Anatomisch-physiologische Studien an den Blüten der Orchideengattungen Catasetum Rich. und Cycnoches Lindl.

Von

Hermann Ritter von Guttenberg.

Mit Tafel VI und VII und 6 Textfiguren.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über den Bau der Antennen bei einigen Catasetum-Arten 1) hatte ich auch den anatomischen Bau des Stipes von Catasetum callosum Lindl, an einigen Freihandschnitten studiert, darüber jedoch keine Angaben gemacht, da das mir zur Verfügung stehende Material zu knapp war, um in allen Punkten befriedigende Aufschlüsse zu gewähren. Die übrigen damals von mir untersuchten Arten hatten ihre Pollinarien bereits abgeschleudert, lebendes Material konnte ich mir überhaupt nicht beschaffen. Da aber schon eine oberflächliche Betrachtung der anatomischen Verhältnisse des Stipes erkennen ließ, daß hier recht ungewöhnliche Verhältnisse vorliegen²), trachtete ich in den letzten Jahren lebende Catasetum-Pflanzen zu erwerben, was mir durch das gütige Entgegenkommen der Herren Geheimräte Prof. Dr. G. Haberlandt und Prof. Dr. A. Engler auch gelang. Beiden Herren danke ich auch an dieser Stelle wärmstens für ihre Unterstützung.

Die Ausschleuderung der Pollinarien ist nicht auf die Gattung Catasetum beschränkt, sondern findet sich auch bei den verwandten Gattungen Cycnoches und Mormodes. Von letzterer konnte ich

Guttenberg, H. von, Über den Bau der Antennen bei einigen Catasetum-Arten. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXVII, Abt. I, März 1908.

²⁾ Auch Jost hat in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (zuerst in der 1. Aufl., S. 528) darauf aufmerksam gemacht.

bisher lebendes Blütenmaterial nicht bekommen, wohl aber konnte ich Blütenstände von Cycnoches maculatum Lindl. durch mehrere Jahre beobachten. Ergänzende Studien wurden ferner an Cycnoches stelliferum Lodd, und Cycnoches chlorochilon Lindl, angestellt. Von Catasetum stand mir reichliches Blütenmaterial des Catasetum fimbriatum Lindl. zur Verfügung. Überdies konnte ich einen Blütenstand von Catasetum Trulla Lindl., zwei von Catasetum purum Nees et Sinn. und einen von Catasetum luridum Lindl. untersuchen.

Es galt zunächst den anatomischen Bau des Stipes genau zu studieren, zu welchem Zwecke Freihand- und Mikrotomschnitte in der Längs- und Querrichtung dieses Organs angefertigt wurden. Dann trachtete ich auf Grund des anatomischen Baues und mit Hilfe verschiedener Experimente den Ursachen der elastischen Spannung im Stipes und der bei der Reizung eintretenden Schleuderbewegung nachzugehen. Einen weiteren Gegenstand der Untersuchung bildete der bisher noch unbekannte feinere Bau der Klebscheibe und die Natur des ausgeschiedenen Klebestoffes. Selbstverständlich versäumte ich es auch nicht, weitere Beobachtungen über die Art der Reizbarkeit dieser Pflanzen anzustellen und schließlich bedurfte noch das die Insekten anlockende Futtergewebe bei der Gattung Cycnoches einer Untersuchung. Die Resultate dieser Studien, die ich noch fortzusetzen gedenke, sollen im folgenden beschrieben werden.

A. Anatomischer Teil.

1 Catasetum.

Bevor ich auf die anatomischen Verhältnisse näher eingehe, will ich den Blütenbau von Catasetum fimbriatum Lindl. in Kürze schildern. Die allgemeinen Bauverhältnisse der männlichen Catasetum-Blüte sind seit den grundlegenden Untersuchungen Darwins¹) ziemlich allgemein bekannt. Die Blüten von C. fimbriatum ähneln im ganzen der von Darwin als "Myanthus barbatus" beschriebenen Form, die nach den Untersuchungen Rolfes²) mit der männlichen

¹⁾ Darwin, Ch., Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übers. von J. V. Carus, 2. Aufl., Stuttgart 1877, Kap. 7.

²⁾ Rolfe, R. A., On the Sexual Forms of Catasetum with special reference to the Researches of Darwin and others. Journal of the Linnean Society, Botany Vol. XXVII, 1891, p. 206-225, Plate VIII.

Blüte von Catasetum barbatum Lindl. identisch ist. Die paarigen Petalen und das vor ihnen liegende Sepalum sind in der geöffneten Blüte steil aufgerichtet, von grünlicher Grundfarbe und mit schwarz-

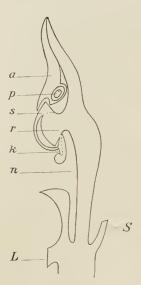


Fig. 1.

Catasetum fimbriatum Lindl. Längsschnitt durch die Säule einer blühreifen Knospe. Der Schnitt ist in der Nähe der Medianebene so geführt, daß ein Pollinium, seitlich getroffen, eben noch zu sehen ist. a = Anthere, p = Pollinium, r = Rostellum, s =Stipes, k = Klebscheibe, n = Narbenhöhle, L =Labellum, S = Sepalum, beide abgeschnitten. Im Rostellum gibt die punktierte Linie die Trennungslinie zwischen Stipes und Klebscheibe einerseits und Rostellum andererseits an. Die gestrichelte Linie trennt die Basis der Klebscheibe von der eigentlichen Klebmasse.

. Vergr. 2,5.

purpurnen Punkten reichlich bedeckt. Die senkrecht nach abwärts stehenden restlichen Kelchblätter sind von ähnlicher Form und gleicher Färbung. Die Lippe ist wesentlich breiter als die von C. barbatum, bildet eine tiefe Grube und trägt davor einen Höcker. Der seitlich aufgerichtete, vorne herabgeschlagene Rand ist in lange, schmale Fransen aufgelöst. Der mittlere Teil des Labellums ist gelblichgrün bis orangegelb, die Ränder sind heller gefärbt, manchmal fast weiß. Am Grunde der Lippe treten schwarzrote Flecken auf. Die gleichfalls rot punktierte Säule trägt zwei lange symmetrische Antennen¹) und ist zu einer langen Spitze ausgezogen, von welcher die Anthere mit einem schnabelartigen Fortsatz (dem Konnektiv?) herabhängt. Die Anthere enthält in ihren zwei Fächern je ein Pollinium und bildet über dem Stipes einen dachartigen Vorsprung. Die Pollinien sind mit je einem kurzen, sehr elastischen Band mit dem oberen Ende des Stipes verbunden, der aus den änßersten Schichten des Rostellums besteht und sich bei der Blütenreife von diesem ablöst. Der Stipes ist um das Rostellum so gebogen, daß die an seinem Ende befindliche Klebscheibe gegen die Rückenwand der Narbenhöhle gewendet ist. Der rückwärtige Teil der Klebscheibe bleibt zunächst mit dem Rostellum verwachsen. Gute Abbildungen der ganzen Blüte, darunter auch eine farbige,

¹⁾ Vgl. Haberlandt, G., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. 2. Aufl., Leipzig 1906, S. 63 ff. und Guttenberg, H. v., a. a. O., S. 9-12, Taf. I, Fig. 5.

hat Porsch¹) gegeben. Nebenstehend ist ein vergrößerter Längsschnitt durch die Säule zur leichteren Orientierung beigefügt (Textfig. 1).

Eine leise Berührung der Antennen hat bekanntlich das Ausschleudern des Stipes samt Klebscheibe und Pollinien zur Folge. Der früher um das Rostellum gebogene Stipes streckt sich dabei gerade, die Klebscheibe wird vorgeschleudert und bleibt am Rücken des die Blüte besuchenden Insektes haften, so daß dieses jetzt das ganze Pollinarium trägt. Beim Besuche einer weiblichen Blüte (diese wurde früher wegen ihres sehr abweichenden Aussehens als eigene Gattung "Monachanthus" beschrieben) können die Pollinien in der klebrigen Narbenhöhle festhaften und von ihren Stielchen abreißen, worauf die Befruchtung eintreten kann. Auf Einzelheiten des Schleudermechanismus will ich hier noch nicht eingehen und nur vorausschicken, daß nach den bisherigen Untersuchungen zwischen einer im Stipes vorhandenen elastischen Spannung und einem Reizvorgang zu unterscheiden ist, welch letzterer durch die Berührung der Antennen hervorgerufen und in diesen bis zum Rostellum geleitet wird. Hier löst er dann — nach Darwin durch Auflösung der letzten Verbindungen zwischen Klebscheibe und Rostellum — den Bewegungsvorgang aus.

Die Längsschnitte durch den Stipes wurden zum Teil an abgeschleuderten Pollinarien angefertigt, es wurden aber auch Mikrotomschnitte durch ganze Säulen hergestellt, welche Knospen entnommen waren, die knapp vor dem Aufblühen standen. Ist die Blüte einmal geöffnet, so ist es unmöglich, Schnitte durch das Rostellum anzufertigen, ohne daß der Stipes abspringt. Dieser Vorgang tritt nämlich, wie wir noch hören werden, auch dann ein, wenn man versucht eine offene Blüte zu fixieren. Die Mikrotomschnitte wurden in der üblichen Weise in der Dicke von 10 und 15 u hergestellt und zwar aus Material, das nach der Fixierung in Alkohol oder Chromessigsäure über Xylol in Paraffin eingebettet worden war. Zur Färbung diente das Flemmingsche Dreifarbenverfahren, mit welchem gute Resultate erzielt wurden.

¹⁾ Porsch, O., Die deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderungen f. d. Orchideenflora Südbrasiliens. Zeitschr. f. induktive Abstamm.- und Vererbungslehre, I, 1908/9, S. 223, Fig. 26. — Derselbe, Orchidaceae in Ergeb. d. botan. Expedition d. Kais. Akad. d. Wiss. nach Südbrasilien. Denkschriften d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. 79 I, Wien 1908, Taf. XIV, Fig. 11.

Wir wollen an den Längsschnitten zuerst ausschließlich den Bau des Stipes betrachten. Vor allem fällt an diesem die Form der nach außen gerichteten Epidermiszellen auf (Taf. VI, Fig. 1). Diese sind von ansehnlicher Größe und bestehen aus einem oberen fast quadratischen Teil und einem schlauchförmigen Fortsatz, der sich seitlich unter die benachbarten Zellen schiebt. Diese Fortsätze sind mit ihren Enden gegen die Säulenbasis gekehrt. Die Zellen werden von einer mächtigen Kutikula bedeckt, an welche sich stellenweise, besonders an den Zellgrenzen dicke kutinisierte Höcker anschließen, welche wohl einen festeren Verband mit den darunter liegenden Schichten bewirken. Die kutinisierten Membranteile färben sich mit Sudan III intensiv rot, werden durch Chlorzinkjod gebräunt und sind in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich. Interessant ist, daß sie sich an Mikrotomschnitten stellenweise loslösen und nach außen einrollen. An der übrigen Membran können wir drei Schichten unterscheiden und zwar eine dicke auf die Kutikula folgende Lamelle, welche sich in die Radialwände fortsetzt, eine stark lichtbrechende, das Lumen umkleidende Schicht und eine dritte Lamelle, welche zwischen den beiden genannten in der Außenwand zu unterscheiden ist und eine feine Streifung erkennen läßt. Der Inhalt der Zellen besteht aus einem kräftig entwickelten Protoplasten, der mehrere Vakuolen einschließt und einen großen Zellkern sowie zahlreiche Fetttröpfchen enthält. Über die chemische Beschaffenheit der Membran geben folgende mikrochemische Reaktionen Aufschluß. Chlorzinkjod färbt nur die Innenlamelle deutlich blau, die Zwischenlamelle nimmt einen grauen Ton an, die Außenlamelle und ihre Fortsetzungen in den Radialwänden bleiben weiß. Als bestes Färbungsmittel für diese Lamelle wurde Methylenblau erkannt, welches in dunkler Lösung angewandt, diese Membranpartien fast schwarz färbt. Dieselben Schichten werden bei längerem Liegen in wässeriger Rutheniumrotlösung rosa gefärbt: Kongorot dagegen tingiert nur die Innenlamelle. Audere Farbmittel geben weniger distinkte Färbungen. In kalter konzentrierter Salzsäure lösen sich die Außenschichten und die Mittellamellen der Seitenwände langsam auf; beim Erwärmen tritt die Lösung sofort ein und führt zur gänzlichen Isolierung dieser Zellen.

Aus den angeführten Reaktionen läßt sich entnehmen, daß nur die Innenlamelle aus reiner Zellulose besteht. Dagegen geben die Außenschichten ähnliche Reaktionen, wie sie für die Pektinstoffe beschrieben werden; sie sind also vielleicht diesen anzuschließen.

Auf die beschriebenen Epidermiszellen folgen - meist in fünf Lagen — Elemente, die in der Längsrichtung des Stipes gestreckt, dabei aber meist etwas wellig verbogen sind (Taf. VI, Fig. 1). Im Gegensatz zu den Epidermiszellen, an welchen ich niemals Tüpfel auffinden konnte, sind diese Zellen sehr reich getüpfelt. Auch an ihnen lassen sich verschiedene Schichten unterscheiden und zwar eine kräftige mittlere Lamelle und ein zartes, das Lumen umkleidendes Häutchen. Letzteres verhält sich wie die Innenlamellen der Epidermiszellen und tritt besonders bei Chlorzinkjodbehandlung durch Blaufärbung hervor. Die mittleren Lamellen bestehen aus derselben Substanz wie die der Epidermiszellen; sie geben dieselben Farbreaktionen und lösen sich gleichfalls in warmer konzentrierter Salzsäure sofort auf.

An diese langgestreckten Zellen schließt sich jene Schichte des Rostellums an, welche als Trennungsgewebe fungiert und in der geöffneten Blüte bereits fast vollständig aufgelöst ist. Es handelt sich um plasmareiche, etwa isodiametrische Zellen, deren Wände einem Auflösungsprozeß unterliegen. Die Membranen sind zum-Teil in den Mittellamellen voneinander getrennt, vielfach auch zerrissen und machen keinen bomogenen Eindruck mehr, sondern erscheinen als feinste, aus kleinen Körnchen zusammengesetzte Fäden. Diese färben sich mit Chlorzinkjod braun und sind in Salzsäure löslich. In dem beschriebenen Auflösungszustand befinden sich etwa drei Zellagen, dann schließen sich weitere Zellen mit gleichfalls sehr zarten Wänden an, welche sich aber in Chlorzinkjod bläuen. Diese Zellen gehören nicht mehr zum Stipes, sondern verbleiben nach dessen Abschleuderung am Rostellum, wo sie bald zugrunde gehen, sich bräunlich verfärben und jene verschrumpfte braune Masse bilden, die am Rostellum von Catasetum-Blüten, welche ihre Pollinarien ausgeschleudert haben, stets zu sehen ist. Die tieferen Schichten des Rostellums bestehen aus derbwandigeren großen Parenchymzellen, die durch ein Gefäßbündel unterbrochen werden, welches in der Rückenwand der Säule aufsteigt, sich im Bogen über die Narbenhöhle wendet und dann im Rostellum bis zur Klebscheide verläuft.

Zu erwähnen wäre noch, daß die Richtung der Enden der Epidermiszellen im oberen Ende des Stipes wechselt. Der Stipes ist - wie auch aus der Längsschnittfigur durch die Säule entnommen werden kann — unter dem dachartigen Vorsprung der Anthere hakenförmig gebogen. Die früher beschriebene Epidermis überzieht auch diesen Teil, dabei stellen sich die schlauchförmigen Verlängerungen der Zellen nach und nach senkrecht zur Oberfläche, um nach dem Überschreiten der höchsten Spitze des Stipes allmählich wieder schräg zu werden, jedoch nach der entgegengesetzten Richtung wie früher. Auch die seitlichen Ränder des Rostellums sind von derartigen Epidermiszellen umkleidet.

Am unteren Ende des Stipes, also dort, wo er an die Klebscheide grenzt, befindet sich ein schon von Darwin beschriebenes Gelenk, welches es ermöglicht, "daß der Stiel rückwärts und vorwärts spielen kann, soweit es das nach oben gewendete Ende der Scheibe gestattet" (Darwin, a. a. O., S. 157). Nach den Beobachtungen Crügers¹) an Catasetum tridentatum und dem zugehörigen weiblichen "Monachanthus viridis" liegt infolgedessen "wenn die Hummel umhergeht die Pollenmasse platt auf dem Rücken und den Flügeln; wenn das Insekt aber in eine weibliche Blüte eintritt, an der das Labellum immer nach oben gekehrt ist, fällt das Pollinium durch sein eigenes Gewicht zurück und liegt an der Vorderfläche des Säulchens. Wenn das Insekt rückwärts aus der Blüte herausgeht, so werden die Pollinien wom oberen Rande der Narbenhöhle gefangen, welcher ein wenig von der Fläche des Säulchens vorspringt."

Die anatomische Untersuchung der Gelenkstelle lehrte, daß hier die eigenartigen Epidermiszellen des Stipes fehlen. Dafür treten kleine, etwas nach außen vorgewölbte Zellen auf, deren Wände kräftig, aber doch viel dünner wie die der früher beschriebenen Zellen sind. Die Außenwanddicke vor allem beträgt nur etwa ½ von der der abgebildeten Epidermiszellen. An die äußerste Zellage schließen sich etwas gestreckte Zellen an, die gleichfalls wesentlich kleiner und zartwandiger sind als die entsprechenden Zellen des oberen Stipesteiles. Im ganzen beträgt die Dicke des Gelenkes etwa ⅓ der des übrigen Stipes. Die Gelenkstelle ist sehr kurz und scharf von der Klebscheibe und dem oberen Teile des Stipes geschieden. Sie kann, abgesehen von den erwähnten Dickenunterschieden, auch deshalb gut funktionieren, weil an ihr die seitliche Einrollung des Stipes aufhört.

¹⁾ Crüger, H., A few Notes on the Fecundation of Orchids and their Morphology. Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Botany, Vol. VII, 1864, p. 127 to 135, Plate IX. Zitiert nach Darwin, a. a. O., S. 176.

An Querschnitten durch Säulen, welche ihren Stipes noch besitzen, erkennt man, daß dieser das Rostellum auch zu beiden Seiten umfaßt. Diese seitlichen Partien sind es, welche beim Abspringen des Stipes sich so stark einkrümmen, daß sie an der Stelle, wo sie am breitesten sind, sich fast oder ganz berühren. Die Epidermiszellen erscheinen am Querschnitt ziemlich schmal und bilden hier ein palisadenartiges Gewebe (Taf. VI, Fig. 2). Die schlauchförmigen Enden haben kreisrunden Querschnitt und lassen jetzt ihre Zusammengehörigkeit mit den Epidermiszellen nicht erkennen. Auch die Querschnitte der folgenden Zellagen nähern sich der Kreisform. Überall ist das aus Zellulose bestehende Innenhäutchen leicht zu erkennen.

Ein Oberflächenschnitt zeigt die in der Längsrichtung des Stipes gestreckten, mit geraden, sehr dicken Wänden aneinander grenzenden Epidermiszellen. Stellenweise treten längsverlaufende Furchen auf, die durch Einsenkung einer Reihe von Epidermiszellen zustande kommen. Wird ein Oberflächenschnitt von der Innenseite betrachtet, so lassen sich die schlauchförmigen Verlängerungen der Epidermiszellen gut beobachten. Der Stipes ist in blühreifen Knospen meist schon mehr oder weniger vom Rostellum abgelöst. Die Lösung beginnt an der Ansatzstelle der Klebscheibe und reicht oft hoch hinauf; doch ist das obere Ende des Stipes mit dem Rostellum stets noch verwachsen. Die letzte Verbindung bildet ein meristemartiges Gewebe, welches am tiefsten Punkte der unter der Anthere liegenden Grube auftritt und hier an die Gewebe des Stipes anschließt. Ebenso sind die seitlichen Ränder des Stipes bis zur Abschleuderung mit einem jugendlichen, gänzlich undifferenzierten Gewebe mit den Seiten des Rostellums verbunden. Auch die äußerste Zellage nimmt nicht den Charakter einer Epidermis an, sondern bleibt ganz zartwandig. Die sich loslösenden Teile des Stipes zeigen ein starkes Verlängerungsbestreben, welches sich in einer deutlichen Vorwölbung äußert.

An das früher beschriebene Gelenk schließt sich die große Klebscheibe an. In jüngeren Knospen ist diese rückwärts noch ganz mit dem Rostellum verwachsen. Später tritt Auflösung einiger Zellagen in der in Textfig. 1 punktierten Linie ein. In Knospen, die knapp vor dem Aufblühen standen, fand ich die Klebscheibe nur mehr am oberen und an den seitlichen Rändern mit wenigen Zellreihen mit dem Rostellum verbunden. Der ganze mittlere Teil der Scheibe war bereits völlig losgelöst. Die sich lösenden Zellen

bilden die Fortsetzung des Trennungsgewebes, welches am Stipes entlang läuft. Sie haben ebenfalls sehr zarte Wände, lassen hier aber deutlich erkennen, daß sie von einer Zellreihe abstammen, deren Elemente sich mehrfach tangential geteilt haben (Taf. VI, Fig. 3). Es handelt sich um lebende Zellen mit ziemlich kräftig entwickelten Protoplasten. Die in der blühreifen Knospe noch nicht aufgelösten Zellen an den Rändern der Klebscheibe sind etwas derbwandiger und noch ungeteilt. Sie bilden ein ziemlich festgefügtes, von wenigen Interzellularen durchsetztes Gewebe.

An der Klebscheibe lassen sich schon makroskopisch zwei Teile unterscheiden: ein fester Sockel, der an die Trennungsschicht und an das Gelenk des Stipes grenzt, und eine breiige Masse, welche als Klebstoff dient. Nach der Ausschleuderung erstarrt diese Substanz an der Luft sehr rasch und verfärbt sich bräunlich; in Wasser dagegen quillt sie auf und bleibt weich. Die Masse ist außerordentlich klebrig und haftet nach dem Erstarren sehr fest an der Unterlage.

Es sei hier zunächst der Aufbau des Sockels beschrieben. An frischem Material sieht man, daß er aus ziemlich gleichartigen, außerordentlich reich getüpfelten Zellen besteht (Taf. VI, Fig. 3, 4), welche von einer fast homogenen, stark lichtbrechenden Substanz erfüllt sind. Diese verschwindet in absolutem Alkohol und besonders in Xylol ziemlich rasch und ist daher in den Mikrotomschnitten nicht mehr vorhanden. Dafür erkennt man an diesen einen zarten Protoplasten und den Zellkern in jeder Zelle. Der stark lichtbrechende Inhalt färbt sich mit Sudan III und Alkannatinktur intensiv, wird in Jodlösungen braun und ist wohl mit dem noch zu beschreibenden Stoff, der sich in der Klebmasse befindet, identisch. Die Zellwand erhält in Chlorzinkjod sofort eine schwarzviolette Färbung, besteht also aus Zellulose.

Die Dicke des Sockels beträgt etwa 10—12 Zellagen, auf welche unvermittelt die Klebmasse folgt. Überträgt man von dieser Stückchen auf den Objektträger in Wasser und sorgt man durch einen leichten Druck auf das Deckglas dafür, daß sie nur eine dünne Schicht bildet, so erkennt man bei mikroskopischer Betrachtung eine Menge dunkler Klümpchen, welche von vielen glänzenden Kügelchen durchsetzt und in einer farblosen, durchscheinenden Grundsubstanz eingebettet sind. Gelegentlich findet man auch Stellen, wo der Auflösungsprozeß noch nicht so weit fortgeschritten ist und man erkennt nun, daß die schaumigen Massen dem Zell-

inhalt entsprechen und die durchscheinende Grundsubstanz aus gequollenen Wänden besteht, deren Mittellamellen manchmal noch erhalten sind (Taf. VI, Fig. 5). Auch Zellkerne kann man erkennen, die weiß und gänzlich strukturlos erscheinen.

Ich versuchte zunächst über die chemische Natur des Zellinhalts näheres zu erfahren und stellte zu diesem Zwecke folgende mikrochemische Reaktionen an. Kalter, absoluter Alkohol löst die Masse nur wenig, warmer Alkohol wesentlich rascher. In Chloroform lösen sich die Kügelchen sofort, wobei sie zunächst zu großen schaumigen Klumpen sich vereinigen, dann in kleine Tröpfchen zerfallen, die schließlich zerfließen. Weniger rasch erfolgt die Lösung in Xvlol und Benzol. Konzentrierte Salzsäure löst langsam, viel rascher 10% Kalilauge. In dieser sowie in Eau de Javelle, das etwas schwächer wirkt, werden die Massen erst gelb gefärbt. Sudan III und Alkannalösung färben lebhaft rot. Jodlösungen dunkelbraun. Nach den beschriebenen Reaktionen handelt es sich wohl um einen harzartigen Körper, möglicherweise auch um Kautschuk, für welchen es eine eindeutige mikrochemische Reaktion bekanntlich bisher nicht gibt. Die für Harze charakteristische Unverdorben-Franchimontsche Reaktion, nämlich Grünfärbung nach längerem Liegen in konzentrierter, wässeriger Kupferazetatlösung, gab kein klares Resultat. Es hatte sich nämlich nach einmonatlichem Liegen in der Flüssigkeit die Klebmasse wohl makroskopisch grün gefärbt, doch war es bei mikroskopischer Betrachtung nicht möglich, eine Färbung der Inhaltsmassen nachzuweisen.

Wir wollen uns nunmehr den gequollenen Zellwänden zuwenden. Diese färben sich in Chlorzinkjod gar nicht und quellen in diesem Reagens noch weiter auf: von Farbstoffen geben Kongorot und Eosin die besten Resultate. In wässerigen Lösungen dieser Substanzen färben sich die gequollenen Wände rosa, in Methylenblau nehmen sie eine schwach bläuliche Färbung an, in den Mikrotomschnitten sind sie durch Orange gefärbt. Keinerlei Erfolg haben Kallose-Farbstoffe, wie Anilinblau und Korallinsoda. Ein höchst eigenartiges Bild erhält man bei Zusatz von absolutem Alkohol. Die plötzliche Entwässerung hat ein momentanes Zusammenschrumpfen der Wände zur Folge und man erkennt nun eine Menge kugeliger oder eiförmiger Körper, die zweifach oder dreifach zusammengesetzt sind und lebhaft glänzen. Die Kugeln liegen lose oder sind durch Fäden miteinander verbunden. Sie können durch

Wasser jederzeit wieder aufgequollen werden, quellen auch nach Vorbehandlung mit absolutem Alkohol etwas in Xylol, Benzol und Chloroform. In Kalilauge schwellen sie sehr stark an, ohne sich aber zu lösen.

Erst die Betrachtung von Mikrotomschnitten durch Klebscheiben, welche Knospen entnommen waren, gab über die Natur dieser Körper Aufschluß. Man erkennt an diesen (Taf. VI, Fig. 4) entwässerten und in Kanadabalsam eingebetteten Schnitten noch vollkommen den zelligen Aufbau der Klebmasse und sieht, daß die Zellwände an genau gegenüberliegenden Stellen, ferner in den Zellecken halbkugelig aufquellen; so erklären sich die doppelt oder dreifach zusammengesetzten Kugeln. Diese hängen an den Schnitten noch überall zusammen, und zwar sind sie durch sehr feine Wandpartien miteinander verbunden, welche sich dann als Mittellamellen durch die Kugeln verfolgen lassen. Es gelingt jetzt auch, diese zarten Wände zu färben. Sie werden in Chlorzinkjod braun und färben sich gut mit Rutheniumrot, auch etwas mit Methylenblau. Diese Membranstücke bestehen also wohl aus leicht löslichen Pektinstoffen und ermöglichen den Zerfall der Zellwände in einzelne Teile.

Über die chemische Natur der Membrankugeln läßt sich Sicheres nicht aussagen. Jedenfalls wird man sie den verschleimten Pflanzenmembranen zuzurechnen haben und wenn wir uns an die Einteilung der Pflanzenschleime in Zellulose-, Pektin- und Kalloseschleime halten, so sind sie am ehesten den erstgenannten zuzuzählen. Gegen ihre Natur als Pektin- oder Kalloseschleime spricht vor allem die Tatsache, daß sie sich in den angeführten quellenden Reagentien niemals vollständig auflösen und ferner die charakteristischen Farbenreaktionen nicht geben. Dagegen spricht die gute Färbbarkeit in Kongorot für Zelluloseschleim, ebenso das Ausbleiben der Färbung in Chlorzinkjod, welches allerdings manche Zelluloseschleime bläut, die andern Schleimarten aber braun färbt. Bemerkt sei noch, daß man an den harzfreien Mikrotomschnitten in den Zellen deutlich einen vakuolenreichen Protoplasten mit einem stark geschrumpften Zellkern erkennen kann.

Betrachten wir jetzt die chemische Natur der Klebmasse im Zusammenhange mit der Aufgabe, welche diese zu erfüllen hat, so müssen wir sagen, daß die gebildeten Stoffe in hohem Maße geeignet sind, als Klebstoffe zu dienen. Zweierlei klebrige Substanzen, ein harz- oder kautschukartiger Körper und eine Schleimmasse werden gebildet, die beide bei Austrocknung rasch erstarren und dann das außerordentlich feste Ankleben der Scheibe bewirken. Die Aufgabe der Schleimkugeln liegt meines Erachtens besonders noch darin, daß sie die Harzmassen zunächst auseinanderhalten und so verhindern, daß diese zu einem festen Klumpen zusammenschmelzen. Daraus erklärt sich auch die lockere Beschaffenheit der frischen Klebsubstanz, welche erst beim Eintrocknen sich zu einer festen Masse verbindet.

Die Pollinien sind, wie schon erwähnt wurde, mit dem Stipes durch je ein elastisches Band verbunden. Diese Bänder sind gelb gefärbt und tütenförmig eingerollt, wobei die Spitze der Tüte der Anheftungsstelle am Stipes entspricht. Wie schon Darwin angibt, erfolgt die Verbindung der Pollinien mit dem Stipes erst in einem ziemlich vorgeschrittenen Knospenstadium. Nach meinen Beobachtungen kommt die Anheftung folgendermaßen zustande. Die Pollinien sind derart eingerollt, daß sie eine lange, etwas abgeplattete Röhre bilden, welche auf der der Säule zugewendeten Seite der Länge nach geschlitzt ist. Im Innern dieser Röhre befindet sich in jugendlichen Knospen ein Gewebezylinder, welcher durch den Schlitz mit der Antherenwand, die in diesem Alter noch undifferenziert ist, in Verbindung steht: in blühreifen Knospen dagegen ist dieses Gewebe verschwunden, der Raum im Innern der Pollinien ist leer. An Zwischenstadien konnte ich erkennen, daß der ursprünglich meristematische Gewebezylinder bald degeneriert, die Verbindung mit der Antherenwand wird aufgelöst und es bleibt schließlich nur eine Gewebemasse am basalen Ende des Polliniums übrig. Hier ragt diese Masse aus dem Ende des Polliniumschlitzes hervor und kommt nun — wohl durch das Wachstum der einzelnen Teile - mit dem Stipes in Verbindung und klebt an diesem an. Die mikroskopische Untersuchung der fertigen Bänder lehrt, daß sie aus weißen, stark gequollenen Zellwänden bestehen, zwischen welchen der Zellinhalt in Form einer stark lichtbrechenden Masse auftritt, welche dieselben Reaktionen wie der Zellinhalt der Klebscheibenzellen gibt und wohl mit diesem identisch ist. Die Klebrigkeit der Bänder dürfte auf den Zellinhalt, die Elastizität auf die Beschaffenheit der Zellwände zurückzuführen sein. Die Elastizität ist eine so hohe, daß die Bänder auf ein Mehrfaches ihrer Länge gedehnt werden können, ohne daß die Elastizitätsgrenze überschritten wird.

Im Anschluß an die anatomische Beschreibung des Pollinariums seien noch einige anatomische Einzelheiten anderer Teile der Catasetum-Blüte erwähnt. Den Bau der Antennen von Catasetum fimbriatum habe ich in meiner früher zitierten Arbeit beschrieben, ebenso das im Labellum vorhandene Futtergewebe, welches Eiweiß und Stärke enthält. Außer dem schon erwähnten Gefäßbündel, welches in das Rostellum mündet, verläuft noch ein zweites Bündel in der Medianebene an der Rückenwand der Säule bis in deren Spitze. Hier wendet es sich in spitzem Winkel um und setzt sich nach abwärts in die Anthere fort. An der Stelle des Umbiegens liegen zahlreiche, große, speichertracheidenartige Zellen mit vielen langgestreckten Tüpfeln, welche senkrecht zur Längsrichtung der Elemente verlaufen. Die Zellen enthalten einen zarten plasmatischen Wandbelag mit Zellkern. Die Wände der Antherenfächer sind innen mit 4-5 Schichten von Zellen ausgekleidet, welche sehr kräftige Verdickungsleisten besitzen. Die Anordnung derselben ist ähnlich der für Lilium bekannten. Die Zellen der Pollinien sind durch kräftige Wände voneinander getrennt. In jeder Zelle ist der vegetative und der generative Kern, letzterer meist von einer hyalinen Plasmapartie umgeben, leicht zu erkennen. Die Wände der peripheren Zellen sind nach außen zu stark verdickt und fast ganz kutinisiert. Die einzelnen Tetraden sind hier häufig etwas voneinander getrennt (vgl. die entsprechende Figur für Cycnoches, Taf. VI, Fig. 6). Zum Schluß sei noch bemerkt, daß die zum Vergleiche untersuchten Arten: C. callosum Lindl., C. Trulla Lindl., C. purum Nees et Sin. und C. luridum Lindl. im Bau des ganzen Pollinariums im wesentlichen mit C. fimbriatum übereinstimmen. Die Antennen der beiden erstgenannten Arten habe ich schon an früherer Stelle beschrieben. Bei C. purum sind sie sehr lang, annähernd parallel und fast ganz vom Labellum eingeschlossen; nur ihre Spitzen ragen über dieses vor. Die Lippe ist durch starke Vorwölbung des vorderen Endes und der Seitenränder soweit verschlossen, daß größere Insekten nur von der Säule aus, also über die Antennen, in die Höhlung des Labellums gelangen, wobei sie mit ihrem Rücken die Antennenspitzen streifen müssen. Die Antennen sind glatt und bestehen aus lebenden, langgestreckten Elementen: sie sind also dem ersten von mir seinerzeit beschriebenen Typus anzureihen. Das Labellum ist außen grün, innen braun gefärbt und enthält in der papillösen inneren Epidermis und den darunterliegenden Schichten in großer Menge Öltröpfchen und feinste Stärkekörnchen als Futter für die Blütenbesucher. Das Labellum ragt zufolge Ausbleibens der Torsion des Fruchtknotens fast senkrecht nach aufwärts, die Säule liegt horizontal und die übrigen, dunkelgrünen Blätter der Blüte bilden einen nach abwärts gewendeten Helm. C. luridum zeigt ähnliche Verhältnisse, doch ist hier der Fruchtknoten gedreht. Die Lippe liegt horizontal, ist vorne etwas herabgeschlagen, ihre Seitenränder sind aufgebogen. Alle übrigen Blätter der Blüte bilden einen Helm, welcher der Lippe seitlich fest anliegt und sie oben verschließt, so daß ein Insekt nur vom Vorderende der Lippe aus durch eine niedrige Öffnung in das Innere der Blüte gelangt. Die Grundfarbe der Blüte ist gelbgrün. Auf der Innenseite der paarigen Petalen und der Sepalen finden sich zahlreiche rotbraune Flecken. Die Lippe ist außen grün, innen dunkelgelb, am Eingang aber rotbraun gefärbt. Im Innern treten zahlreiche, vorspringende grüne Längsleisten auf, unter welchen Gefäßbündel verlaufen. Die Prüfung auf Futterstoffe ergab wieder das Vorhandensein zahlreicher Öltröpfchen, besonders in der Epidermis. Stärke fehlte hier, doch ließ Fehlingsche Lösung deutlich erkennen, daß die Zellen reichlich Zucker enthalten. Die Epidermiszellen der Innenseite treten stellenweise auseinander, so daß Lücken und Furchen entstehen, welche das Benagen durch die Insekten wesentlich erleichtern dürften. In den tieferen Schichten des Labellums treten große mit Schleim erfüllte Zellen auf, die manchmal kleine Raphidenbündel enthalten. Die langen symmetrischen Antennen liegen der Lippe zum größten Teile auf. Sie sind rotbraun gefärbt und ähnlich wie die von C. purum gebaut. Allen untersuchten Catasetum-Arten ist gemeinsam, daß die ganze Narbenhöhle nicht von einer festen Epidermis begrenzt, sondern mit losen Zellen ausgekleidet ist. Dies kommt dadurch zustande, daß die ursprünglich vorhandene Epidermis nebst 4-6 Lagen darunterliegender langgestreckter Zellen einem Auflösungsprozesse unterliegt. Die Wände quellen erst stark auf, dann lösen sich die weißlichen mittleren Schichten, bis die Zellen völlig isoliert sind. Demselben Lösungsprozesse unterliegen die inneren Schichten der Antennen. Sämtliche von mir beobachteten Arten besitzen einen intensiven angenehmen Geruch, der sehr an den Geruch der Stanhopea-Arten erinnert.

Bemerken möchte ich schließlich, daß bei C. fimbriatum und ebenso bei Cycnoches maculatum jene Blüten, die ihr Pollinarium ausgeschleudert haben, sehr rasch, manchmal schon nach einem Tage, zugrunde gehen, wogegen ungereizte Blüten bis zu zwei Wochen, vielleicht auch noch länger, unverändert bleiben. Das Absterben besteht in einem raschen Verwelken, die Blätter der Blüte werden schlaff und sind bald zu dünnen braunen Häuten zusammengeschrumpft. Durch das Abschleudern des Pollinariums werden allerdings epidermislose Stellen der Blüte bloßgelegt, doch sind diese viel zu klein, um allein das rasche Verwelken zu erklären. Es liegt vielmehr zweifellos eine interessante Reizerscheinung vor, die ein näheres Studium verdient. Der ökologische Vorteil des Vorgangs liegt auf der Hand: durch das Absterben der pollenlosen Blüten wird bewirkt, daß die Insekten sich nicht mehr diesen, sondern nur den noch pollentragenden Blüten des Blütenstandes zuwenden.

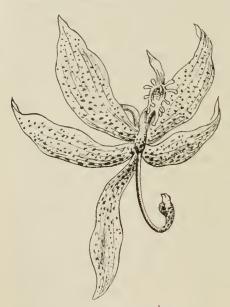


Fig. 2. Cycnoches maculatum Lindl. Männliche Blüte in natürlicher Größe. Das Pollinarium ist abgeschleudert (Original).

2. Cycnoches.

Auch die Gattung Cycnoches entwickelt zweierlei Blüten. männliche und weibliche. Bei der Sektion Eucycnoches 1) unterscheiden sich beiderlei Blüten hauptsächlich durch den Bau der Säule; bei der Sektion Heteranthae dagegen sind männliche und weibliche Blüten völlig verschieden. Das von Darwin untersuchte und abgebildete (Fig. 39, S. 188) C. ventricosum²) gehört zur ersteren Sektion, die von mir am eingehendsten studierte Spezies C. maculatum Lindl³) zur letzteren. Die männlichen Blüten von C. maculatum (Textfig. 2) bilden eine lange herabhängende Ähre. Sepalen und Petalen sind, abge-

¹⁾ Vgl. Rolfe, R. A., A Revision of the Genus Cycnoches. The Orchid Review, Bd. XVII, 1909, p. 269 ff.

²⁾ Das nach Darwin abgebildete *C. ventricosum* ist von dem in Engler-Prantl Nat. Pflanzenfamilien, Bd. II, Abt. 6, S. 160 abgebildeten und beschriebenen *C. ventricosum* Lindl. völlig verschieden, da dieses nach der Abbildung zur Sektion *Heteranthae* gehört. Auch sind in Abbildung und Text männliche und weibliche Blüte stets verwechselt.

³⁾ Vgl. Rolfe, R. A., Cycnoches maculatum. The Orchid Review, Bd. XVII, 1909, p. 273, Fig. 21.

sehen vom Labellum, von ziemlich gleichem Aussehen. In der offenen Blüte sind sie stark nach rückwärts geschlagen, schließlich eingerollt. Sie sind gelbgrün gefärbt und mit zahlreichen schwarzroten Punkten versehen. An dem aufrecht stehenden oder etwas zurückgeschlagenen Labellum können drei Teile unterschieden werden. Auf einem grün gefärbten festen Sockel (dem Hypochil) sitzt ein bogig nach rückwärts gekrümmtes elastisches Gelenk (Mesochil), welches ein derberes blattartiges Endstück (Epichil) trägt (vgl. den Längsschnitt Textfig. 3). Dieses Endstück läuft in eine lanzettliche zurückgeschlagene Spitze aus und besitzt im unteren Teile eine Grube. Die Ränder des Labellums

springen hier zu beiden Seiten vor und tragen je 5-6 etwa 3-5 mm lange Zipfel; ein weiterer springt über die Grube in der Mitte vor. Zwei ähnliche, aber etwa doppelt so starke Vorsprünge stehen nebeneinander an der Basis der Grube. Der unterste Teil des Labellums ist, wie erwähnt, grün gefärbt, die übrigen Teile sind erst schneeweiß und werden später elfenbeinfarben. Rote Flecken treten besonders auf der Rückenseite und am Hypochil, sonst nur vereinzelt auf.

Gegenüber der Basis des Labellums entspringt die eigenartige Säule. Diese ist ungewöhnlich lang, bogig gekrümmt und trotz ihrer schlanken Form ziemlich kräftig. Sie ist grün gefärbt und schwarzrot punktiert. An ihrem freien Ende, das infolge der starken Krümmung dem Labellum zugekehrt ist, trägt sie die Anthere, welche mit einem feinen fadenförmigen Band, das wohl als Filament anzusehen ist, mit dem Sänlenende

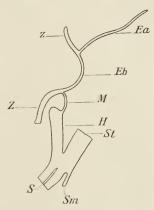


Fig. 3. Schematischer Längsschnitt durch das Labellum von Cycnoches maculatum.

Ea = blattartiger Teil, Eb = grubiger Teil des Epichils, M = Mesochil (Gelenk), H = Hypochil, S = Säule, St = Blütenstiel,Sm = das mediane Sepalum, alledrei abgeschnitten. Das Epichil trägt oben den medianen Zipfel = z, unten den in Wirklichkeit etwas tiefer liegenden Zapfen = Z. Vergr. 2.

in Verbindung steht. Zu beiden Seiten dieses Bandes springen zwei kleine blattartige Zipfel der Säule vor, die der Oberseite der Anthere aufliegen. Letztere ist zweifächrig und enthält zwei Pollinien, welche auch hier mit kleinen elastischen Fortsätzen mit dem Stipes verbunden sind. Dieser besteht wieder aus den äußersten Zellagen des Rostellums (vgl. Textfig. 4 und 5), ist sehr stark gebogen und vom Rostellum in der offenen Blüte bereits größtenteils losgelöst. Das bei *Catasetum* auftretende basale Gelenk fehlt hier gänzlich. Die Klebscheibe ist sehr groß und besitzt einen Lappen, der nach abwärts reicht und den Eingang in die Narbenhöhle wie ein Vorhang verschließt. Von der Narbenhöhle führt ein offener Narbenkanal bis zur Basis der Säule.

Über die Reizbarkeit und die besonders empfindlichen Stellen soll erst später berichtet werden. Hier sei nur erwähnt, daß bei gewissen Berührungen des Säulenendes eine Abschleuderung des Stipes samt Klebscheibe und Anthere erfolgt, die mit großer Kraft vor sich geht. Die Klebscheibe löst sich zuerst. Sie fliegt erst nach oben, dann nach rückwärts, und der mit ihr verbundene Stipes nimmt die Pollinien samt der Anthere mit, wobei das früher beschriebene zarte Filament entzweireißt. Die anfängliche Verbindung der Anthere mit der Säule gibt einen Drehpunkt für die Bewegung ab und ist für die bogige Flugrichtung des Pollinariums ausschlaggebend. Ein vorzeitiges Abreißen des Filamentes wird dadurch verhindert, daß die steifen blattartigen Enden der Säule die Anthere herabdrücken. Hat man den Schleudervorgang durch entsprechende Berührung mit dem Finger ausgelöst, so trifft das Pollinarium diesen stets. Wie bei Catasetum erhärtet die Klebmasse nach dem Ausschleudern sehr rasch und haftet dann außerordentlich fest auf der Unterlage. Der Stipes ist nach dem Ausschleudern so stark nach rückwärts gekrümmt, daß die Anthere der Rückseite der Klebscheibe aufliegt; nach 5-15 Minuten streckt er sich dann gerade und verbleibt in dieser Lage. Eine Einkrümmung der seitlichen Ränder des Stipes ist hier nur in geringem Maße zu beobachten, was damit zusammenhängt, daß dieser das Rostellum seitlich nur wenig umfaßt. Im Gegensatze zur Beobachtung Darwins an C. ventricosum konnte ich ein Abfallen der Anthere nach der Geradestreckung des Stipes nur selten beobachten; doch läßt sie sich stets sehr leicht abstreifen.

Ich will nunmehr zur Beschreibung des anatomischen Baues der einzelnen Teile übergehen. Die anatomischen Verhältnisse des Stipes weichen auffallenderweise von den für Catasetum beschriebenen nicht unerheblich ab. Auch bei Cycnoches ist eine mächtige Epidermis mit sehr starken Wänden vorhanden, doch fehlt diesen Zellen das für Catasetum so charakteristische schlauchförmige Ende; überdies treten in der Epidermis nicht selten Teilungen auf

(Taf. VI, Fig. 7). Die genauere Untersuchung läßt auch hier, abgesehen von der derben Kutikula, drei Schichten erkennen. Das Lumen wird von einer Innenlamelle umkleidet, darauf folgt eine zweite Schicht, die hier aber nicht nur nach außen zu entwickelt ist, sondern sich deutlich rings um die Zelle verfolgen läßt. Oberseits setzt diese Lamelle direkt an die Kutikula an, und die dritte Schicht tritt nur in den Radialwänden auf, von welchen aus sie sich in die Mittellamellen der folgenden Zellen fortsetzt. Die für Catasetum beschriebene Streifung der zweiten Lamelle ist nur hin und wieder schwach zu erkennen. Das chemische Verhalten der einzelnen Schichten ist dasselbe wie bei Catasetum. Die innerste Lamelle gibt deutliche Zellulosereaktionen, die zweite färbt sich mit Chlorzinkjod schwächer, die dritte gar nicht. Diese ist wieder in Salzsäure leicht löslich, so daß man durch Anwendung dieser Säure alle Zellen isolieren kann. Die Kutikula sowie auch die übrige Epidermisaußenwand zeigt an eingerissenen Epidermiszellen das deutliche Bestreben, sich nach auswärts einzukrümmen. Die Zellen enthalten reichlich Plasma, das Fetttröpfchen und einen großen Zellkern einschließt.

Die auf die Epidermis folgenden Zellen sind langgestreckt, dabei aber stets etwas wellig gebogen. Ihre innerste Membranlamelle ist oft so dünn, daß sie nur nach Chlorzinkjodbehandlung durch Blaufärbung deutlich hervortritt. Dann folgt eine in der genannten Lösung ungefärbt bleibende Schicht, welche der mittelsten Lamelle in den Radialwänden der Epidermis entspricht. Sehr auffällig ist, daß diese Mittelschichten zwischen sich reichlich Kutinmassen einschließen, welche teils miteinander verbunden, teils unterbrochen sind und häufig tüpfelartig gekerbt erscheinen, obwohl die Wände ziemlich wenig Tüpfel erkennen lassen. Daß es sich tatsächlich um Kutin handelt, läßt sich aus folgenden Reaktionen ziemlich sicher ableiten: Chlorzinkjod färbt braun, Sudan III rot, und konzentrierte Schwefelsäure vermag die Substanz auch beim Erhitzen nicht zu lösen. Überdies ist das Lichtbrechungsvermögen dem der Kutikula gleich. Die Aufgabe der Kutineinlagerung glaube ich darin erblicken zu sollen, daß sie die Transpiration des abgeschleuderten Stipes auf der Innenseite herabsetzt. Diese besitzt keine Kutikula, auch fehlt der bei Catasetum durch Einrollung der Seitenränder bewirkte Schutz.

An die langgestreckten Elemente schließen sich kürzere, reicher getüpfelte an, dann folgt das Trennungsgewebe. Dieses ist auch bei Cycnoches äußerst zartwandig, unterscheidet sich aber von dem bei Catasetum auftretenden dadurch, daß es viele Zellagen einnimmt, welche allmählich zugrunde gehen. Auch erfolgt die Lösung nicht gleichmäßig, sondern es bleiben zwischen großen Lücken noch dünne fadenförmige Verbindungen zwischen Stipes und Rostellum erhalten, welche aus zugrunde gegangenen Zellen bestehen und erst bei der Abschleuderung zerrissen werden.

An Querschnitten durch den Stipes, der bei *Cycnoches* das Rostellum seitlich nicht umfaßt (Taf. VII, Fig. 8), sind die anatomischen Verhältnisse den für *Catasetum* beschriebenen sehr ähnlich; doch erkennt man auch hier deutlich die Kutinmassen zwischen den Zellen, ferner zeigen sämtliche Wände eine auffallende Querstreifung. Das Trennungsgewebe reicht bis an den Rand. Die letzte Verbindung wird durch die ziemlich kräftige Epidermis der Rostellum-Seitenwände gebildet.

Auch die Klebscheibe weicht in ihrem Bau einigermaßen von der für Catasetum beschriebenen ab. Unterschiede finden sich vor allem bei dem mit dem Stipes verwachsenen Sockel, der aus schräggestellten langen Zellen besteht, welche nicht so derb und weniger getüpfelt sind (Taf. VII, Fig. 9). Auf den Sockel folgt übergangslos die Klebmasse. Diese zeigt frisch in Wasser beobachtet (Taf. VII, Fig. 10) ein etwas anderes Aussehen als die von Catasetum; hier sind nämlich die Schleimkugeln ohne weiteres zu erkennen. Sie sind meist regellos gelagert, nur manchmal gelingt es noch, ihren Zusammenhang zu erkennen. Die Entstehung der Schleimkugeln ist, wie Mikrotomschnitte durch jüngeres Material lehren (Taf. VII, Fig. 11), dieselbe wie bei Catasetum. Auch die Reaktionen sind die gleichen, wieder erfolgt in starkem Alkohol Schrumpfung, in Laugen Quellung usw. Die Inhaltsmassen sind undurchsichtig, die Tröpfehen kleiner. Chloroform löst sie sofort, auch die übrigen Reaktionen verlaufen wie bei Catasetum.

Das Trennungsgewebe zwischen Sockel und Rostellum besteht aus zarten, reihenweise angeordneten Zellen. In der fertigen Blüte ist es zum größten Teile bereits aufgelöst. Als letzte Verbindung dient dann an den Rändern ein wenige Zellagen breites Gewebe dünnwandiger, ziemlich fest gefügter Parenchymzellen.

Die Anthere, welche in der Knospe noch teilweise mit der Säulenspitze verwachsen ist (vgl. Textfig. 5), bildet einen kräftigen vorhangartigen Lappen, der fast bis zur Hälfte des Stipes reicht und jedenfalls dazu beiträgt, daß die Anthere mit den Pollinien bei der Abschleuderung mitgerissen wird (Textfig. 4 und 5). Das fadenförmige Filament enthält ein von der Epidermis und einigen Parenchymzellagen umgebenes Gefäßbündel, das hauptsächlich aus Tracheiden besteht. Dieses Bündel setzt sich in der Medianebene der Anthere bis an das Ende des beschriebenen Lappens fort. Es entstammt der Säule und verläuft an deren Unter- bezw. Außenseite. Ein zweites, dem beschriebenen in der Säule paralleles

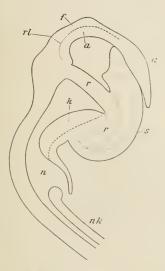


Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch das Säulenende einer Knospe von Cycnoches maculatum Lindl.

 $f = \text{Filament}, \ a = \text{Anthere}, \ rl = \text{Ri}\beta$ linie des Filamentes, s = Stipes, r = Rostellum, k = Klebscheibe, n = Narbenhöhle,nk = Narbenkanal. Die Trennungslinien sind punktiert eingetragen. Das zwischen Stipes . und Rostellum gelegene Gewebe geht später zugrunde. Die Grenze zwischen Sockel und Klebmasse der Klebscheibe ist durch eine Strichlinie angedeutet, ebenso die Verwachsungslinie von Filament und Anthere. Vergr. 10.

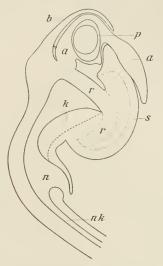


Fig. 5. Etwas seitlich der Medianlinie geführter Längsschnitt durch das Säulenende einer Knospe von Cycnoches maculatum.

p = Pollinium, b = blattartigerAnhang der Säule. Die übrigen Bezeichnungen und die Trennungslinien wie in Fig. 4. Vergr. 10.

Bündel biegt in das Rostellum ein und endet in der Nähe der Klebscheibe. Die Rißlinie des Filamentes ist in Textfig. 4 eingezeichnet. Obwohl das Abreißen stets an derselben Stelle erfolgt, konnte ich an dieser keine anatomischen Besonderheiten nachweisen. Die Pollinien stellen unten offene Hohlkugeln dar; anatomisch gleichen sie denen von Catasetum (Taf. VI, Fig. 6).

Schließlich bedarf noch das Labellum einer genaueren Beschreibung. Dieses wird meist von 13 Gefäßbündeln durchzogen, welche an der dünnen, durchsichtigen Gelenkstelle leicht zu sehen sind. Jedes Gefäßbündel mündet in einen der beschriebenen Vorsprünge. Von den sieben obersten Zipfeln führen Bündelabzweigungen in die Spitze des Labellums. Die bisherigen Beobachtungen an Catasetiden und anderen Orchideen 1) machten es wahrscheinlich, daß auch bier das Labellum ein Futtergewebe enthalte. Eine Prüfung verschiedener Partien mit Millonschem Reagens und anderen zum Nachweis von Eiweiß benutzten Reagentien ergab keinen Erfolg. Ebensowenig konnte Zucker oder Stärke nachgewiesen werden. Dagegen enthalten fast alle Zellen des Labellums stark lichtbrechende Tropfen, die in besonders großer Menge in den beschriebenen Vorsprüngen auftreten; hier sind die etwas papillösen Epidermiszellen fast ganz davon erfüllt (Taf. VII, Fig. 11). Die Tropfen färben sich in Sudan III und Alkannatinktur intensiv rot, werden durch Osmiumsäure geschwärzt und sind in starkem Alkohol löslich. Es handelt sich anscheinend um ein fettes Öl, das geruchlos und nicht klebrig ist, wodurch es sich sofort von dem harzigen Inhalt der Klebscheibe unterscheidet. Letzterer nimmt auch in Sudan eine wesentlich gelbere Färbung an. Die Zipfel enthalten ferner große, isolierte Speichertracheiden mit feinen Spiralbändern, ähnlich denen, die in den Kannen von Nepenthes vorkommen.

Das gleichfalls anatomisch genau untersuchte Cycnoches stelliferum Lodd. stimmt mit C. maculatum weitgehend überein. Die männliche Blüte ist der der letztgenannten Spezies sehr ähnlich, nur ist sie wesentlich kleiner und nicht rot gefleckt. Der Bau der Säule und des Labellums zeigt so wenig Unterschiede, daß darauf nicht näher eingegangen zu werden braucht. Von Cycnoches chlorochilon Lindl., das zur Sektion Eucycnoches gehört, standen mir nur eine in Alkohol konservierte und eine lebende Blüte zur Verfügung. Die Blüten sind ungewöhnlich groß (Gesamtlänge 13 cm, größte Breite 8 cm), ihre Blätter sind abgesehen vom Labellum ziemlich gleich gestaltet, derb und von gelbgrüner Farbe. Das unbewegliche, 6 cm lange Labellum ist fleischig und steht fast aufrecht. Der obere schüsselförmige Teil ist elfenbeinfarben, unten

¹⁾ Vgl. Haberlandt a. a. O., S. 67. — Guttenberg a. a. O. — Porsch, O., Über zwei neue Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte. Österr. Botan. Zeitschrift, LV, 1905, S. 165 ff. — Derselbe, II. Weitere Untersuchungen über Futterhaare usw. Österr. Botan. Zeitschrift, LVI, 1906, S. 41 ff.

springt ein schwarzgrüner, gefurchter Höcker vor (Textfig. 6). Die Säule ist relativ kürzer und derber, im wesentlichen aber gleich gebaut wie die von C. maculatum. Die anatomische Untersuchung des Pollinariums ließ keine besonderen Verschiedenheiten gegenüber C. maculatum erkennen. Der Stipes ist kräftiger, die Epidermis-



Fig. 6. Cycnoches chlorochilon Lindl. Männliche Blüte in natürlicher Größe. Das Pollinarium befindet sich noch an der Säule (Original).

zellen sind dünnwandiger, dafür aber die darunter liegenden Schichten stärker entwickelt. An der sehr großen Klebscheibe sind gleichfalls ähnliche Verhältnisse wie bei C. maculatum zu beobachten. Auch hier schließt die Scheibe die Narbenhöhle vollkommen zu. Das Labellum verbreitet einen starken, angenehmen, zimtartigen

Geruch. Es enthält sowohl im weißgelben Teile, besonders aber im grünen Höcker massenhaft Öl und reichlich feinste Stärkekörnchen in den Zellen. Die Epidermis des schüsselförmigen Teiles ist ziemlich derb, glänzend glatt und daher für die Insekten wohl nicht leicht zu benagen. Der grüne Höcker dagegen zeigt die Eigentümlichkeit, daß zwischen Epidermiszellen mit kräftigen Außenwänden ganz zartwandige auftreten, welche bald einsinken und zugrunde gehen. Dadurch wird die Oberfläche gefurcht und so den Insekten das Anfressen erleichtert. In den tieferen Schichten des Labellums finden sich zahlreiche große eiförmige Speichertracheiden mit feiner Spiralverdickung.

B. Experimenteller Teil.

1. Die Reizbarkeit.

a) Catasetum.

Nach den eingehenden Untersuchungen Darwins kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Abschleuderung des Stipes bei Catasetum durch einen Reizprozeß ausgelöst wird, der sich zunächst in der berührten Antenne abspielt und in dieser zum Rostellum geleitet wird. Darwin fand, "daß kein mäßiger Grad von Gewalt, auf irgend einen Teil der Blüte ausgenommen auf die Antennen ausgeübt, irgend eine Wirkung hervorbringt" (a. a. O., S. 160). "Die äußerste Spitze und die ganze Länge der Antennen sind sensitiv. Bei einem Exemplar von C. tridentatum genügte eine Berührung mit einer Borste; bei fünf Exemplaren von C. saccatum war eine sanfte Berührung mit einer feinen Nadel notwendig; aber in den anderen Exemplaren war ein leichter Schlag erforderlich. Bei C. tridentatum war ein Luftzug und ein Strom kalten Wassers aus einer kleinen Röhre nicht hinreichend, ebensowenig in irgend einem Falle eine Berührung mit einem menschlichen Haar." Wichtig sind ferner Darwins Beobachtungen, daß bei Catasetum callosum zwei in heißes Wasser getauchte Blüten von selbst ihre Pollinien auswarfen, daß ferner ein dünner Strom fast kochenden Wassers ebensowenig wie auf die Antennenspitze geträufelte Schwefelsäure die Reizbewegung auslösen.

Gegen Darwins Angaben hat sich bisher wohl nur Hart1)

¹⁾ Hart, J. H., Bull. Misc. Inform. Roy. Bot. Gard. of Trinidad 2, 1896, nach dem Referat in Bot. Gazette, Bd. 22, 1896, S. 505.

gewendet, welcher fand, daß bei C. fimbriatum die Ausschleuderung der Pollinarien nicht nur bei Berührung der Antennen, sondern auch bei Erschütterung der Blüte, Entfernung der Anthere, Druck auf die Säule und Reizung der Ränder der Narbenhöhle erfolgt, wenn sich die Blüte in einem vorgeschrittenen "Reifestadium" befindet. Dazu ist zu bemerken, daß auch Darwin nicht leugnet, daß stärkere Erschütterungen usw. den Schleudervorgang auslösen können; vor allem ändert dies aber nichts an der Tatsache, daß die Antennen zufolge ihrer besonderen Empfindlichkeit als spezielle Perzeptionsorgane aufzufassen sind und daß, im Falle die Ausschlenderung nach Berührung der Antennen erfolgt, tatsächlich ein Reizvorgang vorliegt. Dies bestätigt auch Jost 1), der noch bemerkt, daß es ihm nicht gelang, durch Anprall eines Wasserstrahls eine Reizung der Antennen herbeizuführen.

Die Ausführungen Darwins und der späteren Autoren lassen die Frage offen. ob bei Catasetum eine Art der Reizbarkeit vorliegt, welche der von Mimosa an die Seite zu stellen ist, oder ob es sich um eine Empfindlichkeit ähnlich der der Ranken handelt, ob wir die Erscheinung also als eine seismonastische oder als eine thigmonastische aufzufassen haben. Meine eigenen Untersuchungen über die Reizbarkeit waren vor allem der Entscheidung dieser Frage gewidmet. Zunächst konnte ich sowohl bei C. fimbriatum als auch bei C. Trulla, C. callosum und C. purum bestätigen, daß ein durch ein menschliches Haar bewirkter "Kitzel", auch wenn er längere Zeit andauert, niemals die Ausschleuderung herbeiführt. Ebenso löst eine vorsichtige Berührung mit einer kräftigen Borste, einem Pinsel oder einer Nadel den Schleudervorgang nicht aus, solange man es vermeidet, einen Druck auf die Antennen auszuüben. Dagegen genügt bei C. fimbriatum der geringste Druck, der eine wenn auch noch so leichte Verbiegung der Antennen, vielleicht auch nur eine geringfügige Deformation der Epidermiszellen herbeiführt, zur Auslösung der Schleuderbewegung. Auch C. Trulla, C. callosum und ein Blütenstand von C. purum erwiesen sich als sehr empfindlich, viel weniger die Blüten des zweiten Exemplares von C. purum und die von C. luridum. Bei diesen bedurfte es einer kräftigen Verbiegung der Antennen, um die Abschleuderung des Pollinariums herbeizuführen.

Sprechen schon die angeführten Versuche wenig dafür, daß es

¹⁾ Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., 1913, S. 569/70.

sich bei Catasetum um Kontaktreizbarkeit handelt, so wird diese Möglichkeit durch folgendes an C. fimbriatum mehrfach angestellte Experiment meines Erachtens vollkommen ausgeschaltet. Wurde aus einer Pipette ein Wasserstrahl mit geringem Druck auf die Antennen geleitet, so trat keine Reizung ein, obwohl eine nachfolgende Berührung der Antennen deren Reizbarkeit bewies. Wurde der Wasserstrahl aber durch einen kräftigen Druck auf die Gummiblase der Pipette plötzlich mit größerer Gewalt aus einer Entfernung von ca. 3 cm auf die Antennen geleitet, so erfolgte sofort Ausschleuderung¹). Es unterliegt keinem Zweifel, daß die frei vorragenden Spitzen der Antennen durch den kräftigen Wasserdruck etwas verbogen werden. Die Reizung durch den Wasserstrahl erfolgte ferner auch dann, wenn ich die Blüte am Stiele so festhielt, daß sie selbst sich nicht bewegen konnte. Das Experiment läßt daher den sicheren Schluß zu, daß keine Kontaktreizbarkeit im Sinne Pfeffers vorliegt, daß die Erscheinung vielmehr als eine seismonastische anzusprechen ist. Die höhere Reizbarkeit der Antennenspitze hat daher ihren Grund vielleicht nur darin, daß die zarte Spitze leichter deformiert wird als die unteren Teile; ferner können die hier bei einigen Arten auftretenden Papillen die Deformation des Plasmas begünstigen. Auch folgender Versuch zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten von Mimosa. Hält man ein brennendes Streichholz unter die Antennen, so daß diese angesengt werden, so erfolgt Ausschleuderung. Dieser Versuch scheint in einem gewissen Widerspruche mit den Angaben Darwins zu stehen, daß kochendes Wasser oder Schwefelsäure, auf die Antennen gebracht, keine Reizung herbeiführen. Leider konnte ich den Versuch an dem empfindlichen C. fimbriatum infolge Materialmangels nicht wiederholen. Bei C. purum ließen sich leicht Versuche vornehmen, da man nur das schuhförmige Labellum mit den Flüssigkeiten zu füllen braucht. Übereinstimmend mit Darwin fand ich, daß dabei keine Reizung erfolgt, doch möchte ich, da die Versuche an den Blüten des wenig empfindlichen Exemplars von C. purum vorgenommen wurden, keine weiteren Schlüsse daraus ziehen. Sollte sich aber das Resultat auch bei den empfindlichen Formen bestätigen, so ist daran zu denken, daß der Zellentod durch Verbrennung jedenfalls ganz anders verläuft als der durch Ein-

¹⁾ Nach Abschluß des Manuskripts untersuchte Blüten von Catasetum tridentatum Hook, verhielten sich — entgegen der Angabe Darwins — ebenso.

wirkung von Säure oder heißem Wasser herbeigeführte. ersterem Falle dürfte es zu einer Explosion des Zellinhaltes kommen, die in den letzteren Fällen wohl fehlt.

Sehr auffällig ist schließlich die Tatsache, daß eine lange dauernde Einwirkung von Chloroform oder Ätherdämpfen die Reizbarkeit nicht aufhebt. Ich brachte abgeschnittene Blüten von C. fimbriatum mit dem Stiel in Wassergläschen tauchend unter Glasglocken, nachdem ein größerer mit Äther oder Chloroform getränkter Wattebausch daneben ausgelegt worden war. In beiden Fällen erwiesen sich die Blüten nach einstündiger Einwirkung der Narkotika als unvermindert reizbar. Dieses Resultat ist so auffällig, daß man, wenn nicht alle übrigen Versuche mit Bestimmtheit für eine Reizerscheinung sprechen würden, dazu neigen könnte, eine solche zu leugnen.

b) Cycnoches.

1ch komme nunmehr zur Beschreibung der Reizbarkeit von Cycnoches maculatum und C. stelliferum und will zunächst wieder Darwins Beobachtungen an der Gattung Cycnoches vorausschicken, bemerke aber noch, daß das von Darwin allein studierte C. ventricosum mit C. maculatum relativ weit verwandt ist, da es zu der sich durch ähnliche männliche und weibliche Blüten auszeichnenden Sektion Eucycnoches gehört. "Weder das Labellum, noch die Vorragungen an den Seiten der Narbe", schreibt Darwin (a. a. O. S. 190), "sind irgendwie sensitiv. Als ich aber bei drei Gelegenheiten für einen Augenblick das Filament zwischen den beiden blattartigen Anhängen berührte, wurde das Pollinarium in derselben Art und Weise und durch denselben Mechanismus wie bei Mormodes ausgestoßen." Diese Beobachtung Darwins konnte ich an C. maculatum und C. stelliferum nur teilweise bestätigen. Eine schwache Berührung des Filamentes an der angegebenen Stelle führte bei zahlreichen Blüten zu keinem Erfolg. Ein leichter Druck auf dasselbe führte allerdings meist zur Abschleuderung. In diesen Fällen konnte ich aber mehrfach mit Sicherheit feststellen, daß zuerst die Anthere abspringt, das Filament also beim Aufdrücken reißt und der Stipes samt Klebscheibe auf diese Weise frei wird. Dann fliegt aber in einer für das Funktionieren des Apparates völlig ungeeigneten Weise die Anthere voran und die Klebscheibe hinten nach. In zwei Fällen wurde diese überhaupt nicht mitgerissen, sondern blieb am Rostellum haften. Manchmal trat allerdings auch der von Darwin beschriebene

Vorgang ein, d. h. es löste sich nach einem leichten Druck auf das Filament die Klebscheibe los. In einigen Fällen kam es dabei zur Abschleuderung des Pollinariums, in anderen löste sich der Stipes unter Zurückrollen ab, ohne daß die Anthere mitgerissen wurde.

Nach diesen Versuchen glaubte ich die für die Reizung durch die Insekten bestimmte Stelle an anderen Teilen der Blüte suchen zu müssen und trachtete durch Druck, Stoß und Reibung der verschiedensten Partien, zunächst ohne jeden Erfolg, die Ausschleuderung herbeizuführen. Nur wenn durch einen mäßigen Druck des Fingers auf das Säulenende, die Anthere oder den Stipes die ganze Säule herabgebogen wurde, kam es zur Explosion. Als ich aber einmal die Säule an der Stelle, wo sich die Narbenhöhle befindet, so zwischen Daumen und Zeigefinger nahm, daß ich auf die etwas vorgewölbten Seitenwände der Narbenhöhle einen leichten Druck ausübte, erfolgte momentan die Ausschleuderung und zwar viel rascher als bei Berührung des Filamentes. Weitere Beobachtungen zeigten dann einwandfrei, daß der leiseste Druck auf die Wände der Narbenhöhle zur Abschleuderung führt, jedoch nur dann, wenn der Druck gleichzeitig von beiden Seiten erfolgt. Ein Druck auf eine Seitenwand allein führte den Schleudervorgang nur in seltenen Fällen und nur dann, wenn er ziemlich kräftig war, herbei.

Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob wir überhaupt berechtigt sind, bei Cycnoches von einer Reizerscheinung zu sprechen. Ich glaube die Frage bejahen zu dürfen, wenn auch strenge Beweise, wie sie für Catasetum möglich sind, nicht so leicht erbracht werden können. Die Ausschleuderung auf Grund eines auf das Filament ausgeübten Druckes kann nur dann als Erfolg einer Reizung gedeutet werden, wenn sich zuerst die Klebscheibe löst. Andernfalls genügt wahrscheinlich der Druck, um die nicht allzu feste Verbindung der Elemente im Filament, welche wir überhaupt annehmen müssen, zu lösen. Auch die Ausschleuderung durch einen Druck auf das Ende der Säule, welcher diese herabbiegt, ist nicht als Reizvorgang anzusehen. Vielmehr wird dabei offensichtlich die zwischen Stipes und Rostellum bestehende Spannung durch die Verbiegung vergrößert und führt so zum Zerreißen der Verbindungen und zur Abschleuderung. Wie steht es nun aber bei der Auslösung durch beiderseitige Berührung der Seitenwände der Narbenhöhle? Hier genügt schon ein so schwacher Druck, daß von einer Deformation der Klebscheibe kaum, von einer solchen des Rostellums sicher nicht gesprochen werden kann.

Denn die "empfindliche" Stelle liegt nicht zu beiden Seiten der Anheftungsstelle der Klebscheibe, sondern wesentlich tiefer in der unteren Hälfte der Narbenhöhle, ungefähr an der Stelle, wo bei Catasetum die Antennen entspringen. Hier scheint also tatsächlich Reizbarkeit vorzuliegen. Auch die Analogie des ganzen Vorgangs mit dem Verhalten von Catasetum deutet auf einen Reizvorgang. Besonders auffällig ist, daß die reizbaren Stellen von Cycnoches den Ansatzstellen der Antennen von Catasetum entsprechen. Ich habe mich ferner davon überzeugt, daß auch bei letzterem ein beiderseitiger schwacher Druck auf die Seitenwände der Narbenhöhle an der angegebenen Stelle sofort zur Ausschleuderung führt. Wie bei Catasetum wurden Blüten 1 Stunde lang Äther- oder Chloroformdämpfen ausgesetzt und erwiesen sich nachher als reizbar. Wollte man dies aber als Beweis gegen das Vorhandensein echter Reizbarkeit auführen, so müßte man letztere auch für Catasetum leugnen. Schließlich sprechen noch die im letzten Abschnitte zu schildernden Versuche dafür, daß auch bei Cycnoches eine echte Reizerscheinung vorliegt.

Es fragt sich nunmehr, wie man sich das Verhalten der Insekten beim Besuche der Blüte von Cycnoches maculatum und ähnlichen Formen vorzustellen hat, und bei welcher Gelegenheit es dabei zur Abschleuderung des Pollinariums kommt. Da Beobachtungen in der Natur noch nicht vorliegen, ist man auf Vermutungen angewiesen, und ich glaube, daß folgende Deutung die Wahrheit trifft oder ihr wenigstens zunächst kommt. Das Insekt trachtet die Futterstoffe der Lippe zu gewinnen. Zu diesem Zwecke könnte es sich auf die Säule setzen, die dabei herabgebogen würde. Das kann die Abschleuderung des Pollinariums zur Folge haben, welches dann der Ventralseite des Insektes anhaften würde. Dieses hätte aber seinen Zweck nicht erreicht, denn es hinge an der Säule, ohne zum Labellum zu gelangen. Es ist daher viel wahrscheinlicher, daß sich das Insekt am Labellum selbst anklammert, welches ihm dazu durch die vorragenden Zipfel ausgezeichnete Gelegenheit bietet. In demselben Momente tritt aber das früher beschriebene Gelenk der Lippe in Funktion, und das Epichil sinkt soweit herab, daß die beiden kräftigen zangenartigen mittleren Zapfen das Fußstück (Hypochil) des Labellums zwischen sich einklemmen und ein weiteres Herabsinken verhindern. Von dem guten Funktionieren dieser Sperrvorrichtung kann man sich durch Herabbiegen des Epichils leicht überzeugen. Da es sich

jedenfalls wie bei Catasetum um große Insekten (vielleicht auch um Euglossa-Arten) handelt, stößt das Tier mit dem rückwärtigen Ende an das dem Labellum zugekehrte Säulenende, und es ist anzunehmen, daß das Insekt dieses mit den rückwärtigen Beinpaaren umklammert. Dabei muß die Ausschleuderung erfolgen und die Klebscheibe der Unterseite des Insektes angeheftet werden. Das auffällige Gelenk im Labellum und die beiden deutlich als Sperrvorrichtung dienenden mittleren Zipfel lassen mir diese Deutung sehr wahrscheinlich erscheinen. Daß diese beiden Zapfen eine andere Funktion wie die übrigen besitzen, wird besonders bei C. stelliferum deutlich, da sie hier ganz grün gefärbt sind, sich also von den weißen restlichen Zipfeln sofort unterscheiden; auch bei C. maculatum weichen sie durch rote Punktierung meist von den übrigen etwas ab.

Alle im vorstehenden gemachten Angaben beziehen sich auf männliche Blüten der Sektion Heteranthae. Über die Reizbarkeit der männlichen Blüte von C. chlorochilon kann ich vorläufig nichts Näheres mitteilen, da mir nur eine lebende Blüte dieses Vertreters der Sektion *Eucycnoches* zur Verfügung stand. Die Ausschleuderung des Pollinariums erfolgte bei diesem Exemplar infolge eines Druckes auf das Säulenende, nachdem eine vorhergehende Berührung des Filamentes erfolglos gewesen war. Eine beiderseitige Berührung der Narbenkammer war nicht vorgenommen worden, da ich zu diesem Zeitpunkte meine darauf bezüglichen Beobachtungen an C. maculatum noch nicht gemacht hatte. Bei der weitgehenden Übereinstimmung der Bauverhältnisse halte ich es indes für sehr wahrscheinlich, daß die Reizungsstellen dieselben sind wie bei der oben genannten Spezies. Dagegen müssen wir uns den Insektenbesuch wesentlich anders vorstellen. Die mit dem Futtergewebe ausgestattete Innenseite des Labellums ist im oberen, schüsselförmigen Teil spiegelglatt, bietet den Insekten also keine Möglichkeit der Anklammerung. Sie könnten das Labellum höchstens vom Rande her benagen, wenn sie sich an diesem oder an der Rückseite festhalten. Wohl aber können sie den futterreichsten Teil, nämlich den dunkelgrünen Höcker leicht anfressen, wenn sie sich vorne an diesem anklammern und rückwärts das gegenüberliegende Säulenende umfassen. Beides ist leicht möglich, da der Höcker, wie erwähnt, durch Furchen rauh und die Säule wesentlich kürzer und fester wie bei C. maculatum ist, so daß sie durch das Gewicht auch größerer Insekten nur wenig herabgebogen werden dürfte.

Auch in diesem Falle würde der Stipes der Unterseite des Insektes angeheftet. Es ergibt sich nun die Frage, ob die Pollinien auf der Bauchseite ihres Trägers sich in einer für die Befruchtung der weiblichen Blüten vorteilhaften Lage befinden. Nach den Abbildungen weiblicher Blüten, die mir zur Verfügung standen (besonders zahlreiche Abbildungen Rolfes in der Zeitschrift "The Orchid Review") glaube ich diese Frage bejahen zu können. Das Labellum dieser Blüten hat die Form eines derben fast senkrecht aufgerichteten Blattes, das keinerlei Anklammerungspunkte für die Insekten erkennen läßt. Im unteren Teile ist meist ein ähnlicher, wenn auch schwächer entwickelter Höcker, wie in der männlichen Blüte von C. chlorochilon, zu bemerken. Die gegenüberliegende, fast horizontale, kurze, kräftige Säule dagegen kann dem Insekte sehr gut als Stützpunkt dienen. Drei am Ende der Säule befindliche, hakenförmig zurückgekrümmte Vorsprünge dürften beim Rückzuge des Insektes die an dessen Unterseite befindlichen Pollinien erfassen, von den Stielchen abreißen und so die Befruchtung sichern.

2. Der Schleudermechanismus.

Wir haben bisher einen Punkt noch gänzlich außer acht gelassen, nämlich die Frage, wie die im Stipes vorhandene Spannung zustande kommt. Daß diese von der Reizerscheinung unabhängig ist, hat schon Darwin angenommen und später besonders Haberlandt1) nachdrücklichst hervorgehoben.

Die nächstliegende Annahme ist wohl die, daß im Stipes eine Gewebespannung vorliegt, die darauf beruht, daß die inneren Schichten zufolge eines höheren Turgors ein starkes Ausdehnungsbestreben besitzen, das beim Freiwerden des Stipes dessen Geradestreckung (bei Catasetum) oder Überkrümmung (bei Cycnoches) bewirkt. Ähnliche Mechanismen sind ja bei Schleuderbewegungen anderer lebender Pflanzenteile mehrfach bekannt geworden. Ich erinnere nur an die Früchte von Impatiens und Cyclanthera, bei welchen Schwellgewebe mit hoher Turgorspannung und sehr elastischen Wänden auftreten. Diese Gewebe dehnen sich nach Auflösung der Trennungsschichten der Frucht plötzlich sehr stark aus und veranlassen so das explosive Aufspringen derselben. Für derartige, durch Turgorspannung bewirkte Bewegungen haben wir in

¹⁾ Haberlandt, G., a. a. O., S. 65.

der Plasmolyse ein bequemes Prüfungsmittel. Sowohl die Fruchtklappen von Impatiens als auch die Fruchtwände von Cyclanthera werden nach starker Plasmolyse ganz weich und kehren entweder selbst in die ursprüngliche Lage zurück oder setzen wenigstens einer Rückkrümmung keinerlei Widerstand entgegen. Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Stipes der Catasetiden. Da das Verhalten von Catasetum und Cycnoches nicht ganz gleichartig ist, so sollen sie im folgenden zunächst getrennt besprochen werden. Auch stärkste Plasmolyse, herbeigeführt durch konzentriertes Glyzerin oder konzentrierte Kalisalpeterlösung, übt auf den Stipes von Catasetum keinerlei Wirkung aus. Er behält seine gestreckte Form bei, die Ränder bleiben umgeschlagen und die Festigkeit der Gewebe bleibt unverändert. Eine gewaltsame Krümmung, sei es in die ursprüngliche Lage oder in entgegengesetzter Richtung, wird beim Freiwerden des Stipes sofort wieder elastisch ausgeglichen. Ebenso verhalten sich Stipes, welche in kochendes Wasser getaucht oder mit Fixierungsmitteln behandelt werden. Die anatomische Untersuchung eines frisch abgeworfenen Stipes bringt dafür eine einfache Erklärung: die Zellen der Epidermis besitzen nach dem Abschleudern und zwar auch dann, wenn sie sicher durch den Schnitt nicht verletzt sind, abgestorbene Protoplasten. Diese sind überall stark von der Wand abgehoben, so daß man zunächst an Plasmolyse denken möchte. Doch läßt sich weder durch Plasmolytika eine weitere Kontraktion bewirken, noch ist es möglich, durch Einlegen in Wasser die Schrumpfung rückgängig zu machen. Über die vermutliche Ursache dieser Erscheinung wird noch zu sprechen sein, hier sei nur noch bemerkt, daß die Zellen zweifellos eben erst — wahrscheinlich im Momente der Abschleuderung abgestoßen sind, denn die Protoplasten zeigen keine Spur von Vertrocknung und der Zellkern hat normales Aussehen. Auch ließen Schnitte durch blühreife Knospen erkennen, daß sich die Epidermiszellen des Stipes vorher in kräftiger Turgeszenz befinden; 5 proz. Kalisalpeterlösung bewirkte deutliche, aber nicht sehr weitgehende Plasmolyse. Die inneren Zellagen des abgeschleuderten Stipes verhalten sich etwas anders. Auch hier sind manchmal die Protoplasten etwas von der Membran abgehoben, doch konnte ich mehrfach einwandfreie Plasmolyse erzielen.

Daß im Stipes auch ohne Turgor eine starke Spannung besteht, geht ferner aus folgendem Versuche hervor. Werden abgeschnittene offene Blüten in 96 proz. Alkohol gebracht, so streckt sich nach

geraumer Zeit (1/4-1 Stunde) der Stipes gerade, wobei sich die Klebscheibe vom Rostellum löst. Die Anthere wird aber nicht abgerissen und das Pollinarium nicht ausgeschleudert. Daß im plasmolysierten Stipes noch eine starke Spannung besteht, wurde auch bei C. Trulla, C. luridum und C. purum beobachtet.

Bei Cycnoches maculatum findet, wie erwähnt, nach der Abschleuderung zunächst eine starke Überkrümmung des Stipes statt, welche an der Luft nach einiger Zeit wieder zurückgeht. Geradestreckung erfolgt auch in plasmolysierenden Lösungen. Danach möchte man annehmen, daß die Überkrümmung durch höheren Turgor der Innenschichten herbeigeführt und dann durch Austrocknung oder Plasmolyse dieser Zellen wieder aufgehoben wird. Dem kann aber nicht so sein, denn auch in Leitungswasser gebrachte Stipes strecken sich gerade. Nur bei Übertragung in absoluten Alkohol bleibt die schlingenförmige Krümmung erhalten. Dies kann nicht verwundern, da die Wände hier sofort erhärten und nun zur Rückbewegung ebenso unfähig sind wie die Wände von Schließzellen, die in absolutem Alkohol fixiert wurden. Die Rückbewegung des Stipes könnte ebenso durch ein allmähliches Kontraktionsbestreben der Membranen der tieferen Schichten wie durch ein Nachlassen im Kontraktionsbestreben der Epidermis herbeigeführt werden.

Auch bei Cycnoches konnte es durch Eintauchen in plasmolysierende Lösungen oder siedendes Wasser nicht erreicht werden, die Steifheit oder die geradegestreckte Form des Stipes zu beeinflussen. Der anatomische Befund im abgeschleuderten Stipes war derselbe wie bei Catasetum. Eine in kochendes Wasser geworfene Blüte warf ihr Pollinarium momentan aus, wobei zunächst unentschieden bleiben muß, ob es sich um eine Wirkung auf den Stipes, die Klebscheibe oder auf die reizbaren Stellen handelte. Bei Fixierung in 50-96 proz. Alkohol erfolgt wie bei Catasetum nach sehr langer Zeit, oft erst nach 1-2 Stunden eine Lösung der Klebscheibe und Geradestreckung des Stipes, ohne daß das Filament reißt. Auch bei Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure trat der selbe Erfolg jedoch noch später (nach 3-4 Stunden) ein. Eine in konzentriertem Glyzerin untergetaucht gehaltene frische Säule streckte gleichfalls nach 11/2 Stunden den Stipes aus der Narbenhöhle vor.

Betrachten wir nunmehr Catasetum und Cycnoches gemeinsam, so läßt sich sagen, daß im gebogenen Stipes auch ohne Turgor

eine starke elastische Spannung besteht. Doch ist diese nicht so stark wie die Spannung des lebenden Stipes bei der Abschleuderung; plasmolysierte und tote Stipes haben wohl noch das Vermögen sich gerade zu strecken, nicht aber die Kraft, das Pollinarium anszuschleudern. Die Lösung der Klebscheibe vom Rostellum kann in diesen Fällen nur dadurch zustande kommen, daß durch die Einwirkung der genannten Reagentien eine allmähliche Lösung der letzten Verbindungen zwischen Klebscheibe und Rostellum eintritt. Eine anatomische Untersuchung dieser Stellen läßt erkennen, daß in der offenen Blüte sich auch jene Zellen zwischen Klebscheibe und Rostellum, welche in der blühreifen Knospe noch ungeteilt waren, geteilt haben. Die neu gebildeten Zellen haben dasselbe Aussehen wie die früher beschriebenen Elemente des Trennungsgewebes. Die außerordentlich dünnen Wände, die in Lösung begriffen erscheinen, sind zerrissen. Wir müssen also annehmen, daß die Reagentien eine Lockerung des Zellverbandes herbeiführen, ohne indes eine völlige Trennung der Elemente zu bewirken. Diese Lockerung kann sowohl in einer chemischen Lösung der Mittellamellen als auch darin bestehen, daß durch die Plasmolyse ein Schrumpfen der früher gespannten Zellen eintritt, was gleichfalls eine teilweise Trennung der Mittellamellen, besonders in den Zellecken zur Folge haben muß. Schließlich ist der Zellverband nicht mehr stark genug, um dem Zuge des Stipes zu widerstehen, das Gewebe reißt und zwar nicht bloß in den Mittellamellen, sondern auch mitten durch die Zellwände, was bei deren außerordentlicher Zartheit ganz verständlich ist.

Wir wollen nunmehr den Ursachen der Spannung, welche im Stipes auch ohne Turgor besteht, näher nachgehen. Da an eine Quellungserscheinung nach dem anatomischen Befund nicht zu denken ist, muß ungleichmäßiges Wachstum zur Erklärung des Spannungszustandes herangezogen werden. Die entspannte Lage ist sowohl für den Stipes von Catasetum als auch für den von Cycnoches schließlich die geradegestreckte. Da bei Cycnoches mangels der seitlichen Einrollung die Verhältnisse einfacher liegen, sei zunächst diese Gattung besprochen. Von vornherein kommen folgende beiden Erklärungsmöglichkeiten in Betracht: es kann in der Epidermis, besonders in der dicken Außenwand ein Kontraktionsbestreben vorliegen, oder es können die tieferen Schichten ein Ausdehnungsbestreben besitzen. Im ersten Falle wäre die Epidermis in ihrem Wachstum gegenüber den tieferen Schichten des Rostellums zurückgeblieben,

befände sich also in einem Zustande der Zugspannung, im zweiten Falle wären die unteren Zellagen in ihrem Wachstumsbestreben durch den Verband mit den übrigen Teilen behindert worden, so daß sie sich in Druckspannung befänden. Der anatomische Befund spricht dafür, daß beides zutrifft. Wie schon früher erwähnt wurde, zeigt die Epidermisaußenwand und besonders auch die Kutikula an eingerissenen Epidermiszellen ein auffälliges Bestreben, sich nach außen einzurollen. Es herrscht also in der Außenwand selbst schon eine Spannung. Ebenso krümmen sich Oberflächenschnitte des Stipes, die nur oder vorwiegend aus Epidermiszellen bestehen, unter Verkürzung zurück. Andererseits behalten die tieferen Zelllagen im abgeschleuderten Stipes ihre geradegestreckte Gestalt auch dann, wenn man die Epidermiszellen durch Schnitte entfernt. Sie werden also nicht etwa von der Epidermis gespannt, sondern besitzen selbst ein Ausdehnungsbestreben; ihre Verlängerung drückt sich auch darin anatomisch aus, daß die ursprünglich wellenförmig gekrümmte Form nach der Abschleuderung mehr oder weniger ausgeglichen ist. Solange der Stipes an beiden Enden mit dem Rostellum zusammenhängt, kann dieses Ausdehnungsbestreben nur bewirken, daß die Epidermis noch weiter gedehnt wird und der Stipes sich im Trennungsgewebe vom Rostellum löst und so vorwölbt, daß die Innenseite konkav wird, eine Erscheinung, die, wie erwähnt, an Quer- und Längsschnitten durch blühreife Knospen stets beobachtet werden kann.

Bei Catasetum liegen die Verhältnisse im Prinzipe ebenso wie bei Cycnoches, nur kommt noch das Umschlagen der Ränder als weitere Erscheinung hinzu. Dieses Zurückschlagen ist eine notwendige Folge der Geradestreckung des früher eingekrümmten Stipes. Solange der Stipes sich am Rostellum befindet, liegen seine umgeschlagenen Ränder den Seiten des Rostellums an und schließen mit der Vorderfläche des Stipes einen Winkel von etwa 75° ein. Bei der Geradestreckung wird auf die Ränder eine Zugspannung ausgeübt, die um so geringer ist, je mehr sich die Ränder der Vorderfläche nähern, je stärker sie also zurückschlagen. Dieser Vorgang läßt sich mit einem nach Art eines Stipes zurechtgebogenen Papierstreifen leicht nachahmen.

Wir haben bisher nur über die im Stipes ohne Turgor bestehende Spannung gesprochen, haben aber andererseits erfahren, daß diese lange nicht so stark ist wie die Spannung im lebenden Stipes; nur die letztere führt zur Ausschleuderung des Pollinariums, während erstere nichts anderes als eine Geradestreckung des Stipes unter Ablösung der Klebscheibe zur Folge hat. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß der Turgor die im Stipes vorhandene Spannung wesentlich erhöht. Es ist ohne weiteres verständlich, daß ein kräftiger osmotischer Druck in den inneren Zellagen deren Ausdehnungsbestreben erhöhen muß. Andererseits hat es zunächst den Anschein, als ob ein starker Turgor der Epidermiszellen der Zugspannung der Epidermis entgegenwirken und sie eventuell aufheben würde. Dies ist aber deshalb nicht richtig, weil die Epidermisaußenwände (besonders bei Catasetum) wesentlich dicker als die Innenwände sind und die Zellen daher ebenso wie eine Schließzelle bei steigendem Turgor das Bestreben haben müssen, sich so zu krümmen, daß die dickere, weniger dehnsame Seite zur Konkavseite wird. Infolgedessen erzeugt der Turgor ein Krümmungsbestreben, das der tatsächlich vorhandenen Krümmung entgegengesetzt ist und so gleichfalls die Spannung erhöhen muß. Voraussetzung ist natürlich, daß sich die Gewebe des Stipes überhaupt im lebenden Turgeszenzzustande befinden. Wie schon früher erwähnt wurde, konnte ich am noch nicht abgeschleuderten Stipes das Vorhandensein einer starken Turgorspannung durch Plasmolyse feststellen. Die Gründe, die dafür sprechen, daß die im abgeworfenen Stipes teilweise zu beobachtende Plasmolyse erst nach dem Abspringen desselben eintritt, möchte ich erst im letzten Abschnitt erörtern.

Die anatomische Untersuchung des Stipes von Catasetum und Cycnoches ergab als wichtiges Unterscheidungsmerkmal das Vorhandensein schlauchförmiger Fortsätze an den Epidermiszellen bei der erstgenannten Gattung. Daß diese Verlängerungen für den Schleudervorgang nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein können, geht ohne weiteres daraus hervor, daß sie bei Cycnoches fehlen; doch ist kaum anzunehmen, daß diese bisher bei keiner andern Epidermis beobachtete Erscheinung bedeutungslos sein sollte. Vermutlich haben die Fortsätze folgende Aufgaben zu erfüllen. Im spannungslosen Zustand des Stipes stehen sie von den Epidermiszellen, denen sie angehören, in fast rechtem Winkel ab. Dieser Winkel muß sich bei einer Verbiegung des Stipes ändern, und zwar wird er bei der Rückkrümmung in die ursprüngliche Lage gewaltsam vergrößert, bei entgegengesetzter Krümmung verkleinert. Im ersten Falle drücken die Fortsätze aufeinander, im letzteren auf die unter ihnen liegenden Zellen. Dadurch wird die Spannung im gebogenen Stipes noch erhöht und so können die Fortsätze sowohl den Schleudervorgang fördern, als auch eine Überkrümmung des Stipes nach der entgegengesetzten Seite verhindern. Eine solche tritt ja tatsächlich bei Catasetum im Gegensatze zu Cycnoches nicht ein. Freilich dürften dafür noch andere Gründe, so z. B. das Auftreten des umgeschlagenen Randes von Bedeutung sein.

3. Der Trennungsvorgang.

Wir kommen schließlich noch zu der bisher ungelösten Frage, welcher Art die Veränderungen sind, welche der Reiz im Rostellum (einschließlich Klebscheibe und Stipes) herbeiführt, und die zur Trennung der Klebscheibe beziehungsweise des Stipes Veranlassung geben. Darwin war der Ansicht, daß bei der Berührung der Antennen "die Ränder der oberen Membran der Scheibe1), welche kontinuierlich mit der umgebenden Fläche im Zusammenhang stehen" (a. a. O. S. 159), reißen. Wie das "Bersten" (a. a. O. S. 162) dieser Zellen zustande kommt, darüber gibt Darwin keinen Aufschluß. Auch die späteren Autoren, die sich mit dem Objekte beschäftigt haben, lassen die Frage offen.

Zunächst seien ganz allgemein die überhaupt in Betracht kommenden Erklärungsmöglichkeiten besprochen. Man muß dabei vor allem an der Tatsache festhalten, daß bei normaler Reizung zuerst eine Lösung der Klebscheibe vom Rostellum erfolgt. Dies kann seine Ursache darin haben, daß sich tatsächlich hier auf Grund der Reizung die letzten Verbindungen lösen; es könnte aber das Einreißen auch deshalb zuerst an dieser Stelle erfolgen, da die Zusammenhänge hier am schwächsten sind. Es ist nämlich von vornherein nicht ausgemacht, daß der Reiz eine Lösung der Verbindungen — sei es der Klebscheibe oder des Stipes selbst bewirkt, sondern es besteht auch die Möglichkeit, daß auf Grund des Reizes die Spannung im Stipes erhöht wird und dies den Anstoß zur Abschleuderung gibt. Wir wollen auf diese Möglichkeit gleich näher eingehen. Eine direkte Erhöhung der Spannung im Stipes könnte wohl nur durch eine Turgorsteigerung in seinen Zellen erzielt werden. Eine solche ist aber schon deshalb unwahrscheinlich, da der Stipes nur mehr an seinen Rändern mit dem

¹⁾ D. i. des von mir als Sockel bezeichneten Teiles.

Rostellum in Verbindung steht, also schwerlich das zu einer Volumzunahme nötige Wasser erhalten kann. Keinesfalls ist es vor allem möglich, daß diese Wasserzufuhr momentan erfolgt, und doch müßte man das annehmen, da die Abschleuderung im Momente der Berührung der Antenne eintritt. Nur an eine andere Eventualität wäre zu denken, für welche die anatomische Untersuchung scheinbar Stützpunkte bietet. Wir haben früher gehört, daß im abgeworfenen Stipes sämtliche Epidermiszellen unter starker Schrumpfung der Protoplasten abgestorben sind. Des dabei austretenden Wassers könnten sich die darunter liegenden langgestreckten Zellen bemächtigen und damit eine Volumvergrößerung erreichen, da jetzt der Gegendruck und die osmotische Saugung der Nachbarzellen fehlen. Ausgeschlossen ist dies nicht, denn die tieferen Zellagen des Stipes sind nach der Abschleuderung z. T. sicher noch am Leben. Es fragt sich nur, ob wirklich durch ein gleichzeitiges Absterben der Epidermiszellen und eine angestrebte Volumzunahme der langgestreckten Zellen eine Erhöhung der Gesamtspannung bewirkt wird. Eine sichere Entscheidung darüber läßt sich meines Erachtens nicht gewinnen. Denn eine Volumzunahme der tieferen Zellagen muß wohl die Spannung erhöhen, andererseits glaube ich, daß das Rückkrümmungsvermögen der Epidermis durch Turgorverlust vermindert wird. Denn wie schon früher erwähnt wurde, muß — vor allem bei Catasetum — infolge der dickeren Epidermisaußenwand der Turgor die Zellen besonders an ihren Innenwänden dehnen, wogegen die Außenwände konkav zu werden trachten. Erlischt der Turgor in der Epidermis, so hört diese Spannung auf, und es ist zweifelhaft, ob das erhöhte Ausdehnungsbestreben der inneren Zellagen ausreicht, um trotzdem die Gesamtspannung zu erhöhen. Ich halte dies nicht für wahrscheinlich und glaube, daß der Tod der Epidermiszellen nicht durch die Reizung, sondern erst nach dieser als Folge der bei der Abschleuderung eintretenden Formveränderungen im Stipes eintritt. Bei der Abschleuderung, die zur Geradestreckung oder Überkrümmung des Stipes führt, werden die früher in Zugspannung befindlichen Epidermiszellen plötzlich stark komprimiert, ihr Volumen wird bedeutend verkleinert, und ich vermute, daß der starke Druck der Zellwände auf die Protoplasten diese zerstört. Dies wird durch folgende Beobachtung besonders wahrscheinlich gemacht. Drückt man den Stipes bei der Reizung mit dem Finger gegen das Rostellum, so daß er sich nur allmählich loslösen kann, so zeigt eine nachfolgende anatomische

Untersuchung, daß zahlreiche Epidermiszellen noch am Leben sind und sich plasmolysieren lassen.

Nehmen wir mithin an, daß der Reiz nicht direkt auf den Stipes einwirkt, so könnte dessen Spannung doch dadurch erhöht werden, daß als Erfolg der Reizung eine Turgorsenkung im Rostellum eintritt. Wenn sich dieses durch plötzliche Turgorabnahme verkürzt, so rücken die Endpunkte der Befestigung des Stipes und der Klebscheibe einander näher, wobei die Krümmung des Stipes verstärkt und damit seine Spannung erhöht wird. Andererseits kann auch eine Turgorsenkung, die ausschließlich im Verbindungsgewebe zwischen Klebscheibe und Rostellum vor sich geht, zur Abschleuderung führen. Denn wenn in diesen Zellen eine Turgorabnahme eintritt, so werden sie sich infolge ihrer Kontraktion teilweise in den Mittellamellen voneinander lösen und besonders an den Zellecken trennen. Damit kann die Festigkeit des Zusammenhanges soweit herabgesetzt werden, daß sie dem Zuge des Stipes nicht mehr widerstehen kann und die Verbindung reißt. Tatsächlich zeigt das anatomische Bild nach der Abschleuderung an den Trennungsstellen teils in den Mittellamellen voneinander gelöste, teils mitten durchgerissene Zellen.

Die beiden Annahmen, daß der Schleudervorgang durch Turgorsenkung im Rostellum oder in den Rändern der Klebscheibe eingeleitet wird, lassen sich bis zu einem gewissen Grade einer experimentellen Prüfung unterziehen, da es möglich ist, solche Turgorsenkungen künstlich herbeizuführen. Für meine Versuche verwendete ich mehrere Blüten von Catasetum purum und Cycnoches maculatum. Bei Catasetum gelingt es leicht, mit Hilfe einer zugespitzten Pipette etwas 10 proz. Kalisalpeterlösung in die Narbenhöhle zu tropfen. Da die Säule bei dieser Art horizontal liegt oder etwas nach abwärts geneigt ist, bleibt der Tropfen in der Narbenhöhle haften und fließt zur Klebscheibe. Nach 10-20 Sekunden erfolgte in allen Fällen spontan und mit voller Kraft die Ausschleuderung des Pollinariums¹). Denselben Erfolg erzielte ich mit 90 proz. Alkohol, wogegen ein Tropfen fast siedenden Wassers die Explosion momentan herbeiführte. Es gelingt also sowohl durch Plasmolyse als auch durch Abtötung der Zellen des Verbindungsgewebes zwischen Klebscheibe und Rostellum den

¹⁾ Das gleiche Resultat erhielt ich nach Abschluß des Manuskripts an Blüten von Catasetum tridentatum Hook.

Schleudervorgang herbeizuführen, und es ist demnach kaum mehr daran zu zweifeln, daß auch bei der Berührung der Antennen der Reizerfolg in einer Turgorsenkung in diesen Zellen besteht. In welcher Weise dadurch eine Lockerung des Verbandes bewirkt wird, wurde bereits oben ausgeführt. Daß eine Turgorsenkung im Rostellum selbst eintritt, ist nicht anzunehmen, da sonst der Schleudervorgang nicht so rasch nach dem Eintropfen der Flüssigkeiten erfolgen könnte. Aus demselben Grunde ist es unwahrscheinlich, daß der Reiz in den letzten Verbindungen des Stipes mit dem Rostellum Veränderungen hervorruft. An diesen Stellen ist das Zerreißen wohl nur eine Folge des Rückkrümmungsbestrebens des Stipes nach Freiwerden der Klebscheibe.

Weniger leicht gelingt die Beweisführung bei Cycnoches, da hier der vorhangartige Fortsatz der Klebscheibe die Narbenhöhle fast völlig verschließt. Ich trachtete mit Hilfe einer kapillar zugespitzten Pipette durch die kleine Öffnung Kalisalpeterlösung einzuspritzen. Die im Innern der Narbenhöhle vorhandene Luft verhindert aber das Ausbreiten des Tropfens. Nur in einem Falle hatte ich positiven Erfolg: einige Minuten nach der Einspritzung wurde das Pollinarium ausgeworfen. Wurde der rückwärtige Teil des Säulenendes in siedendes Wasser getaucht, ohne daß der Stipes mit dem Wasser in Berührung kam, so erfolgte nach sehr kurzer Zeit Abschleuderung: ebenso wenn unter das Säulenende eine Flamme gehalten wurde. In beiden Fällen läßt sich aber nicht entscheiden, ob die Tötung der Seitenwände der Narbenhöhle als Reiz wirkte, oder ob die Abschleuderung eine Folge des Absterbens der Klebscheibenränder war. Immerhin wird man auf Grund der sonstigen Analogien mit Catasetum annehmen dürfen, daß auch bei Cycnoches der Erfolg der Reizung in einer Turgorsenkung in den Zellen des Klebscheibenrandes besteht. Es schließt sich also die Reizerscheinung bei den Catasetiden enge an die von Pfeffer beschriebenen Fälle an, in welchen als Folge eines Berührungsreizes Turgorsenkungen eintreten. Daß in jenen Versuchen, in welchen die ganze Säule in das Plasmolytikum getaucht oder fixiert wurde, eine Abschleuderung nicht stattfindet, sondern nur nach geraumer Zeit eine Lösung der Klebscheibe vom Rostellum zu beobachten ist, kann nicht verwundern. Denn in diesen Fällen wird gleichzeitig der Stipes seines Turgors beraubt und dadurch seine Spannung wesentlich herabgesetzt.

Was für Veränderungen der Reiz in den Antennen herbeiführt, konnte ich nicht ergründen. Sicher ist nur, daß hier eine Turgorabnahme auszuschließen ist. Denn wie schon früher erwähnt wurde, führt Zerstörung der Antennen durch Schwefelsäure oder siedendes Wasser nicht zur Explosion. Ich habe ferner bei je einer Blüte des hochempfindlichen Exemplares von Catasetum purum Glyzerin und Alkohol 96% in das schuhförmige Labellum gebracht und die Flüssigkeiten längere Zeit darin belassen, ohne daß der Schleudervorgang ausgelöst wurde. Ebensowenig läßt sich derzeit über die Reizleitung sagen. Wichtig für diese ist jedenfalls der Umstand, daß an den Wänden der langgestreckten meist prosenchymatischen Zellen der Antennen zweifellos reichlich Plasmaverbindungen auftreten. Denn man bemerkt bei der Plasmolyse, daß die Protoplasten benachbarter Zellen stets an gegenüberliegenden Punkten an den Wänden festhaften. Diese Haftpunkte sind so zahlreich, daß die Protoplasten bei der Plasmolyse wie gekerbt erscheinen. Die Reizleitung erfolgt bei Catasetum zweifellos von der Antenne auf kürzestem Wege zum Klebscheibenrande; denn es gelang mir wiederholt, die Antherenkappe vorsichtig zu entfernen und die Abschleuderung nachher durch Berührung der Antennen auszulösen. Bei Cucnoches wird man auch eine Reizleitung vom Filament zur Klebscheibe annehmen müssen, die wohl durch das Rostellum erfolgt.

C. Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

- 1. Der Stipes besteht aus einer mächtigen Epidermis, deren Zellen bei Catasetum eigenartige schlauchförmige Fortsätze aufweisen, und mehreren Lagen langgestreckter Zellen. Sämtliche Wände sind sehr kräftig und aus mehreren Schichten zusammengesetzt, von welchen nur die innerste typische Zellulosereaktionen gibt.
- 2. Die Klebscheibe setzt sich aus zwei Teilen zusammen: einem Sockel, dessen derbe Zellen stark getüpfelt sind, und der Klebmasse, welche aus Schleimkugeln und harzhaltigen Klümpchen besteht. Erstere gehen aus den Wänden, letztere aus dem Inhalt der Zellen hervor, welche die Klebmasse aufbauen.

- 3. Zwischen Stipes und Klebscheibe einerseits und Rostellum andererseits befindet sich ein Trennungsgewebe, dessen Zellen allmählich durch Lösung der zarten Wände zugrunde gehen. In der geöffneten Blüte sind Stipes und Klebscheibe nur mehr an ihren Rändern mit dem Rostellum verbunden.
- 4. Auch die Gattung *Cycnoches* besitzt im Labellum ein Futtergewebe. Als Futterstoff kommt hauptsächlich das reichlich vorhandene fette Öl in Betracht.
- 5. Der Reizvorgang von Catasetum ist den seismonastischen Erscheinungen anzuschließen, da auch ein Wasserstrahl die Antennen zu reizen vermag. Auch bei Cycnoches sind wir berechtigt einen Reizvorgang anzunehmen.
- 6. Die Spannung im Stipes beruht zum Teile auf einer durch Wachstum begründeten Gewebespannung, da auch der tote Stipes seine Form und Festigkeit beibehält. Die Spannung wird aber durch den Turgor der beteiligten Zellen noch wesentlich erhöht. Zur kräftigen Abschleuderung des Pollinariums ist das Vorhandensein des Turgors in den Zellen des Stipes notwendig.
- 7. Der Trennungsvorgang kommt dadurch zustande, daß auf Grund der Reizung der Antennen in den Zellen, welche die letzte Verbindung zwischen Klebscheibe und Rostellum herstellen, eine Turgorsenkung eintritt. Die dadurch bedingte Kontraktion der Zellen führt zur Lockerung des Verbandes, der dann nicht mehr imstande ist, dem Zuge des Stipes zu widerstehen, und reißt. Es gelingt durch künstliche Plasmolyse dieses Gewebes den Schleudervorgang auszulösen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Berlin, Oktober 1914.

Figuren-Erklärung.

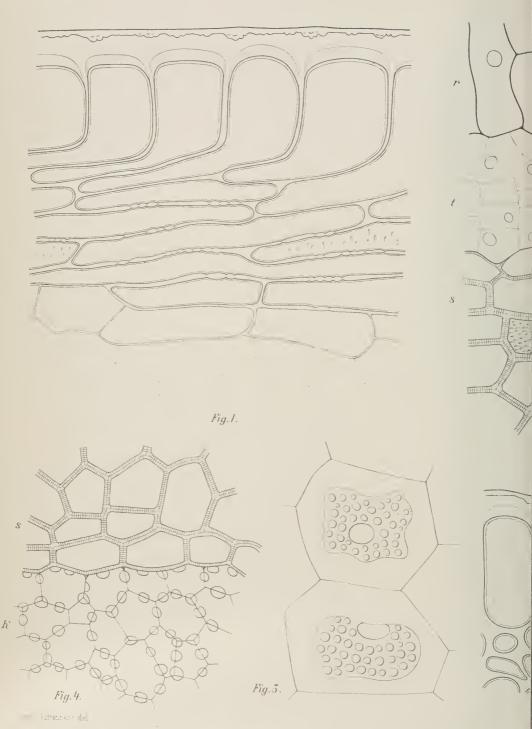
Tafel VI.

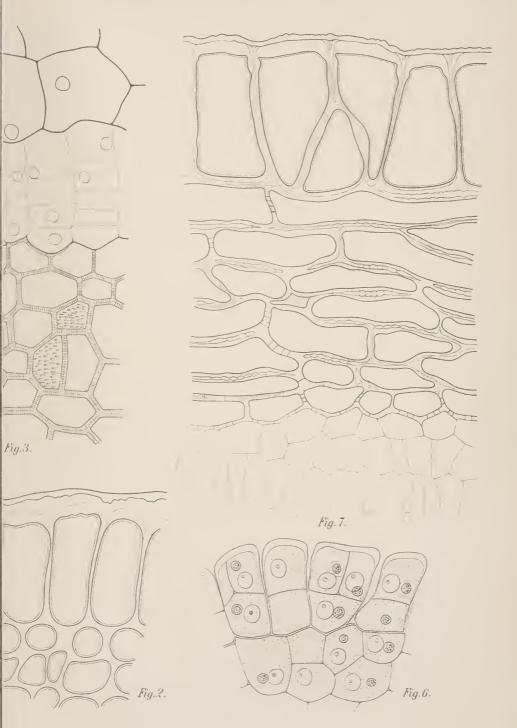
Die Figuren sind - mit Ausnahme von Fig. 5, 10 und 11 - nach Mikrotomschnitten durch Säulen blühreifer Knospen bei der Vergrößerung Zeiss Obj. E, Oc. 2 gezeichnet; Fig. 11 nach einem Freihandschnitt durch lebendes Material bei gleicher Vergrößerung, Fig. 5 und 10 nach frischem Material bei der Vergrößerung Zeiss Obj. 2 mm Imm., Comp. Oc. 4.

- Fig. 1. Catasetum fimbriatum. Längsschnitt durch den Stipes.
- Fig. 2. Catasetum fimbriatum. Querschnitt durch den Stipes.
- Fig. 3. Catasctum fimbriatum. Teil eines Säulenlängsschnittes. r = Zellen des Rostellums, t = Trennungsgewebe, s = Sockel der Klebscheibe.
- Fig. 4. Catasetum fimbriatum. Teil eines Säulenlängsschnittes. s = Sockel, k = Zellen der Klebmasse.
 - Fig. 5. Catasetum Trulla. Zwei Zellen der Klebmasse in Wasser.
 - Fig. 6. Cycnoches maculatum. Querschnitt durch den Rand eines Polliniums.
 - Fig. 7. Cycnoches maculatum. Längsschnitt durch den Stipes.

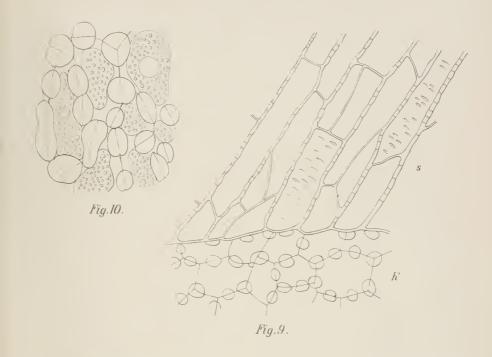
Tafel VII.

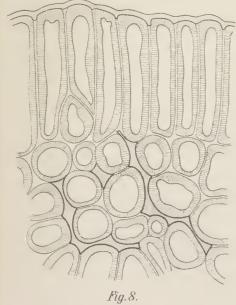
- Fig. 8. Cgcnoches maculatum. Querschnitt durch den Stipes.
- Fig. 9. Cycnoches maculatam. Teil eines Säulenlängsschnittes. s = Sockel, k = Zellen der Klebmasse der Klebscheibe.
 - Fig. 10. Cycnoches maculatum. Zellen der Klebmasse in Wasser.
- Fig. 11. Cycnoches maculatum. Längsschnitt durch einen Zipfel des Labellums mit Futtergewebe und Speichertracheide.



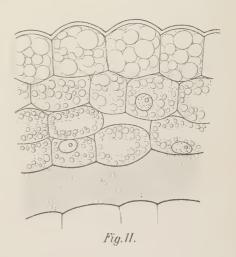












Juttenberg del

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik</u>

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 56

Autor(en)/Author(s): Guttenberg Hermann [Ritter] von

Artikel/Article: Anatomisch -physiologische Studien an den Blüten der Orchideengattungen Catasetum Rieh. und Cycnoches Lindl. 374-415