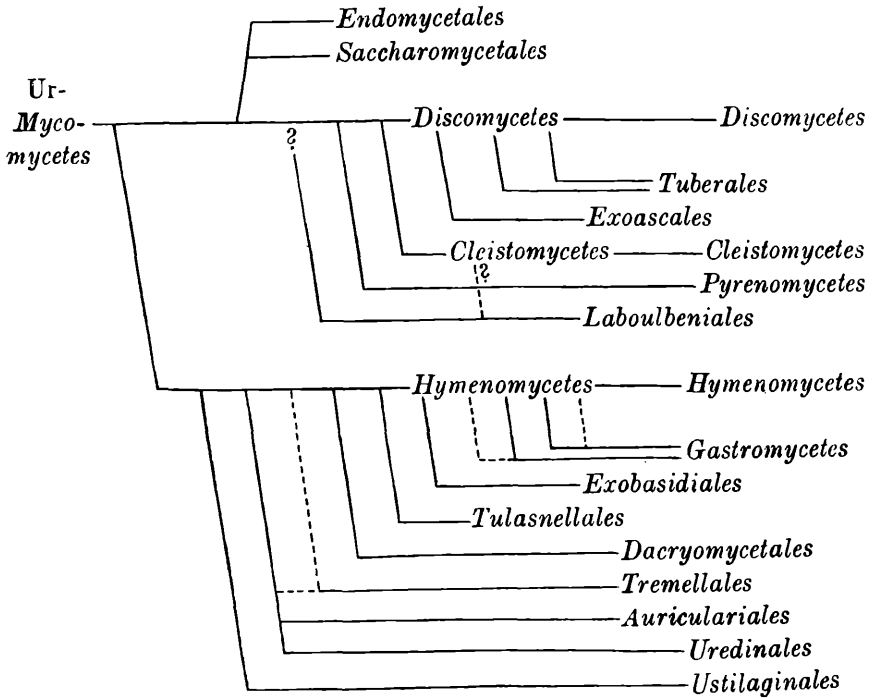


Versuch eines Stammbaumes der höheren Pilze.



Zur Biologie der Blüte von *Aristolochia grandiflora* Swartz.

Von Hermann Cammerloher (Buitenzorg).
(Aus dem Treub-Laboratorium in Buitenzorg.)

(Mit Tafel V—VII.)

Die *Aristolochia*-Arten waren wegen ihrer eigentümlich gebauten Blüten wiederholt Studienobjekt der Blütenbiologie. Allein meine langdauernden Untersuchungen der Wechselbeziehungen zwischen den Blüten und ihren Bestäubern, die gegensätzlichen Anschauungen der verschiedenen Forscher bezüglich mancher Einrichtungen und ihrer Wirkung, die ich auf Grund meiner Beobachtungen und Versuche vielleicht entwirren kann, sowie der einwandfreie Nachweis eines Nektariums mögen die etwas ausführlichere Behandlung der Blütenbiologie von *Aristolochia grandiflora* Swartz rechtfertigen.

In der Beschreibung der Blüte kann ich mich kurz fassen, da die beigegebenen Bilder (Abb. 1 und 3) eine richtige Vorstellung geben.

Die drei Hauptteile, Lippe, Reuse und Kessel, die Correns¹⁾ an der *Aristolochia*-Blüte unterscheidet, finden sich auch bei *Aristolochia grandiflora*. Die Lippe (Abb. 1, *a*) ist ungefähr elliptisch, am unteren Ende zugespitzt und hier in ein langes, gedrehtes Anhängsel übergehend. Länge der Lippe (ohne Anhängsel) ungefähr 20 cm, Breite 12 cm; Anhängsel 20 cm lang. An die Lippe schließt sich die Reuse (Abb. 1, *b*) an, die erst senkrecht nach abwärts führt, dann im scharfen Winkel nach oben umbiegt und im Innern mit den Reusenhaaren ausgekleidet ist. Diese stehen im abwärts führenden Teil schräg nach unten, im aufsteigenden Teil nach oben. An die Reuse schließt der Kessel (Abb. 1, *c*) an. In seinem oberen Ende steht die Staubblatt-Narben-Säule. Rings um diese führt eine helle, stark lichtdurchlässige Zone. Zur leichteren örtlichen Bezeichnung gebrauche ich noch außer diesen angeführten Benennungen einige andere, die ich im folgenden erklären will. Das Loch, welches von der Lippe zur Reuse führt, nenne ich den Eingang (Abb. 1, *d*). Der Rand rings um den Eingang ist ziemlich dick und zu gewissen Zeiten gegen die Reuse zu nach innen gekrümmt; dieser Rand wird als Wulst (Abb. 1, *e*) bezeichnet. Den Teil der Reuse, der dem Eingang gegenüberliegt und an der hängenden Blüte meist senkrecht gerichtet ist, nenne ich den Hintergrund (Abb. 1, *f*). Die Reuse schließt nicht glatt an den Kessel an, sondern reicht noch ein Stück weit in diesen hinein; dieses Stück ist gleichfalls vollständig mit Reusenhaaren ausgekleidet, ebenso der Ausgang in den Kessel, der Mund (Abb. 1, *g*), über dessen Veränderungen im Verlauf des Blühens später gesprochen werden soll. Der Kessel ist mit langen, vielzelligen Haaren ausgekleidet, die wirt durcheinander stehen und einzelne nackte Parzellen mit dunkelrotem Mittelstück umranden; nur die auf dem Nektarium stehenden Haare sind mehr parallel gerichtet und, obwohl sonst mit den anderen Haaren im Bau übereinstimmend, sind sie doch etwas kürzer.

Die Grundfarbe der Lippe ist ein fahles Gelbgrün. Auf diesem Grund breitet sich eine dunkel-rotviolette Zeichnung aus, die aus unregelmäßigen, gegen den Eingang zusammenfließenden Linien besteht. Um den Eingang herum ist die Lippe einheitlich tief dunkel-rotviolett gefärbt. Der Hintergrund ist gleichfalls von rotvioletter Färbung, hat jedoch gelbgrüne Flecken, welche das Licht stark durchlassen (Abb. 3). Die Reusenhaare des Hintergrundes sind, je nachdem ob sie auf hellem oder rotem Untergrund stehen, farblos oder mit rotem Zellsaft erfüllt. Das lange Anhängsel ist gelbgrün mit geringer roter Linienzeichnung.

¹⁾ Correns C., Beiträge zur biologischen Anatomie der *Aristolochia*-Blüte Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 22., 1891. S. 161.

Der Geruch der Blüte ist ein überaus starker, durchdringender Aasgeruch; er erinnert am meisten an den Gestank faulender Fische. Im geschlossenen Zimmer ist bald der ganze Raum von dem heftigen Gestank erfüllt; aber auch im Freien verspürt man den Geruch bei etwas bewegter Luft auf einige Meter im Umkreis. Allerdings ist dieser Geruch nur am ersten Tag nach dem Aufblühen zu verspüren. Und auch dann ist er in den Vormittagsstunden am kräftigsten, während gegen Abend der Geruch an Stärke abnimmt. Am zweiten Tag ist der Aasgeruch vollkommen verschwunden, obwohl die Blüte in dieser Zeit ihre biologische Aufgabe erst zur Hälfte erfüllt hat. Der Sitz des Duftstoffes scheint ausschließlich die Lippe zu sein. Der von einer stark riechenden Blüte abgetrennte Reusen- und Kesselteil ist vollkommen geruchlos oder hat höchstens einen schwachen, krautartigen Geruch. Aber auch aus der Lippe scheint der Duft nicht überall gleich stark auszuströmen. Allerdings waren meine diesbezüglichen Untersuchungen ziemlich roh. Aus der Lippe ausgeschnittene Stücke rochen nach meinem Empfinden verschieden stark, und zwar hatte ich den Eindruck, daß der Geruch nach dem Eingang hin an Stärke zunimmt. Alle darauf hinauszielenden genaueren Untersuchungen durch mikrochemische Reaktion auf Indol und Skatol nach den von Weehuizen¹⁾ angegebenen Methoden schlugen fehl.

Etwas eingehender will ich die Frage, ob die Blüte von *Aristolochia* homogam oder dichogam ist, behandeln; denn die Ansichten hierüber sind bei den verschiedenen Forschern gerade entgegengesetzt und haben auf beiden Seiten zu Schlüssen geführt, die nach meinen Untersuchungen zu weitgehend sind. Auch spielen sich die Vorgänge während des Blühens so gesetzmäßig ab, daß erst daraus die Tätigkeit der Insekten ganz verständlich wird.

Sprengel²⁾ unterscheidet an der Blüte von *Aristolochia clematidis* drei Stadien der Entwicklung. 1. Stadium: „Nachdem sie ihre bestimmte Größe erlangt, und sich geöffnet hat, so scheint sie zwar zu blühen; in der Tat aber blüht sie noch nicht, das heißt, sie ist noch nicht fähig, befruchtet zu werden, weil weder eine Anthere ihre gehörige Reife, noch das Stigma seine völlige Ausbildung erhalten hat. . Während dieses ersten Zustandes soll die Blume eine Anzahl von Fliegen fangen, von welchen sie im zweyten Zustand befruchtet werden soll“. 2. Stadium „Darauf folgt der zweyte Zustand, in welchem die Blume reifen Antherenstaub, ein ausgebildetes Stigma, und Fliegen genug hat, welche jenen auf dieses bringen.“ 3. Stadium: „Sobald nun

¹⁾ Weehuizen F., Über indoloide Düfte. Rec. des Trav. bot. Néerl., 8., 1911.

²⁾ Sprengel Ch. K., Das entdeckte Geheimnis der Natur. Berlin, 1793.

die Natur ihren Endzweck erreicht hat, so versetzt sie die Blume in den dritten Zustand, indem sie dieselbe umkehrt, und die kleine Reuse verwelken und verschwinden läßt, damit nun endlich einmal die armen Fliegen aus ihrem Gefängnis herauskommen, und ihre Freyheit wieder-erlangen können.“

Hildebrand¹⁾ dagegen stellte fest, daß die *Aristolochia*-Blüte im ersten Stadium wohlentwickelte und empfängnisfähige Narben, aber noch geschlossene Antheren besitzt, im zweiten Stadium dagegen die Narben abgestorben und die Antheren geplatzt sind. Spätere Untersucher, wie Hermann Müller²⁾, Correns, Ule³⁾ teilen diese Ansicht, während Burck⁴⁾ sich der Ansicht Sprengels zuwendet und die *Aristolochia*-Blüte als ein typisches Beispiel der Homogamie und eine komplizierte Anpassung im Interesse der Selbstbefruchtung mittels Insektenhilfe hinstellt.

Ohne auf die Einzeluntersuchungen der erwähnten Forscher einzugehen, wende ich mich der Beschreibung der Verhältnisse bei *Aristolochia grandiflora* zu. Unmittelbar nach dem Aufblühen befindet sich die Blüte im ersten Stadium. Die Reusenhaare sind steif und starr; der Wulst um den Eingang ist nach innen gekrümmt, wodurch der Zugang zum abwärts führenden Teil der Reuse eingeengt wird (Abb. 8). Der in den Kessel führende Mund (Abb. 4) ist schmal, länglichoval, wodurch das Spiel der hier befindlichen Reusenhaare wirkungsvoller wird. Die sechs Narbenlappen sind aufgerichtet und kehren ihre Ränder nach außen (Abb. 5). Die ganze Narbe ist von einer klebrigen Flüssigkeit überzogen und glänzend. Burck⁵⁾ ist nun allerdings der Ansicht, daß die *Aristolochia*-Blüte überhaupt keine Narbe besitze, sondern deren Funktion durch die zu einem Becher verwachsenen Konnektive übernommen werde. Biologisch ist es gleichgültig, ob wir die als Narbe fungierenden Teile als echte Narbe oder als Konnektiv auffassen wollen. Jedenfalls hat Burck Recht, wenn er sagt, daß nur die freiliegenden

1) Hildebrand F., Über die Befruchtung von *Aristolochia Clematitis*. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 5., 1866, S. 343. F. Delpinos weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreiche. Bot. Ztg., 28., 1870, S. 601 ff.

2) Hermann Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig, 1873, S. 109.

3) Ule E., Über Blüteneinrichtungen einiger Aristolochien in Brasilien. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 16., 1898. Beitrag zu den Blüteneinrichtungen von *Aristolochia Clematitis* L., Ber. d. deutsch. bot. Ges., 16., 1898. Über einen experimentell erzeugten Aristolochienbastard. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 17., 1899.

4) Burck W., Über Kleistogamie im weiteren Sinne und das Knight-Darwin'sche Gesetz. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 8., 1890. Über die Befruchtung der *Aristolochia*-Blüte. Bot. Ztg., 50., S. 189.

5) Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 8., 1892, S. 151.

Ränder der Lappen als Narbe fungieren. Nur hier sind Narbenpapillen ausgebildet, die aber bereits im ersten Stadium vollkommen entwickelt sind. Hier findet man auch fast stets ganze Ballen auskeimender Pollenkörner. Die Antheren sind noch fest geschlossen. Das Nektarium, das im oberen Teil der hinteren Mittellinie des Kessels gelegen ist, glänzt von ausgeschiedenem Nektar; es ist von gelblicher oder weinroter Farbe. Die Haare der übrigen Kesselwand sind trocken und man erkennt nichts von irgendeiner ausgeschiedenen Flüssigkeit. In diesem ersten, dem weiblichen Stadium verbreitet die Blüte ihren starken Aasgeruch. Dieser Zustand der Blüte dauert ungefähr einen Tag.

Am folgenden Morgen bereits ist sie in das zweite, männliche Stadium getreten. Die Reusenhaare sind verschrumpft und bilden kein Hindernis mehr. Der Wulst hat sich gestreckt und erweitert auf diese Weise den Zugang zum abwärts führenden Teil der Reuse (Abb. 3). Der Mund hat sich mehr gerundet und vergrößert (Abb. 6). Die Narbenlappen haben sich nach einwärts gebogen und berühren sich fast mit ihren Rändern (Abb. 7). Die glänzende Flüssigkeit ist verschwunden, die Narbe trocken und schwärzlich verfärbt, was Ule¹⁾ auch bei *A. clematitis* und ich bei *A. arborea* und *A. ornithocephala* beobachtet habe. Die Antheren sind jetzt geöffnet und aus ihren geplatzen Rändern quellen in Ballen die Pollenkörner hervor. Das Nektarium scheidet noch immer seinen Honig ab, aber nun erscheinen auch die Haare im übrigen Teil des Kessels glänzend, fühlen sich etwas klebrig an und geben schwache Zuckerreaktion. Der auffallende und starke Aasgeruch ist gänzlich geschwunden. Die Blüte ist geruchlos oder hat höchstens einen schwachen krautigen Geruch. Daß zur Zeit des Verwelkens die Blüten einen „höchst unangenehmen Geruch“ ausströmen, der sogar tödlich auf die Insekten wirken könnte, wie Burck²⁾ angibt, davon konnte ich nichts verspüren. Aber auch bei den von Burck untersuchten Arten, *A. elegans* und *A. ornithocephala* konnte ich diese Beobachtung nicht machen.

Schon diese rein äußerlich kennbaren Verhältnisse schienen mir beweiskräftig genug für die Dichogamie bei *A. grandiflora* zu sprechen. Übrigens konnte ich die zeitliche Trennung der Geschlechtsreife von Narbe und Staubbeutel auch bei *A. ornithocephala*, *A. elegans*, *A. indica*, *A. arborea*, *A. tricaudata* und *A. pandurata* beobachten. Um aber ganz sicher zu gehen, stellte ich auch eine Reihe von Versuchen an, die ich kurz anführen will.

1) Ber. d. deutsch. bot. Ges., 16., S. 238.

2) Bot. Ztg., 50., S. 141.

Versuch I: Am 1. Februar 1922 wurde die Verzahnung einer knapp vor dem Aufblühen stehenden Blütenknospe¹⁾ zum Teil gelöst und der Zugang zur Reuse mit Watte ausgiebig verstopft. Am 2. Februar war die Blüte voll entfaltet und befand sich im weiblichen Stadium. Am 3. Februar zeigte die Blüte alle äußerlich kennbaren Merkmale des männlichen Stadiums. Die Blüte wurde weiter unversehrt gelassen, bis sie von selbst abfiel, was nach einigen Tagen der Fall war. Durch den Watterpfropf wurde es auf einfache Weise erreicht, daß keine Insekten in den Kessel gelangen konnten. Eine Frucht wurde bei dieser Blüte nicht entwickelt. Auf dieselbe Weise wurde noch mit vier anderen Blüten vorgegangen; aber auch diese entwickelten keine Früchte. Damit scheint wenigstens für *A. grandiflora* erwiesen, daß ohne Insektenhilfe eine Bestäubung ausgeschlossen ist, was nach Burck²⁾ dann und wann bei *A. elegans* eintreten soll.

Versuch II: Die zweite Versuchsreihe befaßte sich mit der Frage, ob die eingekrümmten Narbenlappen des zweiten Stadiums noch belegungsfähig sind. Am 6. Februar wurde wie bei dem ersten Versuch eine Knospe geöffnet und der Zugang zur Reuse mit einem Watterpfropf verschlossen, um zu verhindern, daß Insekten in den Kessel gelangen. Hierauf wurde abgewartet, bis die Blüte im männlichen Stadium war, was an der Geruchlosigkeit der Blüte und den vertrockneten Reusenhaaren des Hintergrundes zu erkennen und am 8. Februar der Fall war. Es wurde nun an der Rückseite des Kessels nahe dem oberen Ende ein senkrechter Schlitz in die Kesselwand gemacht, mit einem zugespitzten Bambusstäbchen reichlich Pollen einer anderen Blüte auf die ganze Fläche der zusammengeneigten Narbenlappen aufgestrichen und dann der Schlitz mit Watte verschlossen, um ein mögliches Eindringen von Insekten an dieser Stelle hintanzuhalten. Nach einigen Tagen fiel die Blüte ab. Auch dieser Versuch wurde in der Folge an vier weiteren Blüten wiederholt. Keine der fünf Blüten setzte Frucht an.

Versuch III: Einige Zeit später (anfangs März) wiederholte ich den Versuch II, nur wartete ich nicht das zweite Stadium der Blüte ab, sondern bestäubte sofort nach der Entfaltung im ersten Stadium die zu dieser Zeit aufrecht stehenden Narbenlappen. Im Verlauf weniger Tage wurden wiederum fünf Blüten auf diese Weise künstlich bestäubt. Sämtliche Blüten setzten Früchte an, von denen eine noch auf ganz jungem Stadium einging; eine begann in noch grünem Zustand zu

¹⁾ In der Knospe berühren sich die Ränder der Lippe und bilden durch Verzahnung eine ringsum abgeschlossene Blase. In Curtis' Botanical Magazine zeigt die Tafel 4369 eine solche Knospe von *A. grandiflora*.

²⁾ Bot. Ztg., 50., S. 143.

faulen; die drei andern reiften aus und lieferten reichlich Samen. Die Versuche II und III liefern also den Beweis, daß die Narbenlappen nur im ersten Stadium empfängnisfähig sind, die Blüten von *Aristolochia* also tatsächlich dichogam sind.

Einen Versuch, ob die Blüten mit eigenem Blütenstaub Frucht hervorbringen, machte ich nicht. In der Natur dürfte dieser Fall infolge der eben erwiesenen Dichogamie kaum eintreten; doch nehme ich auf Grund meiner diesbezüglichen erfolgreichen Ergebnisse bei *A. arborea*¹⁾ an, daß eine künstliche Bestäubung mit eigenem Pollen auch bei der Blüte von *A. grandiflora* zur Fruchtbildung führen würde.

Die drei oben angeführten Versuchsreihen haben also folgendes Ergebnis geliefert:

1. Für die Befruchtung der Blüte von *A. grandiflora* ist Insektenbesuch nötig.
2. Die Narbenlappen sind nur im ersten Blütenstadium empfängnisfähig; die Blüte ist daher wirklich dichogam, wie dies bereits Hildebrand, Hermann Müller, Correns und Ule richtig erkannt haben.

*

Ehe ich auf meine Beobachtungen des Insektenbesuches eingehe, mögen noch einige anatomische Einzelheiten, soweit sie für das Verständnis der biologischen Verhältnisse von Wichtigkeit sind, besprochen werden.

Kurz erwähnt wurden bereits die drei verschiedenen Haartypen. Biologisch am wichtigsten sind die Kesselhaare. Sie bilden nicht allein den wirksamen Teil der Reuse, die das Entkommen gefangener Tiere verhindert, sondern bedecken auch den Hintergrund, wo sie im Dienste des Tierfanges stehen. Jedes einzelne Haar steht in einer Einsenkung der Epidermis und besteht aus dem Fuß, dem mehrgliedrigen Gelenk und dem eigentlichen Haar. Durch die exzentrische Anheftung des Gelenkes und die gegenüberliegende Ausbauchung des Haares wird die Arretiervorrichtung bei Aufwärtsbiegung bedingt (Abb. 12). Seitliche Abbiegungen des Haares werden durch die beiden seitlichen Ausbauchungen verhindert (Abb. 13). Nur nach abwärts ist das Haar ohne Hindernis zu verbiegen. Das Verbiegen des Haares in dieser Richtung wird noch durch die Membranverdünnung an der Unterseite der Gelenkszellen erhöht²⁾.

¹⁾ Cammerloher H., Unfruchtbarkeit als Folge vorübergehender Kleistopetalie bei *Aristolochia arborea*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 40., 1922, S. 385.

²⁾ Siehe auch die ausführliche Arbeit von Correns C., Beiträge zur biologischen Anatomie der *Aristolochia*-Blüte. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 22., 1890, S. 161 ff.

Die Kesselhaare begrenzen nackte Stellen mit rotem, zentralen Fleck im Kessel. Sie sind dünn, lang, von verschiedener Länge, sind hin und her gebogen und stehen wirr durcheinander. Nur jene Haare, die das Nektarium bedecken, zeichnen sich durch gleiche Länge aus, sind aber etwas kürzer als die übrigen Kesselhaare und kleben in Büscheln zusammen.

Der dritte Haartypus sind die Klimmhaare (Abb. 14). Correns gibt sie nur für die Perigonaußenseite verschiedener *Aristolochia*-Arten an. Bei *A. grandiflora* fand ich sie aber auch im Innern der Blüte. Die Lippe ist namentlich im Knospenstadium voll davon. Sie sind so allgemein auftretende, epidermale Gebilde, daß sie hie und da auch auf den Emergenzen der Lippe, im Kessel verstreut zwischen den Kesselhaaren, ja sogar auf den Narbenpapillen zu finden sind (Abb. 11). Daß diese Haare, deren biologische Bedeutung als Haftorgan an Stengeln und Blättern verständlich ist, im Innern der Blüte funktionslose Gebilde sind, ist wohl sicher.

Was nun das Nektarium bei der *Aristolochia*-Blüte anbelangt, so spricht bereits Burck¹⁾ sowohl von einer „Nektarscheibe“ bei verschiedenen *Aristolochia*-Arten als von einer „Honigscheibe“ bei *A. barbata*, ohne genau die Stelle anzugeben, wo sich diese befindet. Es hat fast den Anschein, als ob er das Fenster rings um das Gynostemium für ein Nektarium hielte. Auch in seiner späteren Arbeit²⁾ sagt er, daß „die Fliegen in der Blüte nur Honig saugen“, allein auch hier unterläßt er es anzugeben, wo derselbe ausgeschieden wird. Correns³⁾ hat sich nun gleichfalls mit der Nektarienfrage beschäftigt und spricht bei *A. Duchartrei* und *A. elegans* die im Kessel paarweise vorhandenen, dunklen, fettigen Flecken als Nektarien an. Ähnliche Flecken fand Ule⁴⁾ bei *A. macroura*, *A. brasiliensis* (= *A. ornithocephala*) und *A. clematitis*; auch er hält diese Flecken für Nektarien.

Eine allgemeine geringe Nektarausscheidung der ganzen, von Kesselhaaren ausgekleideten Kesselwand stellte Correns bei *A. clematitis* fest. Bei *A. siphon* spricht er dagegen die Vermutung aus, daß möglicherweise die einzelnen Zellen der Kesselhaare von den Insekten abgeweidet werden, obwohl er selbst zugibt, daß die Zellen nicht gerade reich an Plasma oder Zucker sind und daher kaum ein besonders begehrenswertes Futter für die Insekten darstellen dürften. Porsch⁵⁾

¹⁾ Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 8., 1890, S. 153 u. 154.

²⁾ Bot. Ztg., 50., 1892, S. 141.

³⁾ Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 22., 1890, S. 162.

⁴⁾ Ber. d. deutsch. bot. Ges., 16., 1898, S. 83, 85, 238.

⁵⁾ Porsch O., Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie“ II. Weitere Untersuchungen über Futterhaare. Österr. bot. Ztschr., 1906, S. 177.

läßt die Frage, ob es sich bei den Kesselhaaren von *Aristolochia clematidis* und *sipho* um Futterhaare handeln könne, offen. Meine eigenen Untersuchungen ergaben für die vorliegende Art, daß im herauspräparierten Darm der Fliegen sich nie Zellen von Kesselhaaren vorfanden. Mit ihrem Saugrüssel, der nur für flüssige Nahrung eingerichtet ist, sind diese Fliegen auch nicht imstande, ganze Zellen aufzunehmen. Auch scheinen nach Deegener¹⁾ saugende Fliegen mit ihrem Speichelsekret Zellulose nicht auflösen zu können.

Bei *A. grandiflora* liegt, wie schon eingangs erwähnt, das Nektarium im oberen Teile der rückwärtigen Mittellinie des Kessels nahe dem Gynostemium (Abb. 1, *h*). Es ist sowohl durch seine klebrige Beschaffenheit wie auch dadurch auffallend, daß es einheitlich mit Haaren bedeckt ist, während an der übrigen Kesselwand zahlreiche nackte Stellen auftreten. Die Haare des Nektariums sind ungefähr von gleicher Länge und durch den Nektar zu Büscheln verklebt. Der Querschnitt durch das Nektarium (Abb. 15) zeigt das darunter liegende Gewebe dicht mit Stärke erfüllt, während die übrige Kesselwand nur ganz geringe Spuren davon aufweist. Die Haare selbst sind frei von Stärke. Der durch die Epidermis nach außen tretende Nektar wird von den Haaren aufgefangen und zwischen ihnen wie auf Löschpapier verteilt, sodaß nie von dem senkrecht stehenden Nektarium Tropfen nach abwärts fallen können. Vorprüfungen auf Zucker nach der Methode Knoll²⁾ sowohl, wie Zuckerreaktionen mit Fehling'scher Lösung und mit Thymol + Schwefelsäure ergaben den Nachweis von Zucker in den Epidermiszellen und in der Flüssigkeit zwischen den Haaren des Nektariums.

Im weiblichen Stadium der Blüte wird nur an dieser Stelle Nektar ausgeschieden. Im zweiten Stadium dagegen erscheinen auch die übrigen Kesselhaare glänzend und klebrig und die vorgenommenen Reaktionen ergaben, daß jetzt die ganze Kesselwand geringe Mengen von Nektar ausscheidet. Diese Nektarsekretion der gesamten Kesselwand im zweiten Blütenstadium hat auch Correns bei *A. clematidis* beobachtet.

Wie durch die Versuche bereits gezeigt wurde, sind nur die Ränder der Narbenlappen für die Pollenempfangnis geeignet. Die Lappen stehen im ersten Stadium aufrecht und kehren ihre Ränder nach außen. Hier treten lange einzellige Narbenpapillen auf (Abb. 10 und 11), die mitunter untereinander anastomosieren. Im zweiten

¹⁾ Deegener P. in Schröder Chr., Handbuch der Entomologie, Bd. 1, Kap. 4.

²⁾ Knoll F., Insekten und Blumen (Abhandl. d. zoolog.-bot. Ges. Wien, Bd. 12), Heft 1, 1921, S. 15, Anm. 3.

Stadium breiten sich die einzelnen Lappen flach aus und neigen dann gegen das Zentrum zusammen. In jeden Narbenlappen führen zwei Gefäßbündel. Große Mengen von Stärke treten in den Narbenlappen in einer Zone um die Gefäßbündel und zwischen diesen und der Außenseite auf (Abb. 10, die Zone ist durch eine punktierte Linie umrandet). Die Epidermis enthält keine Stärke.

Die Außenwand der Epidermiszellen in der Blüte ist papillös. Im Kesselinnern sind diese Papillen lang, während an den Epidermiszellen der Lippe nur die Membranmitte papillös vorgezogen ist.

Die Epidermis der Lippe trägt, und zwar nur an den rot gefärbten Stellen Emergenzen (Abb. 16). Aus der Verteilung auf dem roten Untergrund ergibt sich, daß sie weniger zahlreich am Rande der Lippe zu finden sind, beim Eingang dagegen in großer Zahl auftreten. Sie sind selbst mit rotem Zellsaft erfüllt und bestehen aus einer größeren Zahl unregelmäßig gestalteter Zellen. Ihre Membran ist dünn und mit einer dünnen Kutikula überzogen.

Die Lippe entbehrt aller Spaltöffnungen, dagegen treten solche auf dem Hintergrund und an den nackten Stellen im Kessel zahlreich auf; sie sind vollkommen funktionsfähig.

* * *

Obwohl *A. grandiflora* nicht in Niederländisch-Indien heimisch, sondern in Zentralamerika und auf den Antillen zu Hause ist, lassen sich doch blütenbiologische Untersuchungen rechtfertigen, da die Bestäuber hier wie dort Aasfliegen sind, die untereinander höchstens artlich verschieden sind, der Blüte gegenüber sich aber im wesentlichen sicherlich gleich verhalten werden. Die Vermutung Delpinos¹⁾, daß die Blüte von *A. grandiflora* bei ihrer Größe höchstwahrscheinlich von sehr großen Insekten besucht wird, die, in den Kessel gelangt, durch ihr Gewicht die Blüte übermäßig belasten, trifft hier allerdings nicht zu. Trotz der Größe der Blüte dringen infolge des schmalen Spaltes zwischen Wulst und Hintergrund nur kleinere Fliegen in die Reuse. Arten der Gattungen *Sarcophaga*²⁾, *Lucilia*, *Ophyra*, ferner Fliegen aus der Familie der *Anthomyidae* beobachtete ich gleich häufig auf der Lippe. Die Zahl der Tiere, die ich in den Kesseln sammelte, zeigte ein wesentlich anderes Verhältnis. Weitaus am häufigsten wurde eine kleine Anthomyide gefunden; oft war die gesamte Inwohnerschaft

1) Nach Hildebrand F. F. Delpinos weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreich. Bot. Ztg., 28., 1870, S. 602.

2) Für die Bestimmung der Insekten sowie für die oben erwähnten Darmuntersuchungen an Fliegen danke ich auch an dieser Stelle meinem Landsmann Dr. H. Karny vom zoologischen Museum in Buitenzorg herzlichst.

eines Kessels nur durch sie gebildet. Häufig traf ich auch in den verschiedenen Kesseln vereinzelt Individuen von *Aphiochaete* spec., einer Phoride, an, sowie eine Schmuckfliege, *Rivellia basilaris* Wiedem. var. *flaviventris* Hendel. Selten war in einem Kessel *Ophyra* sp.; sehr selten *Lucilia* oder *Sarcophaga*. Daß in den Kesseln verschiedener Blüten außer Fliegen auch noch andere Tiere gefunden werden, kann nicht wundernehmen, sobald man einmal die Tätigkeit des ganzen Fangapparates der Blüte kennen gelernt hat. Diese letzterwähnten Tiere, Spinnen, Raupen, verschiedene Ameisenarten, sind für die Bestäubung gänzlich bedeutungslos. Sie gelangten zufällig beim Herumkriechen im Laub der *Aristolochia* einmal auf eine Blüte im ersten Stadium und, wenn sie dabei den Hintergrund betreten hatten, dann war ihr Schicksal auch besiegelt. Ameisen entfalten allerdings, wenn sie in den Kessel gelangt sind, eine Tätigkeit, die in ihrem Endergebnis zu der absonderlichen Ansicht Burcks über die mörderische Tätigkeit der *Aristolochia*-Blüte Anlaß gegeben haben dürfte.

Die oben erwähnte Anthomyide (Abb. 2), die, wie gesagt, für die Bestäubung dieser *Aristolochia*-Blüte hier in Buitenzorg am wichtigsten ist, ist eine kleine, schlanke Fliege von ungefähr 4—5 mm Länge. Der Kopf ist im allgemeinen schwarz und trägt schwarze Borsten; die Augen sind rot; die Fühlerborste ist rückenständig; das Bruststück ist auf der Rückenseite schwarz und mit nach rückwärts gerichteten schwarzen Haaren bekleidet. Der Hinterleib ist gelb und zeigt in der Mittellinie der Rückenseite einen braunen Längsstrich und rechts und links davon je vier dunkelbraune bis schwarze Flecken von verschiedener Größe in der Längsrichtung angeordnet; an den Flanken befinden sich einzelne braune Flecken. Auch der Hinterleib ist mit schwarzen Borsten bekleidet. Das erste Beinpaar ist schwarz, das zweite und dritte gelb. Alle Beine sind schwarz behaart und endigen mit einem Klauenpaar. Haftschwienel sind fast gauz rückgebildet. Die Flügel sind am oberen Rande fein gesägt und haben keine Spitzenquerader.

War an einer der von mir beobachteten Pflanzen eine Blüte im weiblichen Stadium, so war auch stets diese kleine Fliege da. Zur Blüte selbst gelangen die Tiere aber fast nie auf direktem Weg. Sie fliegen erst den Strauch an und lassen sich in größerer oder geringerer Entfernung auf einem Blatt nieder. Nach kurzem Verweilen fliegen sie wieder auf, um sich etwas näher der Blüte neuerdings auf einem Blatt niederzusetzen. Dies wiederholt sich verschieden oft, je nachdem die Tiere beim ersten Anfliegen an den Strauch näher oder weiter entfernt von der Blüte sich niederlassen. Haben sie aber einmal die Lippe erreicht, so beginnt ein Herumlaufen, das immer wieder durch kleine

Pausen unterbrochen wird, in denen die Fliege mit tief gesenktem Kopf die Blüte zu untersuchen scheint. Der Saugrüssel wird hiebei nie vorgestreckt. Wenn bei dieser suchenden Tätigkeit die Tiere nicht gestört werden, so nähern sie sich ziemlich rasch, ohne große Umwege zu machen, dem tief dunkelrot gefärbten Wulst. Von hier kriechen die Fliegen dann regelmäßig auf den Hintergrund über. Kaum aber haben sie diesen betreten, so verschwinden sie fast blitzartig; sie stürzen nach abwärts und fallen durch den schmalen Spalt zwischen Hintergrund und Wulst in die Reuse. Auf dem von etwas nach abwärts gerichteten Reusenhaaren besetzten Hintergrund können die Tiere nirgends festen Fuß fassen; die Reusenhaare, hier nur nach unten beweglich, biegen sich um, wodurch die Tiere abgleiten, auf darunter stehende Haare gelangen, die sie ebenso weiterbefördern, bis die Fliegen in die Reuse kommen, wo sie, allseits umgeben von Reusenhaaren, die nur nach einer Richtung den Weg freigeben, erst nach abwärts, dann von der Umbiegung der Reuse an wieder nach aufwärts den Weg zum Kessel zurücklegen müssen. Das Abrutschen vom Hintergrund erfolgt derart schnell, daß die Fliegen tatsächlich wie durch eine Versenkung nach unten verschwinden und im Fallen nicht mehr die Möglichkeit haben, durch Wegfliegen sich zu retten. Ähnlich ergeht es auch den anderen Fliegen, die ich an der Lippe beobachtet habe. *Ophyra*, *Lucilia* und *Sarcophaga* aber, die stets in großer Zahl die stinkenden Blüten aufsuchen und sich beim Anfliegen ebenso verhalten, wie ich dies für die Anthomyide beschrieben habe, sind doch so groß, daß sie sich am Wulst oft noch erfangen können. *Lucilia* und *Sarcophaga* gelingt dies fast stets, nicht so oft der kleineren *Ophyra*.

Einmal in den Kessel gelangt, werden die Fliegen bald dem oberen Ende des Kessels, von wo durch das um die Staubblattnarbensäule gelegene helle Fenster Licht in den Kessel einfällt, zustreben. Beim vorsichtigen Öffnen von Blüten im ersten Stadium fand ich die Tiere meist in dieser Region. Der Raum zwischen Gynostemium und Wand ist gerade groß genug, daß hier eine Fliege Platz findet und dabei mit dem Rücken das Gynostemium streift. Da die Ränder der Narbenlappen im ersten Stadium nach außen gebogen sind, so wird, wenn die Fliege Pollen auf ihrem Rücken mitgebracht hat, unfehlbar derselbe am richtigen Orte abgestreift werden. Im zweiten Stadium dagegen wird sie hier ihren Rücken mit Pollen beladen können.

Auch Fliegen, die sich am Nektarium zu schaffen machen, werden bald mit den Narbenlappen oder den Pollensäcken in Berührung kommen, da das obere Ende des Nektariums bis in die nächste Nähe des Gynostemiums heranreicht. Daß die Fliegen, wie Burck¹⁾

¹⁾ Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 8., 1890, S. 156 ¹⁾ Bot. Ztg., 50., 1892, S. 123.

behauptet, im Kessel herumflattern, habe ich selbst in den verhältnismäßig großen Kesseln von *A. grandiflora* nie beobachten können; sie kriechen vielmehr stets nur an den Wänden herum.

Ist die Blüte ins zweite Stadium getreten, so werden sich Fliegen, die in der Nähe der nun aufgeplatzten Pollensäcke herumkriechen, reichlich mit Blütenstaub beladen. Da aber in diesem Stadium die gesamte Innenfläche des Kessels geringe Zuckermengen ausscheidet, werden sie auch veranlaßt, allenthalben herumzukriechen. Auf diese Weise gelangen sie auch zum Mund, der jetzt weit geöffnet steht und an dem nun die hindernden Reusenhaare zusammengeschrumpft sind. Auf dem Weg durch die Reuse gelangen die Fliegen wieder nach außen.

Burck¹⁾, der unbedingt die Ansicht vertritt, daß die *Aristolochia*-Blüte homogam und auf Selbstbestäubung durch Insektenhilfe angewiesen sei, zieht die Möglichkeit in Zweifel, „daß dasselbe Insekt, wenn es so unklug ist, sich aufs neue fangen zu lassen“, noch genug Pollen mitbringen werde, um die Narben ausgiebig bestäuben zu können. Erstens, so meint er, verliere die Fliege schon im Kessel der ersten Blüte viel Pollen, da sie „verzweifelt“ herumfliege, um den Ausgang zu finden. Hiefür führt er auch als Beweis die an der Kesselwand zu findenden Pollenkörner an. Zweitens müßte das Tier einen weiteren Teil des Pollens beim Einkriechen durch die Reuse einer zweiten Blüte an den Reusenhaaren abstreifen und dann noch weitere Körner beim „rastlosen Hin- und Herfliegen im Kessel“ verlieren. Schließlich gibt er auch Listen²⁾ von Fliegen, die er auf ihren Besitz an Pollenkörnern geprüft hat.

Was den ersten Beweisgrund anbelangt, so habe ich bereits erwähnt, daß ich die Tiere im Kessel nie herumflattern sah. Die Pollenkörner, die man an der Kesselwand findet, müssen hier nicht durch die Tiere abgeladen worden sein. Der Pollen, der anfangs klebrig ist und in Ballen zusammenhaftet, wird später trocken und fällt im Kessel nach abwärts, weshalb man am Ende des zweiten Blühtages fast immer am Grunde des Kessels Pollenkörner findet, und zwar auch bei Blüten, bei denen durch Watterpfropfen das Eindringen von Tieren unmöglich gemacht worden war. Daß beim Herabfallen Körner auch an der Kesselwand haften bleiben, ist leicht möglich.

Ob die Tiere klug oder unklug handeln, wenn sie, einmal befreit, eine zweite Blüte aufsuchen, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls sah ich Fliegen, die ich durch Aufschneiden des Kessels einer Blüte im

¹⁾ Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 8., 1890, S. 155 und 156.

²⁾ Bot. Ztg., 50., 1892, S. 128 und 137.

ersten Stadium befreit hatte, sofort eine in nächster Nähe befindliche stinkende Blüte aufsuchen, wo sie auch sofort wieder gefangen wurden. Der Grund, der sie dazu treibt, die Blüten aufzusuchen, ist jedenfalls ein zwingender. Doch darüber noch später.

Daß die Fliegen bei weiterem Blütenbesuch ihren mitgebrachten Pollen an den Reusenhaaren abstreifen, ist nicht zu befürchten. Sowohl die *Ophyra* wie die Anthomyide und auch andere Fliegen haben am ganzen Körper ziemlich reichlich Borsten. Zwischen diesen starren Borsten sind die Pollenkörner so sicher geborgen, daß sie von den Reusenhaaren, die beim Einkriechen des Insektes dem leisesten Druck nachgeben, nicht abgebürstet werden können (Abb. 2). Ein Versuch mit einer aus einem Kessel entnommenen, reich mit Pollen bepuderten Fliege, die ich durch die Reuse einer anderen Blüte einkriechen ließ, bestätigte auch diese Tatsache.

Was nun die Untersuchung der Fliegen auf Pollenbesitz betrifft, so gibt nur eine große Zahl untersuchter Blüten ein ungefähr richtiges Bild der Verhältnisse. Die Untersuchungsergebnisse der Inwohnerschaft im weiblichen Stadium befindlicher Blüten sind sehr verschieden. Die Zahl der gefangenen Fliegen wechselt stark; oft findet man nur ein paar, in anderen Blüten wieder 20, 30 und auch mehr. Nicht alle Fliegen sind natürlich mit Pollen beladen, denn jedesmal kommen ja auch Fliegen zum erstenmal in eine Blüte. Ist keine Blüte in der Nachbarschaft im männlichen Stadium, so ist es begreiflich, wenn auch unter sehr vielen gefangenen Fliegen nicht eine einzige mit Pollen beladen ist. Auch vom Wetter und der Tageszeit ist der Besuch stark beeinflußt. An stark windigen Tagen wird man selten Fliegen an oder in einer Blüte finden; zeitlich am Morgen untersuchte Blüten enthalten weniger Gefangene als später am Tag eröffnete.

Nach meinen Besucherlisten läßt sich im allgemeinen sagen, daß auch bei sehr hoher Besucherzahl die mit Pollen beladenen Fliegen geringer an Zahl sind als die ohne solchen. Kommen aber auch nur wenige Fliegen mit Pollen in den Kessel, so genügt dessen Menge vollauf, um die Blüte ausgiebig zu bestäuben. Solche Fliegen tragen dann gewöhnlich große Ballen von Blütenstaub auf ihrer Rückenseite.

Burck¹⁾ führt auch zur Bekräftigung seiner Ansicht an, daß zumindest bei *A. ornithocephala* die Fliegen nie den Kessel wieder verlassen, sondern in ihm zugrunde gehen. So hebt er vor allem hervor, daß die Kesselwand so klebrig ist, daß die Fliegen festkleben und beim Versuch loszukommen, sich Flügel und Beine ausreißen. Schon Correns²⁾ hält das Vorhandensein toter Fliegen im Kessel für keinen

¹⁾ Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 8., 1890, S. 156 und Bot. Ztg., 50., S. 140 u. 141.

²⁾ Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 22., S. 187.

„schlagenden Beweis“ der Ansicht Burcks. Correns hat nun allerdings selbst nie Fliegenleichen in einer Blüte gefunden und sagt dies auch von Hildebrand.

In den Blüten von *A. grandiflora* habe ich nun öfters tote Fliegen und auch einzelne Beine und Flügel, ja sogar Fliegenköpfe vorgefunden. Auch ich kann aber in diesen Funden keinen Beweis für die Ansicht Burcks sehen. Die gesamte Kesselwand ist im zweiten Stadium wohl etwas klebrig, allein festgeklebt werden die Fliegen dadurch nicht. Sicher aber wären die Fliegen nicht imstande, mit eigener Kraft sich Flügel und Beine oder gar den Kopf abzureißen. Diese Fliegenreste sind Überbleibsel von Mahlzeiten, die in den Kessel gelangte Ameisen gehalten haben. Bereits oben sprach ich davon, daß man oft in den Kesseln Ameisen antrifft. Findet man aber einzelne Beine und Flügel, so kann man sicher damit rechnen, daß auch etliche Ameisen im Kessel hausen. Einigen aus *Aristolochia*-Blüten entnommenen Ameisen (*Dolichoderus spec.*) legte ich eine Anthomyide, der ich, um sie am Wegfliegen zu hindern, die Flügel ausgerissen hatte, vor. Die Ameisen stürzten auf die Fliege los und im Nu war sie überwältigt und verzehrt. Ähnlich erklärt sich auch Ule¹⁾ bei seinen Untersuchungen an *A. macroura* die vorgefundenen Fliegenreste.

Aber auch unverstümmelte Fliegenleichen trifft man hin und wieder in den Blüten. So fand ich einige Male Fliegen, die im Narbensekret festklebten und von den sich schließenden Narbenlappen eingeklemmt wurden und so zugrunde gingen. Andererseits kann es sich bei unversehrten Leichen um Männchen handeln, die im Kessel die Begattung vollzogen haben und nach derselben gestorben sind, was nach Reuter²⁾ bei fast allen Insekten die Regel ist, oder aber um Weibchen, die nach der Eiablage, denn auch dies kommt in den Blüten oft vor, zugrunde gegangen sind. Der größte Teil der Fliegen aber entkommt jedenfalls am zweiten Tage der Blüte, denn Blüten im männlichen Stadium enthalten stets nur ganz vereinzelt Tiere.

Daß bei Aasfliegen, die ausgesprochene Geruchstiere sind, in erster Linie der Aasgeruch anziehend wirkt, ist vorauszusetzen. Schon die Art, wie die Blüte angefliegen wird, dieses allmähliche Herantappen, spricht dafür³⁾. Einige Versuche lieferten mir aber vollen Beweis. Blüten im ersten Stadium wurden mit Tüten, teils aus grünem, teils aus grauem Papier, so verhüllt, daß nichts von ihnen zu sehen war. Die Tüten waren nach unten offen, nach oben um den Blütenstiel herum-

1) Ber. d. deutsch. bot. Ges., 16., 1898, S. 82.

2) Reuter O. M., Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten (Berlin 1913), S. 185.

3) Vgl. K n o l l F., Insekten u. Blumen, Heft 1, 1921, S. 22.

gelegt und befestigt. Der Geruch konnte sich also ungehindert verbreiten. Es dauerte niemals lange, bis einige Fliegen herangekommen waren und von unten her in die Tüten inkrochen. Am Nachmittag wurden dann die Blüten immer abgenommen und stets waren im Kessel Gefangene zu finden. Abgeschnittene stinkende Blüten wurden im Laboratorium unter Glasglocken ans Fenster gestellt; Fliegen, darunter *Sarcophaga*, die in der Nähe waren, kümmerten sich nicht im geringsten um die Blüten; die Farbe allein schien auf die Tiere keinen Eindruck zu machen. Wohl aber näherten sie sich sofort den Blumen, wenn die Glasglocken abgenommen wurden. Andererseits wurden offenstehende, nicht stinkende Blüten im Laboratorium nie von Fliegen aufgesucht, Aber auch im Freien an der Pflanze wurden Blüten im männlichen Stadium nie von den Fliegen beachtet. Ich sah wenigstens nie eine Fliege auf diese zufliegen.

Welche Bedeutung der Geruchsinn für die Aasfliegen hat, geht aus den Versuchen Forels¹⁾ an *Sarcophaga*, *Calliphora* und *Lucilia* hervor. Der Geruch des Aases ist es in erster Linie, der die Fliegen dazu veranlaßt, ihre Eier auf demselben abzulegen. Der Fühler beraubte Versuchstiere hörten mit dem Eierlegen vollkommen auf oder legten ganz unregelmäßig bald hier, bald da ein Ei ab. Selbst unmittelbar auf das Aas gesetzte Tiere schenkten dann diesem weiter keine Beachtung, sondern liefen planlos hin und her. Auch bei *A. grandiflora* veranlaßt der durchdringende Aasgeruch oft die Fliegen, an und in der Blüte ihre Eier abzulegen. Einmal fand ich im Kessel einige Eier, die ich auf einem Stück der Blüte weiter in Kultur nahm. Am folgenden Tag bereits waren die Maden ausgekrochen, nach weiteren zwei Tagen aber waren sie tot. Am 16. Oktober erhielt ich zwei Blüten einer anderen *Aristolochia*-Art, die im Buitenzorger botanischen Garten unter dem Namen *A. gigas* (Lindl.?) var. *Sturtevantii* gezogen wird. Diese Blüten gleichen in Farbe und Form vollkommen denen von *A. grandiflora*, nur sind sie weitaus größer. Der Aasgestank ist geradezu betäubend. Die erwähnten Blüten waren im ersten Stadium. Von der einen Blüte wurde der Kessel und ein Teil der Reuse abgeschnitten und die Lippe mit dem restlichen Teil der Reuse auf ein Zyankaliglas gesetzt, dessen Öffnung rings um den Reusenstumpf mit Watte abgedichtet wurde. Einkriechende Tiere mußten also in das Giftglas gelangen und hier zugrunde gehen. Ich hatte nicht viel Hoffnung, daß viele Fliegen kommen werden, denn ich hatte in meinem Arbeitszimmer trotz der beiden großen, stets offenstehenden Fenster noch nie eine Fliege gesehen. Allein schon nach wenigen Minuten waren einige *Lucilia*-Individuen

¹⁾ Forel A., Das Sinnesleben der Insekten (München 1910), S. 102.

da, die sich der Blüte allmählich näherten. Nach ungefähr einer Stunde waren bereits 45 Fliegen (durchwegs *Lucilia*) durch die Blüte gefangen worden und im Giftglas zugrunde gegangen. Die Blüte wurde dann unter einen Glassturz gebracht. Am 17. Oktober wimmelte die Lippe, die nicht mehr roch, von Hunderten von Fliegenmaden, von denen bereits am 18. Oktober bis auf ein paar alle eingegangen waren. An den beiden folgenden Tagen lebten noch vier Maden, die alle auch an Größe zugenommen hatten, doch am 21. Oktober waren auch diese tot. Ihr Tod kann nur durch den Mangel zusagender Nahrung erklärt werden. Die Larven von *Lucilia* nähren sich von faulenden tierischen Stoffen. Durch den täuschenden Aasgeruch wurden die Fliegen so mächtig in ihrem Eierlegeinstinkt angeregt, daß sie auch an einem für ihre Nachkommenschaft gänzlich ungeeigneten Ort ihre Eier ablegten.

Eiablage stellte auch Ule¹⁾ in den Kesseln von *A. macroura* fest. Ein Lichtbild von abgelegten Eierhaufen und ausgekrochenen Maden auf der nach Aas stinkenden Blüte von *Stapelia grandiflora* gibt Porsch in seiner „Methodik der Blütenbiologie“ auf Tafel III (Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 1).

Da nun die Aasfliegen in erster Linie durch ihren Geruchssinn geleitet werden, ist es ganz verständlich, daß sie, wenn sie einen Aasgeruch verspüren, sich durch ihn beeinflussen lassen und seinen Ursprung aufsuchen. Sind sie aber einmal an die Blüte gelangt, so ist ihr Fang eine zwangsläufige Folge auf Grund der Blüteneinrichtung.

Da die Untersuchungen Burcks²⁾ in erster Linie den Zweck hatten, zu beweisen, daß die Einrichtungen bei *Aristolochia* und ihre angebliche Homogamie im Dienste der Selbstbestäubung stehen, anderseits aber Hermann Müller³⁾ der Ansicht ist, daß die durch Hildebrand nachgewiesene Proterogynie die Fremdbestäubung bedinge, so möchte ich am Schlusse meiner Arbeit dieser Frage einige Zeilen widmen. Immer wieder finden sich in der blütenbiologischen Literatur Wendungen wie „Vorteil der Fremdbestäubung“ oder „Nachteil der Selbstbestäubung“ oder „Einrichtung zur Sicherung der Fremdbestäubung“ usf. Dabei wird aber vergessen, daß die Ausdrücke „Selbstbestäubung“ und „Fremdbestäubung“ nicht immer im selben Sinn gebraucht werden. Muß ein Tier, um eine Bestäubung zu vermitteln, von einer Blüte zur anderen fliegen, wie dies z. B. bei dichogamen

1) Ule E., Über Blüteneinrichtungen einiger Aristolochien in Brasilien. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 16., 1898, S. 79.

2) Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 8., 1890, S. 122.

3) Müller H., Befruchtung der Blumen durch Insekten (Leipzig 1873), S. 109.

Blüten der Fall ist, so ist dies vom Standpunkt des Tieres eine Fremdbestäubung. Befinden sich aber diese besuchten Blüten auf demselben Pflanzenindividuum, so ist diese Bestäubung in ihren physiologischen Folgen für die Pflanze eine Selbstbestäubung. So wird auch in C. K. Schneiders Handwörterbuch der Botanik, II. Aufl. (Leipzig, 1917), S. 102 und 103, die Autogamie zwar der Allogamie gegenübergestellt, die Nachbarbestäubung (Geitonogamie) aber als eine Unterordnung der Fremdbestäubung behandelt. Also auch hier wird die Einteilung vom Standpunkt des Tieres oder, da ja auch durch Wind und Wasser Fremdbestäubung vermittelt wird, des Windes oder Wassers aus getroffen, während, wenn von Vorteilen und Nachteilen der Fremd- oder Selbstbestäubung gesprochen wird, sich jene nur auf die Pflanze beziehen können. Da nun aber doch die Bestäubung in erster Linie für die Pflanze von Bedeutung ist, so erscheint es mir richtiger, auch die Bezeichnungen für die verschiedenen Arten der Bestäubung dem Sinne nach auf die Pflanze zu beziehen. Der Gegensatz der Fremdbestäubung, worunter nur die Übertragung des Pollens einer Blüte auf die Narbe einer anderen Blüte eines anderen Pflanzenindividuums zu verstehen ist, ist die Individualbestäubung, die Übertragung des Pollens einer Blüte auf die Narbe derselben Blüte (Selbstbestäubung) oder einer andern Blüte desselben Pflanzenindividuums (Nachbarbestäubung).

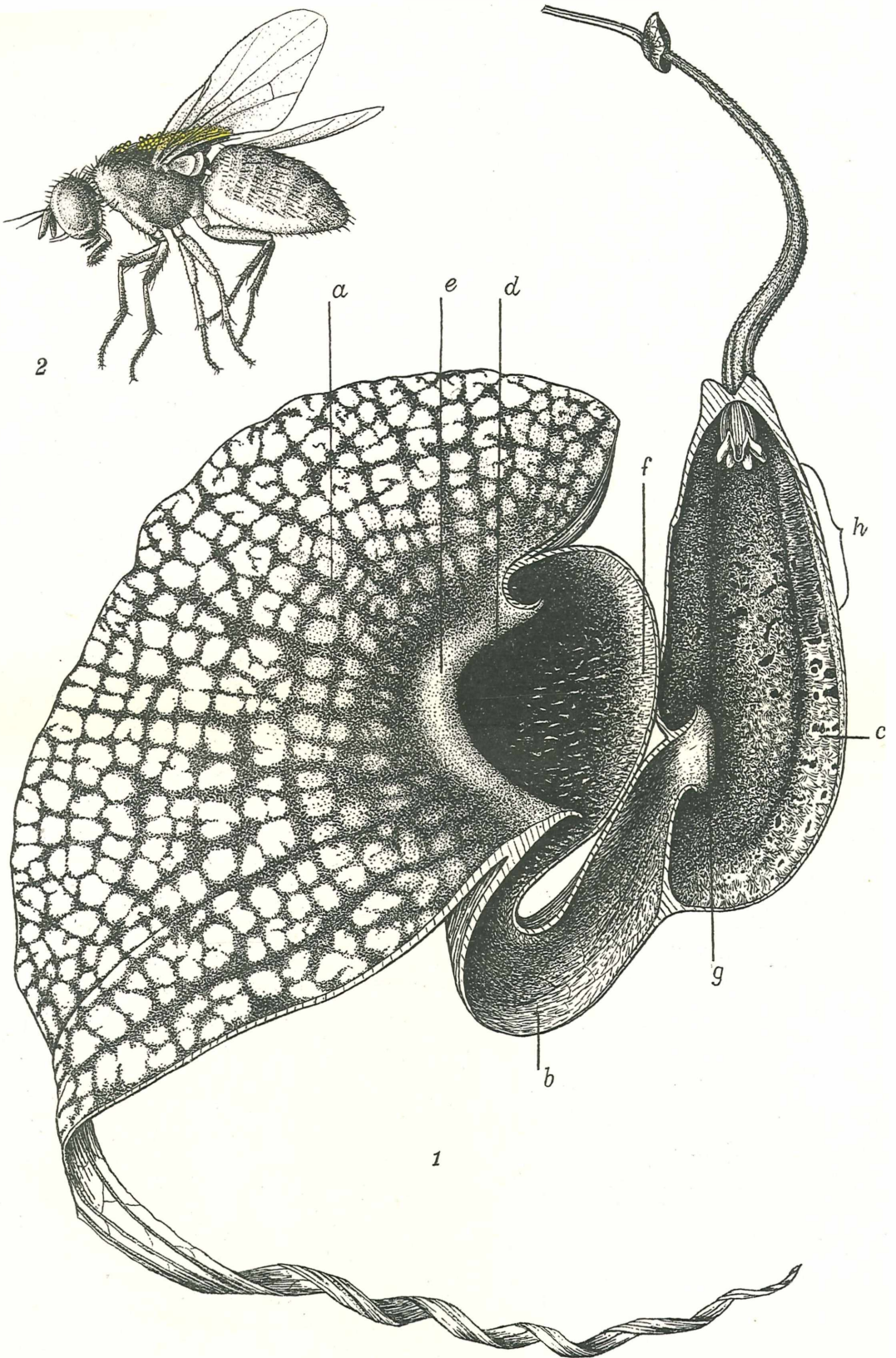
Von diesem Gesichtspunkte aus sehen wir, daß Dichogamie nicht unbedingt zur Fremdbestäubung führen muß. So wird z. B. bei *Aristolochia* sicherlich Individualbestäubung sehr häufig sein, da am selben Individuum oft gleichzeitig Blüten in beiden Stadien vorkommen und die Fliegen, wenn sie wieder den Aasgeruch verspüren, gleich wieder auf diesen zufliegen. Wirklich zuverlässig die Fremdbestäubung sichernde, äußerlich kennbare Einrichtungen sind selten. Dies wären Zweihäusigkeit, Dichogamie bei gleichzeitiger Einblütigkeit der Pflanze, Dichogamie bei mehrblütigen Pflanzen, wenn sich alle Blüten zur selben Zeit im selben Stadium befinden, und schließlich Heterostylie, wenn alle Blüten eines Individuums gleichartig sind. Ansonsten dürfte vor allem bei allen mehrblütigen Pflanzen, trotz Dichogamie Individualbestäubung am häufigsten sein, da die Insekten sowohl wie Vögel gewöhnlich alle oder wenigstens die meisten Blüten eines Individuums absuchen, ehe sie ein anderes befliegen. Wenn in diesen Fällen die Pflanze gegen eigenen Pollen nicht überhaupt unempfindlich ist oder fremder Pollen vor eigenem im Treiben des Pollenschlauches begünstigt wird, was jeweils nur durch Experimente klargestellt werden kann, so ist wohl die Individualbestäubung eine häufige Form der Bestäubung, in deren Dienst aber auch eine Reihe von Blüteneinrichtungen stehen,

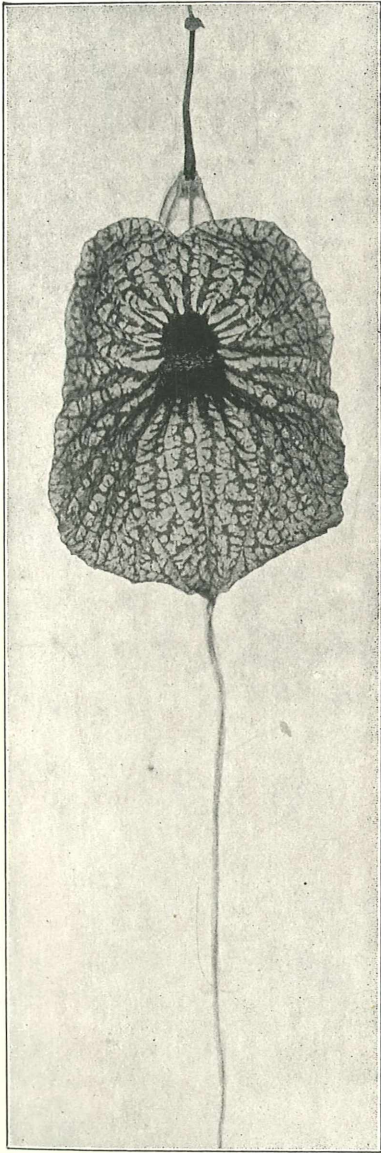
die mau bisher ausschließlich als Einrichtungen für die Fremdbestäubung betrachtete.

Buitenzorg, Weihnachten 1922.

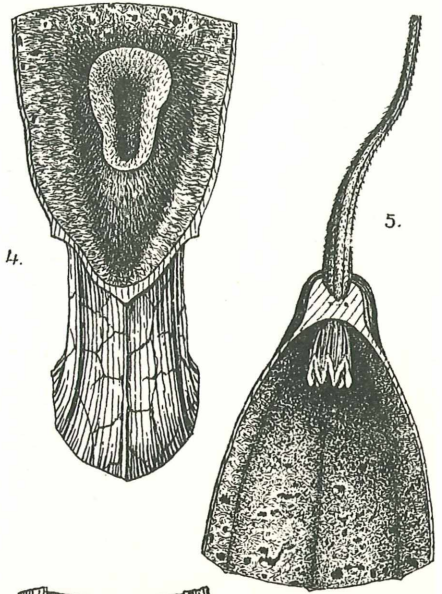
Erklärung der Abbildungen (Tafel V—VII).

- Abb. 1. Längsschnitt durch die Blüte von *Aristolochia grandiflora*, natürliche Größe. *a* Lippe; *b* Reuse; *c* Kessel; *d* Eingang; *e* Wulst; *f* Hintergrund; *g* Mund; *h* Nektarium. (Gezeichnet von Sandiwiri o.)
- Abb. 2. Eine Anthomyide mit Pollen zwischen den Rückenborsten, stark vergrößert. (Gezeichnet von Darmosoediro.)
- Abb. 3. Blüte von vorne, ungefähr $\frac{2}{5}$ der nat. Größe.
- Abb. 4. Mund während des weiblichen Stadiums, nat. Größe.
- Abb. 5. Gynostemium während des weiblichen Stadiums, nat. Größe.
- Abb. 6. Mund während des männlichen Stadiums, nat. Größe.
- Abb. 7. Gynostemium während des männlichen Stadiums, nat. Größe. (Abb. 4—7 gezeichnet von Sandiwiri o.)
- Abb. 8. Reuse während des weiblichen Stadiums.
- Abb. 9. Reuse während des männlichen Stadiums.
- Abb. 10. Querschnitt durch einen Narbenlappen; *g* Gefäßbündel; *s* Stärkezone. Vergr. Zeiß Ok. 2, Obj. A, dann auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.
- Abb. 11. Narbenrand mit Narbenpapillen. Vergr. Zeiß Ok. 2, Obj. E, dann auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.
- Abb. 12. Unterer Teil eines Reusenhaares von der Seite. Vergrößerung Winkel Komp.-Ok. 2, Obj. 5 a, dann auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.
- Abb. 13. Unterer Teil eines Reusenhaares, von vorne. Vergrößerung Winkel Komp.-Ok. 2, Obj. 5 a, dann auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.
- Abb. 14. Klimmhaar; Vergrößerung Winkel Komp.-Ok. 2, Obj. 7, dann auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.
- Abb. 15. Querschnitt durch das Nektarium; Reaktion mit Chlorzinkjod. Haare gelb (im Bilde hellgrau); Stärkezone dunkelviolet (im Bilde dunkelgrau). Die zusammenklebenden Kesselhaare wurden nur im Umriß skizziert. Lupenvergrößerung.
- Abb. 16. Emergenzen der Lippe. Vergrößerung Winkel Komp.-Ok. 2, Obj. 5 a, dann auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.
-



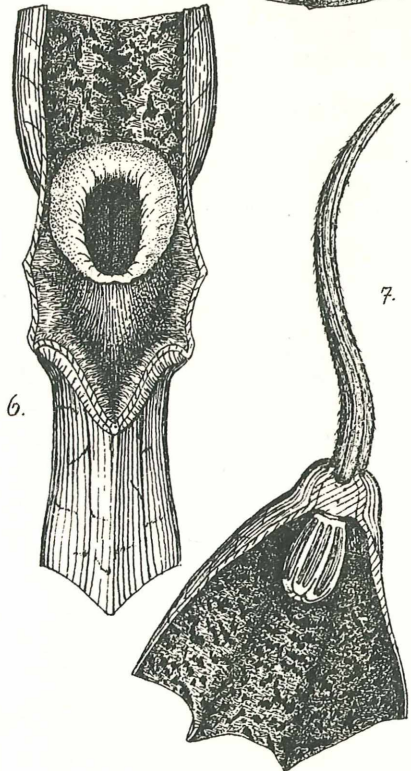


3



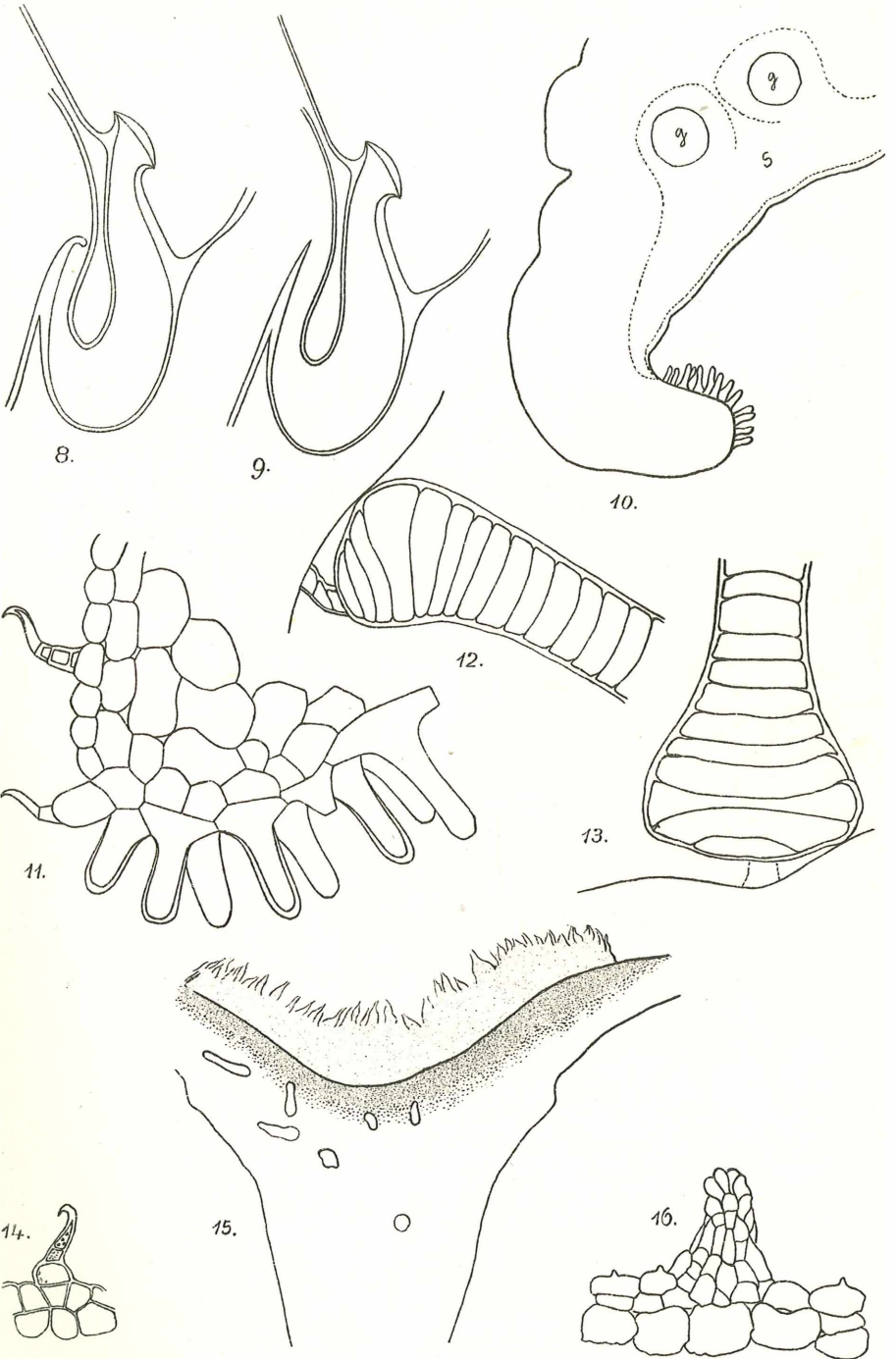
4.

5.



6.

7.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [072](#)

Autor(en)/Author(s): Cammerloher Hermann

Artikel/Article: [Zur Biologie der Blüte von Aristolochia grandiflora Swartz. 180-198](#)