habe dies in allen von mir untersuchten Blütenköpfchen bestätigt gefunden und in dem obenstehenden Schema (Fig. 30) zur Darstellung gebracht.

Für dasselbe betrachtete ich:

die ca. 3 untersten Kreise	als	Zone	I
den 4.—7. Kreis . . .	„	„	II
die folg. 2—4 Kreise . .	„	„	III
die folg. ca. 5 „ . . .	„	„	IV
den 16.—18. (19.) Kreis .	„	„	V
„ 19.—21. Kreis . . .	„	„	VI
die centralen Blüten . .	„	„	VII

Graphische Darstellung des Aufblühens in Fig. 30.

Vergleichende Übersicht über die Blütenmorphologie und -Biologie der betrachteten Dipsaceen.

Wir beschränken uns hier darauf, die zwischen den einzelnen Blütenkreisen eines Köpfchens gefundenen Unterschiede im Bau und im zeitlichen Verhalten bei den behandelten Arten zusammenfassend und vergleichend zu betrachten, weil doch diesen Merkmalen die ganze vorstehende Untersuchung hauptsächlich gewidmet war. Alle übrigen morphologischen und biologischen Merkmale der Einzelblüten und der Köpfchen müssen in den betreffenden Einzelbeschreibungen nachgeschlagen werden.

Obwohl mir das wenige hier bearbeitete Material noch nicht das Recht gibt, sichere Erklärungen jener morphologischen und zeitlichen Unterschiede der Einzelblüten eines Köpfchens aufzustellen, so will ich es doch nicht unterlassen, wenigstens die Wege anzudeuten, die mir nach meiner bisherigen Kenntnis der Blütenbiologie der *Dipsaceen* zu solchen Erklärungen zu führen scheinen. Ich bitte zu entschuldigen, wenn sich die nachfolgenden Erörterungen der sprachlichen Kürze wegen da und dort wie fertige Erkenntnis darstellen. Ich hoffe, dafs sie doch ihren Zweck erfüllen, indem sie gelegentlich zu Fragestellungen und darauf gegründeten weiteren Untersuchungen der oft so sonderbaren Aufblühungs- und Dichogamieverhältnisse der *Dipsaceen* anregen.

I. Die morphologischen Unterschiede der Einzelblüten.

1. Nach den von Focke aufgestellten Grundsätzen [1]) entwickeln sich in den gedrängten Blütenständen, wie Dolden, Scheindolden, Köpfchen etc. die äufseren Petalen aller Einzelblüten stärker als die seitlichen und die inneren. Dies geschieht auch im Interesse der Augenfälligkeit, aber, besonders beim *Dipsaceen*köpfchen, besonders darum, weil die äufseren Kronblattzipfel, die meist senkrecht zum auffallenden Licht ausgebreitet sind, von diesem mehr getroffen werden als die anderen. Da aber gegen die Mitte des Köpfchens hin jene Kronblattzipfel immer weniger senkrecht zum auffallenden Licht stehen, so können sich hier die Blütchen viel weniger nach dem erwähnten Focke'schen Gesetz zygomorph-strahlend umgestalten als aufsen. Es haben also zwar alle Blütchen die Tendenz zu zygomorph-strahlender Ausbildung, aber nur bei den äufseren wird diese Tendenz durch die Lebensbedingungen begünstigt.

Es ist auch denkbar, dafs an der Vergröfserung der nach aufsen gerichteten Kronblätter die Insekten durch den infolge ihres Auffliegens auf jene Petalen ausgeübten Reiz direkt (vergl. die Theorie von C. W. v. Nägeli über die Entstehung der Blumenblätter durch den Reiz der besuchenden Insekten) oder durch Auslese indirekt mitgewirkt haben.

2. Eine Ausnahme von der sonst sehr allgemeinen Regel, dafs die Blüten nach innen immer mehr aktinomorph gebaut werden, fanden wir bei *Cephalaria tatarica Schrad.* Da besitzen nämlich die Einzelblüten der II. Zone kürzere äufsere Kronblattzipfel als die innersten Blütchen. Der Grund hievon mag darin liegen, dafs die Blüten jener Zone besonders stark verzögert aufblühen, darum ganz bedeutend stärker zusammengedrängt werden als die Centralblüten und aus diesem Grunde der auch ihnen innewohnenden Tendenz zur zygomorphen Entfaltung und horizontalen Ausbreitung der Krone nicht einmal in demselben Grade folgen können wie die innersten Blüten des Köpfchens. Auch bei *C. alpina Schrad.* fanden wir, wohl aus denselben Gründen, die Randblüten des „inneren" Köpfchens manchmal etwas länger als die weiter nach unten gelegenen Blüten. Vereinzelte Exemplare von *Scabiosa lucida Vill.* zeigten diese Erscheinung ebenfalls.

3. Die Einzelblüten der *Dipsaceen*köpfe werden von innen nach aufsen nicht nur immer stärker strahlend, sondern auch länger und stets relativ, oft (bei *Scabiosa lucida Vill.* und *S. graminifolia L.*) auch

1) Focke, W. O., Entstehung des zygomorphen Blütenbaues. Österr. bot. Zeitschr. Bd. XXXVII pag. 123—126 und 157—161. 1887.

absolut gemessen, engröhriger. Ziemlich weite Kronröhren, auch in der Randzone, hat *Cephalaria alpina Schrad.*

4. Die unter 1. und 3. erwähnten morphologischen Unterschiede der Einzelblüten sind nicht regelmäfsig über das Köpfchen verteilt, sondern sie sind zwischen der Randzone und dem folgenden Blütenkreis gröfser als zwischen irgend zwei anderen Kreisen. Ausnahmen: Beide Arten *Dipsacus* und bis zu einem gewissen Grade auch *Scabiosa atropurpurea L. f. „Snowball" Hort.* Hier liegt nämlich der erwähnte Sprung in der Verteilung der morphologischen Unterschiede im Köpfchen mehr zwischen dem 2. und dem 3. Blütenkreis. Diese Verschiebung erstreckt sich nicht auch auf die zeitlichen Vorgänge.

5. Bei *Scabiosa lucida Vill.* und *S. Columbaria L.* beobachtete ich halbseitige Verkümmerung einzelner Köpfchen infolge schiefer Stellung der Pflanze, welche das Sonnenlicht nur von der einen Seite zutreten liefs. Diese Erscheinung beweist die starke Einwirkung des Lichtes auf die Art der Entfaltung der *Dipsaceen*köpfchen.

6. Bei *Knautia arvensis Coult.* fand ich an den verschiedensten Stellen des Köpfchens einzelne zwischen ihre Nachbarn eingeengte Blüten, die klein oder sogar rudimentär blieben und sich erst spät oder sogar überhaupt nicht öffneten. Diese Erscheinung zeigt, wie sehr der Beginn der Anthese derjenigen Einzelblüten verzögert wird, welche von den andern im Raum beengt werden.

7. Bei *Scabiosa lucida Vill.* fand ich an den verschiedensten Standorten nicht eingeengte Einzelblüten, die sich zu gleicher Zeit wie alle andern öffneten, aber eine ganz andere Form zeigten. Diese waren sehr selten, traten aber in einem und demselben Köpfchen stets häufig und ohne Übergänge auf und dürften wohl spontan entstanden sein.

8. Bei *Knautia arvensis Coult.* und *Scabiosa succisa L.* fand ich Köpfchen mit zweierlei Farbenton.

9. Die Köpfchen der weiblichen Stöcke von *Knautia arvensis Coult.* besitzen gar nicht strahlende, diejenigen von *Scabiosa lucida Vill., Knautia silvatica Duby* nur ganz schwach strahlende Randblüten, entsprechend dem allgemeinen Gesetz der geringeren Augenfälligkeit der Blüten weiblicher Stöcke bei Gynodioecie.[1])

1) *Labiaten, Compositen* u. a. Über letztere vgl. man M. v. Uexküll-Gyllenband, Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen. Bibliotheca Botanica Heft 52.

10. Bei den von mir beobachteten und in 9. aufgezählten Arten mit weiblichen Köpfchen waren diese etwas kleiner und dunkler gefärbt als die zwittrigen.

II. Die zeitlichen Unterschiede der Einzelblüten.

Darunter verstehen wir ihre Verschiedenheiten hinsichtlich der Zeit ihres Aufblühens und des Grades ihrer Dichogamie. Wir können hierüber, nur die wichtigeren Beobachtungsresultate zusammenfassend, folgendes aussagen:

1. Die Einzelblüten der untersuchten *Dipsaceen*köpfchen sind meist protrandrisch dichogam. Besonders stark protrandrisch sind *Scabiosa lucida Vill., Columbaria L., suaveolens Desf.* und *Knautia arvensis Coult.* Gar keine protrandrischen Blüten hat *Knautia silvatica Duby.* Homogame Blütchen kommen in den Köpfen von *Scabiosa graminifolia L., atropurpurea L. f. „Snowball" Hort., caucasica L., Cephalaria alpina Schrad.,* sowie bei einzelnen Exemplaren von *Knautia arvensis Coult.* vor, protogyne bei *Knautia silvatica Duby.*

2. Unter den beschriebenen *Dipsaceen* besitzen nur einige Exemplare von *Knautia arvensis Coult.* und *Scabiosa Columbaria L.*, dann z. T. auch *S. succisa L.* die ursprüngliche centripetale Aufblühungsfolge des Köpfchens.

3. Bei den übrigen Arten kommen an verschiedenen Stellen, meist jedoch in der Mitte des Köpfchenhalbmessers eine oder mehrere zeitlich verzögerte resp. beschleunigte Reihen oder Zonen vor. Dies führt oft, z. B. bei *Scabiosa atropurpurea Hort. f. „Snowball" L., Cephalaria alpina Schrad.* (zwei „ineinander geschachtelte" Köpfchen) und *Dipsacus silvester Mill.* zu scheinbar ganz andern Aufblühungsarten.

Der Weg, der wohl am ehesten zur Erklärung dieser abnormen Aufblühungsfolgen der meisten *Dipsaceen*köpfchen führt, ist folgender: Wie mehrere Beobachtungen mit Sicherheit zeigen (spätes Entwickeln oder Verkümmern der abwärts gerichteten Blütchen schief stehender Köpfchen, Verkümmern der eingeengten Blütchen von *Knautia silvatica Duby.,* Analogieschlüsse aus den Ergebnissen der experimentellen blütenbiologischen Erforschung anderer Familien) ist die Entwicklung der Einzelblüten der *Dipsaceen*köpfchen in hohem Grade vom Licht und darum auch von den Raumverhältnissen im Köpfchen abhängig. Dies ist auch leicht zu verstehen: Wenn irgend ein Blütenkreis sich früher als die andern entfaltet, so wird er, weil die Einzelblüten des Köpfchens gewöhnlich sehr dicht stehen, bald die Nachbarkreise beschatten und nun viel mehr Sonnenlicht genieſsen können

und sich darum rascher entwickeln als jene. Nun gibt es, wie uns schon die vorliegenden Untersuchungen mehrmals andeuteten, in den *Dipsaceen*köpfchen gewisse Blütenkreise, die von Anfang an Aussicht haben, sich etwas früher als ihre Nachbarn zu öffnen, weil sie mehr Raum zur Verfügung haben als jene. Das sind solche, die an besonders stark gewölbten Stellen des Blütenbodens stehen. Einen vollgültigen Beweis für diese Auffassung kann die vorliegende Untersuchung noch nicht erbringen. Derselbe kann erbracht werden durch genaues vergleichendes Studium und bildliche Darstellung des Blütenbodens und seines Verhaltens während der Entwicklung der Knospe und bei den verschiedenen Arten.

4. Bei dem kegelförmigen, oben am stärksten gewölbten Blütenboden von *Dipsacus silvester Mill.* haben natürlich die innersten Blüten am meisten Raum. Die Knospen können hier am raschesten wachsen und genieſsen auch hier am meisten Licht. Dieses Köpfchen sollte daher centrifugal aufblühen. Wie alle *Dipsaceen* hat aber auch diese Pflanze die Tendenz bewahrt, ihre Blütenköpfe in der Reihenfolge von aufsen nach innen in die Anthese treten zu lassen. Es kämpft also hier eine alte erbliche Anlage gegen eine durch die äufseren Einflüsse hervorgerufene Kraft. Es beginnen darum diejenigen Kreise des Köpfchens zuerst zu blühen, in denen beide Kräfte gleich stark wirken. Dies ist der Fall bei den auf halber Höhe des Blütenkopfs stehenden Kreisen. Von hier aus gehen dann, jenen beiden Kräften entsprechend, eine centrifugale und eine centripetale Aufblühungswelle über das Köpfchen hin.

5. *Cephalaria tatarica Schrad.* und einzelne Exemplare von *C. alpina Schrad.* und *Scabiosa lucida Vill.* stellen den Fall dar, wo in den dicht gedrängten Kreisen die Einzelblüten sich nicht nur spät entwickelt sondern sogar in ihrer Morphologie verändert sind. (Vgl. I. Punkt 2.)

6. Die Randblüten öffnen sich fast stets zuerst. Ausnahmen von dieser Regel fanden wir bei beiden Arten *Dipsacus,* bei einigen Exemplaren von *Knautia arvensis Coult.,* dann oft auch bei *K. silvatica Duby.* Die Erklärung dieser Abweichungen findet sich zum Teil in Punkt 4. dieses Abschnittes. — Besonders frühzeitig öffnen sich die Randblüten bei *Scabiosa lucida Vill.* und *Columbaria L.* Bei diesen Arten nehmen demnach die Randblüten auch zeitlich eine ähnliche Sonderstellung ein wie in bezug auf ihre Morphologie.

7. In den Köpfchen von *Knautia arvensis Coult., Scabiosa Columbaria L.* und *S. succisa L.,* die nach 2. die ursprüngliche centri-

petale Aufblühungsart allein beibehalten haben, durchlaufen die Einzelblüten ihre weiblichen Stadien ziemlich gleichzeitig, so dafs das ganze Köpfchen ziemlich lange Zeit männlich, dagegen nur kurze Zeit weiblich ist. Da die Gesamtdauer der männlichen Stadien der ganzen Köpfchen in unseren Figuren mit dem Zeichen ♂, diejenige der weiblichen mit ♀ bezeichnet ist, so kann jene Tatsache durch einen Blick auf die betreffenden Figuren rasch konstatiert werden. Wir hatten die Erscheinung schon bei der Besprechung von *Knautia arvensis Coult.* durch ein Zitat von H. Müller erklärt, das wir hier teilweise nochmals wiedergeben: „. . . Da das ganze Köpfchen anfangs rein männlich, später rein weiblich ist, so findet bei eintretendem Insektenbesuch nicht blofs Fremdbestäubung, sondern sogar Kreuzung getrennter Köpfchen statt.“ In den Köpfchen der oben genannten Arten nimmt, wie aus dem Gesagten leicht zu erschliefsen ist, der Grad der Protrandrie von aufsen nach innen regelmäfsig ab.

8. Bei den übrigen *Dipsaceen*, deren Einzelblüten in unregelmäfsiger Reihenfolge in Anthese treten, fallen die weiblichen Stadien des Köpfchens nicht zusammen. Nur wenige der behandelten *Dipsaceen* besitzen Köpfchen, welche Ausnahmen von dieser Regel darstellen, d. h. solche, die unregelmäfsig aufblühen und deren weibliche Zustände doch ziemlich gleichzeitig durchlaufen werden. Diese sind: *Scabiosa suaveolens Desf., succisa L.*, einige Exemplare von *Knautia arvensis Coult., Scabiosa Columbaria L., caucasica L.* Beinahe, aber nicht ganz, gleichzeitig verlaufen die weiblichen Stadien bei *Scabiosa silvatica L.* und *graminifolia L.* Versuche, diese Abweichungen zu erklären, finden sich in den nachfolgenden Ausführungen.

9. Der Grad der Dichogamie nimmt bei den unregelmäfsig aufblühenden Arten nicht von aufsen nach innen regelmäfsig ab, doch sind im allgemeinen auch hier die spät sich öffnenden Blütenkreise weniger oder sogar entgegengesetzt dichogam als die früh in Anthese tretenden. Ausnahmen hievon bieten einzelne Exemplare von *Scabiosa graminifolia L.* und dann besonders *S. silvatica L.*, zum Teil auch *S. atropurpurea L., Cephalaria alpina Schrad.* und *tatarica Schrad., Dipsacus fullanum Mill.*

10. Die vorliegenden Einzeluntersuchungen reichen nicht aus, um beweiskräftig zu erklären, aus welchen Gründen in den meisten *Dipsaceen*köpfchen einzelne Kreise zeitlich so stark verzögert sind. Immerhin finden sich genug Anhaltspunkte, um die Ansicht wenigstens sehr wahrscheinlich zu machen, dafs zu dieser Erklärung nur die Raumverhältnisse im Köpfchen und die Form des

Blütenbodens herangezogen werden können. Ursprünglich hat die Inflorescenz das Bestreben, in regelmäfsiger centripetaler Reihenfolge in die Anthese zu treten. Die Randblüten öffnen sich also zuerst. Dies geschieht auch noch in den sonst abnorm aufblühenden Köpfchen, weil die horizontal ausgebreiteten Randblüten im Vergleich zu ihren oberen Nachbarn sehr viel Licht zur Verfügung haben. Nur in wenigen Köpfchen, z. B. in den hoch kegelförmig gebauten von *Dipsacus silvester Mill.*, sind die Randblüten so beschattet, dafs auch sie verspätet aufblühen. Zeitlich beschleunigte Kreise oder ganze Zonen werden sich immer an denjenigen Stellen der Köpfchen ausbilden, wo der Blütenboden stark gewölbt ist. Die Knospen wachsen hier rascher und öffnen sich früher und die Blütchen geniefsen nun zuungunsten ihrer Nachbarn sehr viel Sonnenlicht. Dies kann, wie wir im vorigen Abschnitt sahen, sogar zu Einwirkungen auf die Morphologie der Einzelblüten führen.

Die spät aufblühenden Kreise müssen nun notwendigerweise weniger stark protrandrisch werden, wenn die weiblichen Stadien des ganzen Köpfchens zum Zwecke der Verhinderung der Geitonogamie doch noch gleichzeitig durchlaufen werden sollen. Dies gilt für die oben schon aufgezählten Arten *Scabiosa suaveolens Desf., succisa L.*, zum Teil auch für *Knautia arvensis Coult., Scabiosa Columbaria L., caucasica L.* und in noch geringerem Grade für *Scabiosa silvatica L.* und *graminifolia L.* Wir sehen also, dafs der Grad der Dichogamie der Einzelblüten bei vielen *Dipsaceen* abhängig ist von der Zeit ihres Aufblühens. Da diese wiederum bedingt ist durch Erscheinungen, welche der Beobachtung zugänglich sind, so haben wir demnach hier ein Mittel in der Hand, um der wichtigen Frage der Abhängigkeit der Dichogamie von den äufseren Lebensbedingungen der Pflanze näher zu treten.

Bei einer gröfseren Zahl von Arten, nämlich bei *Scabiosa lucida Vill., ochroleuca L., atropurpurea L. f. „Snowball" Hort.* und bei den untersuchten Arten von *Cephalaria* und *Dipsacus* bildet sich jedoch ein anderes Schutzmittel gegen Geitonogamie aus, so dafs die weiblichen Stadien hier nicht gleichzeitig durchlaufen zu werden brauchen. Von diesem Schutzmittel wird unten zusammenfassend noch einiges mitgeteilt werden.

11. Wie schon an mehreren Stellen erwähnt wurde, haben mich meine Untersuchungen zu der Überzeugung geführt, dafs bei den *Dipsaceen* Geitonogamie im Köpfchen auf direktem Wege, d. h. durch Anlegen der Narben an die Antheren benachbarter Einzelblüten sowohl

bei freiwachsenden wie bei in Töpfen oder im Wasser gehaltenen Pflanzen nur ganz ausnahmsweise vorkommt. Eine für das Leben der Pflanze bedeutungsvolle Geitonogamie kann also nur indirekt, d. h. durch die Hilfe der Insekten, erfolgen. In dieser Weise tritt sie aber, sobald die Insekten frei auf den Köpfen herumkriechen, naturgemäfs sehr häufig ein.

Angaben über die Wirkung der Geitonogamie liegen leider noch keine vor.

12. Die einen der im Vorstehenden beschriebenen *Dipsaceen* besitzen nur ganz kurze, die anderen sehr lange Kelchborsten (bei *Cephalaria* und *Dipsacus* übernehmen die langen Spreublätter die biologische Aufgabe der hier fehlenden Kelchborsten). Dies hat, wie die aufmerksame Beobachtung sofort lehrt, ein ganz verschiedenes Verhalten der besuchenden Insekten zur Folge. Während dieselben auf den Köpfchen mit kurzen Kelchborsten frei herumkriechen, so wandern sie auf den anderen von den als Anflugplatz dienenden Randblüten aus gewöhnlich nur ganz wenig nach innen, ziehen sich dann wieder zurück und gehen auf andere Köpfchen, kommen vielleicht später wieder, fliegen manchmal auch auf die Mitte oder auf andere Stellen des Köpfchens an usw. Oft legen sie auch den Weg von einem Einzelblütchen zum anderen fliegend zurück. Der Grund dieses Verhaltens liegt wohl nur darin, dafs den Insekten die langen Kelchborsten resp. Spreublätter dieser Arten unangenehm, hinderlich oder (bei *Cephalaria!*) gefährlich sind und ihnen besonders den Weg von den Randblüten nach den inneren Teilen des Köpfchens, wo die Borsten auch immer länger werden, unmöglich machen. Da nun, wie wir oben hörten, Geitonogamie nur bei Insektenbesuch möglich ist, so wird dieselbe durch die geschilderten langen Kelchborsten und Spreuschuppen so vollständig verhindert, dafs in allen Köpfchen, welche solche Borsten und Schuppen aufweisen, die weiblichen Stadien nicht mehr zusammenzufallen brauchen. Dieselben können dann, entsprechend der Öffnungszeit der entsprechenden Zone, früher oder später eintreten und sich so über einen gröfseren Zeitraum ausbreiten. Dafs diese Überlegung für die von uns studierten Arten zutrifft, zeigt die folgende Zusammenstellung (13).

13. Die Köpfchen von *Knautia arvensis Coult., Scabiosa succisa L.* und diejenigen einiger Exemplare von *S. Columbaria L.* mit regelmäfsiger centripetaler Öffnungsfolge besitzen kurze Kelchborsten resp. Kelchborsten und Streuschuppen. Darum sind hier die weiblichen

Stadien so fixiert worden, dafs sie gleichzeitig verlaufen, so dafs also die Einzelblüten nach innen gleichmäfsig immer stärker dichogam werden.

Die *Dipsaceen Scabiosa suaveolens Desf., succisa L., Knautia arvensis Coult.* (in einigen Exemplaren), *Scabiosa Columbaria L.* und *caucasica L.,* die ebenfalls kurze Kelchborsten besitzen, blühen unregelmäfsig auf, besitzen aber ebenfalls gleichzeitig ablaufende weibliche Stadien.

Bei den Arten *Scabiosa lucida Vill., ochroleuca L., atropurpurea L. f. Snowball Hort.,* ferner bei den untersuchten Arten von *Cephalaria* und *Dipsacus,* die ebenfalls unregelmäfsig aufblühen, aber lange Kelchborsten resp. (bei *Cephalaria* und *Dipsacus*) Spreublätter besitzen, sind die weiblichen Zustände über einen längeren Zeitraum verteilt.

Bei *Knautia silvatica Duby* und *Scabiosa graminifolia L.* besitzen die Borsten eine mittlere Länge und die weiblichen Stadien dementsprechend eine mäfsige Zeitdauer, doch kommen hierin lokale Unterschiede vor. Arten mit regelmäfsiger Aufblühungsfolge, langen Borsten und auseinandergerückten weiblichen Stadien habe ich nicht gefunden.

14. Als eine Stütze für den unter 12. ausgeführten Erklärungsversuch kann eine Tatsache gelten, dafs die Öffnungsfolge der Köpfe mit langen Borsten wegen des hier weggefallenen auslesenden Faktors meist aufserordentlich stark variiert. (Man vgl. *Knautia arvensis Coult.* mit den Arten mit kurzen Borsten!)

15. Die Länge der Kelchborsten und Spreuschuppen ist innerhalb derselben Art konstant. Dies weist darauf hin, dafs wir es hier mit rein morphologischen Merkmalen zu tun haben, die nur zufällig, nämlich weil sie bei starker Ausbildung die Insekten am Herumkriechen auf dem Köpfchen verhindern, biologischen Wert erhalten haben. Wir dürfen also nicht annehmen, dafs die Länge der Kelchborsten resp. Spreublätter als eine Anpassung an die Dichogamieverhältnisse im Köpfchen im Interesse der Verhinderung der Geitonogamie entstanden sind, sondern es haben sich umgekehrt jene Dichogamieverhältnisse als Anpassungen an die von Anfang an feste Länge der Kelchborsten resp. Spreublätter ausgebildet.

16. Unter den von mir untersuchten Arten fand ich Gynodioecie bei *Knautia arvensis Coult., silvatica Duby, Scabiosa succisa L.*

Wie im I. Abschnitt mitgeteilt und erklärt wurde, sind die weiblichen Köpfchen kleiner und anders gefärbt als die zwittrigen (z. B. bei *Knautia silvatica Duby.*)

17. Bei den in 16. genannten gynodioecischen Arten unterscheiden sich die Randblüten der zwittrigen Köpfchen morphologisch und oft auch zeitlich stärker von den übrigen Einzelblütchen als in den weiblichen Blütenköpfen.

18. Das folgende Zitat zeigt, wie sich H. Müller[1]) die Erklärung des Entstehens eingeschlechtiger *Dipsaceen*köpfe denkt: „So oft sonniges Wetter eintritt, ist (wegen der längeren Dauer der männlichen Stadien) bei den zweigeschlechtigen Stöcken die Zahl der gerade im männlichen Stadium befindlichen Köpfchen sehr viel gröfser als die Zahl der im weiblichen Zustand befindlichen. Es mufs also der Blütenstaub vieler Körbchen nutzlos für die Pflanze verblühen und es mufste deshalb für die Erhaltung der Art von Vorteil sein, wenn bei einem Teil der Exemplare die nutzlosen Staubgefäfse verkümmerten und die Narben um so rascher zur Entwicklung gelangten, weil nun bei eintretendem sonnigem Wetter noch viel zahlreichere Blüten in kurzer Zeit befruchtet werden konnten. Wie jede für die Erhaltung der Art vorteilhafte Eigentümlichkeit, welche zufällig als Abänderung auftritt, durch natürliche Auslese erhalten werden kann und mufs, so mufste also auch hier eine zufällig auftretende Verkümmerung der männlichen Fortpflanzungsorgane sich erhalten und noch mehr ausprägen.“

19. Einzelne durch Fehlschlagen der Staubblätter entstandene weibliche Blütchen in sonst zwittrigen Köpfen fanden wir bei *Scabiosa lucida Vill., suaveolens Desf., arvensis L.* und *caucasica L.*

20. Bei *Scabiosa lucida Vill., succisa L.* und *arvensis L.* fanden wir Tatsachen, die uns erkennen liefsen, dafs die Reduktion der männlichen Sexualorgane denselben Weg im Köpfchen einhält wie alle übrigen zeitlichen Vorgänge.

---

1) Alpenbl.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 93

Autor(en)/Author(s): Günthart August

Artikel/Article: Blütenbiologische Untersuchungen. Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen 199-250