

Erich D a u m a n n:

Zur Kenntnis der Blütennektarien von *Aristolochia*

Die Veranlassung zur vorliegenden Studie bilden umfangreiche in den letzten Jahren in der Tschechoslowakei (im Freilande) von mir durchgeführte, z. T. experimentelle Untersuchungen über die Bestäubungsökologie der Osterluzei (*Aristolochia Clematitis* L.).

Durch die grundlegenden Untersuchungen von K n o l l (1929) wissen wir heute, dass es sich bei dieser Art um eine Gleitfallenblume (Kesselfallenblume) handelt. Wenn sich kleine Fliegen, durch den Duft der Blütenhülle angelockt, an der Innenseite des aufrecht stehenden zungenförmigen Oberteils der Blütenhülle niederlassen, stürzen sie durch deren trichterförmige Öffnung in die ebenfalls aufrechte Röhre hinein und gleiten zwischen den leicht beweglichen Haaren der Röhreninnenseite bis in den Kessel hinab, wo sie 1 bis 3 Tage eingeschlossen bleiben. Die Gleitflächen der Blüte sind durch leicht ablösbare Wachskörnchen für die Haftlappen der Dipteren ungangbar. Für die Dauer der Gefangenschaft bietet die Blüte ihren unfreiwilligen Besuchern Nektar. Die Tiere können erst wieder entweichen, wenn sich die Blüten umlegen. Da diese ausgesprochen protogyn sind, ist so die Fremdbestäubung gesichert. Hier nur soviel über die in den Einzelheiten viel kompliziertere Bestäubungsökologie von *A. Clematitis*, die in einer weiteren Arbeit behandelt werden soll.

Bei den Voruntersuchungen zeigte es sich, dass von den verschiedenen Blüteneinrichtungen bei *A. Clematitis* die Nektariumverhältnisse nicht geklärt waren. Daher ist die vorliegende Arbeit dieser Blüteneinrichtung gewidmet, deren Kenntnis eine wichtige Voraussetzung für das Verständnis der gesamten Blütenökologie der Osterluzei bildet.

Gleichzeitig füge ich Untersuchungen der Blütennektarien einiger anderer Arten [*A. pallida* Willd., *A. fimbriata* Cham., *A. macrophylla* Lam. (*A. sipho* L'Hérit), *A. brasiliensis* Mart. et Zucc., *A. grandiflora* Sw.] hinzu, die für das Verständnis des phylogenetischen Werdeganges der *Aristolochia*-Blüte und somit auch für eine natürliche systematische Gliederung dieser artenreichen Gattung von Bedeutung sein können.

Alle Untersuchungen wurden ausnahmslos an lebenden Blüten durchgeführt, die teils aus dem Freilande, teils aus Glashäusern stammten. — Bei der Klärung der vorliegenden komplizierten Nektarienverhältnisse konnten nur verfeinerte mikroskopische Untersuchungsmethoden der unberührten Oberfläche der betreffenden Blütenteile zum Ziele führen, auf deren Bedeutung für die Erforschung der Blütenoberfläche schon K n o l l (1931) hingewiesen hat. Die Untersuchung von Schnitten in Flüssigkeit unter einem Deckglas im durchfallenden Licht kann z. B. keinen Aufschluss über die Sekretionsart bieten; hier wie in anderen Fällen ist eine mikroskopische Beobachtung in Luft und bei auffallendem Licht erforderlich.

Die Blüteneinrichtungen dieser Pflanze sind in ihren Grundzügen bereits von Sprengel (1793) und Hildebrand (1867) erkannt worden. Das hellgelbe Perianth zeigt eine Differenzierung in einen unteren, kugelig erweiterten Teil, den Kessel, und eine Röhre, die nach oben in eine ziemlich flache Lippe ausläuft. Die ausgeprägt protogyne Blüte steht zu Anthesebeginn aufrecht und neigt sich während des Blühvorganges nach abwärts. Der anatomische Bau der im Röhreninnern befindlichen sogenannten Reusenhaare wurde von Correns (1891) klargestellt. Die Angaben des genannten Autors bezüglich der Kesselhaare, d. s. die im Kesselnern befindlichen Trichombildungen, kann ich vollauf bestätigen. Die Haare sind durchwegs mehrzellig, mit auffallend dünnen Zellulosewänden und dünner Kutikula versehen. Die einzelnen Zellen sind plasmareich und haben fast stets 1—2 mittelgrosse Vakuolen. Trotz Übereinstimmung im anatomischen Bau sind die im Kessel von *A. Clematitis* vorhandenen Haare dennoch nicht in jeder Hinsicht gleichartig, eine Tatsache, welche bisher nicht beachtet wurde und die für das Verständnis der bei anderen Arten vorkommenden Nektarienformen von Bedeutung ist.

Verfolgt man die Entwicklungsgeschichte der Blüte, so findet man, dass an zwei Stellen der Kesselwandung die Haare früher entstehen. Der ganze Kessel wird durch sechs Längsnerven in sechs Felder geteilt. Im oberen Teil zweier solcher Felder, die der späteren Blütenöffnung gegenüber liegen und an den in der Mediane liegenden Längsnerv angrenzen, befinden sich diese beiden Stellen frühzeitiger und stärkerer Trichomentwicklung. Bereits in Knospen, deren Perianth eine Länge von 16—19 mm besitzt, in welchen die gesamten Kesselhaare noch keineswegs ihre definitive Länge erreicht haben, sondern bis zu Anthesebeginn, ja während des weiblichen Blütenstadiums noch ein Längenwachstum zeigen, sind die Trichome, aber nur an den zwei erwähnten Stellen der Kesselwand, durch ausgeschiedene Flüssigkeit verklebt. In älteren, vor Anthesebeginn befindlichen Knospen ist eine schwächere Verklebung der Kesselhaare an den entsprechenden Stellen der anderen vier Felder der Kesselwand zu bemerken. Die Angabe von Correns (1891), dass diese Erscheinung erst im zweiten (männlichen) Blütenstadium eintritt, konnte ich demnach berichtigen, wenngleich, wie wir noch später sehen werden, zu Beginn des zweiten (männlichen) Blütenstadiums eine mehr oder weniger deutliche Flüssigkeitsabscheidung und ein damit verbundenes Zusammenhaften an fast allen Kesselhaaren einsetzt.

Während des ersten (weiblichen) Blütenstadiums ist die Situation etwa folgende: Die Reusenhaare, die das Innere des röhrenartigen Perianthteiles auskleiden, sind noch voll turgeszent. Eine Flüssigkeitsabscheidung konnte ich an ihnen niemals beobachten. Der Zuckergehalt dieser Haare ist gering und es dürfte der hohe Turgordruck, den Correns (1891) für die Gelenkzelle mit 22 und für die übrigen Zellen mit 12—15 Atmosphären feststellte, kaum auf ihn zurückzuführen sein. Wo sich der Röhrenteil in den Kessel erweitert, findet man an der Innenseite fast keine Trichome. Es sind also bei unserer Art keine Übergangsbildungen zwischen Reusen- und Kessel-

haaren vorhanden, wie sie bei *Aristolochia pallida* an diesem Perianthteil vorkommen (Correns, 1891).

Die Kesselhaare teile ich nach anatomischen und physiologischen Gesichtspunkten in drei keineswegs scharf von einander getrennte Gruppen ein:

1. die bereits vor Anthesebeginn zusammenklebenden Haare an den schon oben erwähnten zwei Stellen der Kesselinnenseite (Kesselhaare 1). Diese Trichome unterscheiden sich anatomisch in nichts von der folgenden Gruppe;

2. die bald dichter, bald lockerer stehenden Haare, welche oft ungleich lang sind und wirt durcheinandergeflochten sowie niederliegend an der gesamten Innenwand des Kessels vorkommen (Kesselhaare 2). Sie zeigen während des ersten Blütenstadiums meist keine Flüssigkeitsabscheidung;

3. am Grunde des Kessels, um das Gynostemium findet man vorherrschend kurze, weniger dicht stehende, aufrechte Trichome, die etwas breitere Zellen als die Haarbildungen 1 und 2 besitzen und eine schwach rosenkranzartige Gliederung zeigen (Kesselhaare 3). Zwischen diesen Haaren ist die papillöse Epidermis sichtbar. Es finden sich hier auch vereinzelt Spaltöffnungen, welche zum Grossteil nicht mehr vollständig funktionieren, da bei Zusatz von Plasmolytika zwar eine Verengung aber kein vollständiger Verschluss des Porus zu erzielen ist.

Ich habe nun in eingehender Weise den Zucker- und Stärkegehalt dieser verschiedenen Kesselhaare sowie der Kesselwandung und auch der Reusenhaare geprüft. Die Flüssigkeitsabscheidung im Innern des Kessels wurde auf Zucker und Schleime untersucht. Für Stärkenachweis verwendete ich die übliche Jodjodkaliumlösung (Molisch, 1923). Zur Bestimmung des Zuckergehaltes benützte ich kontrollhalber immer gleichzeitig drei Reagenzien, die mir anlässlich der Untersuchung zahlreicher Blütennektarien die besten Dienste leisteten. Es sind dies die Senft'sche Lösung (Senft, 1904) heiss und kalt, die Fehling'sche Lösung in der von Meyer (1885) angegebenen Modifikation, welche letztere ich insofern abänderte, als ich nicht, wie angegeben, eine siedende Lösung von 10 g Seignettesalz und 10 g Ätznatron in 10 g Wasser sondern 5 g Seignettesalz und 5 g Ätznatron auf 10 g Wasser verwendete und dadurch eine bedeutend bessere Lokalisation des Cu_2O in den Schnitten erhielt (Daumann, 1930a). Drittens verwendete ich die Flückiger'sche Methode des Zuckernachweises (Tunmann, 1913), die leider recht wenig bekannt ist und doch bedeutend bessere Dienste als die gewöhnliche Trommer'sche Probe leistet.

Vor Anthesebeginn enthält die gesamte Kesselwand mittelviel Stärke und Zucker, ohne dass an irgendeiner Stelle eine deutliche Lokalisation dieser Substanzen festgestellt werden konnte. Während der Anthese verschiebt sich im geringen das Verhältnis von Zucker und Stärke derartig, dass der erste zu- und letztere abnimmt. Zu Anthesebeginn enthalten die Reusenhaare geringe Mengen von Zucker und Stärke. Wenig Zucker fand ich auch in den Kesselhaaren 3. Dagegen ist mehr Zucker in den Kesselhaaren 1 und 2 vorhanden. Verfertigt man aus Blüten, welche sich im weiblichen Stadium befinden, mit einem trockenen Messer dicke Schnitte durch jenen Teil der Kesselwand, der die verklebten Trichome trägt, und betrachtet diesen Schnitt in Luft bei schwacher Vergrößerung, so sieht man deutlich die Flüssigkeitsmenisken

zwischen diesen Haaren. Macht man an solchen Schnitten die verschiedenen Zuckerreaktionen, so erhält man regelmässig auch ausserhalb der Haare Cu_2O , bezw. Osazonkristalle. Doch war ich nie sicher, ob nicht während der Reaktion ein Herausdiffundieren der Zuckersubstanzen aus den Trichomen stattgefunden hatte. Daher trachtete ich auf einem anderen Wege zum Ziel, nämlich zum einwandfreien Nachweis von Zucker in der Flüssigkeit, welche das Zusammenkleben der Haare bewirkt, zu kommen. Ich halbierte Blüten im weiblichen Zustande und trug mit einer Kapillarpipette einen winzigen Tropfen reinen Wassers, das ich durch Kondensation von Dampf an einem Glasstab erhalten hatte, auf die beiden Verklebungsstellen auf. Das Wasser zog sich mehr oder weniger zwischen die Haare hinein. Nach 5—10 Minuten wurde es mit derselben Kapillarpipette abgesaugt, auf ein sorgfältig gereinigtes Deckglas übertragen und hier nach der von K n o l l (1921) angegebenen Methode einer Vorprüfung auf Zucker unterzogen; da diese durchwegs positiv ausfiel, wurde bei der nächsten Versuchsreihe in derselben Weise verfahren, die Flüssigkeit aber von den verklebten Haaren mit einer Haarkapillare abgesaugt, nach der von F u j i i (1905) angegebenen Methode sofort die entsprechende Reagenzflüssigkeit nachgesaugt und an beiden Enden zugeschmolzen. Auf diese Weise konnte ich r e g e l m ä s s i g einen geringen Zuckergehalt nachweisen; es ist zu bedenken, dass durch das Abwaschen die ausgeschiedene Flüssigkeit stark verdünnt wurde und daher im ursprünglichen Sekret zwar nicht reichlich Zuckerarten aber doch sicherlich in solchen Quantitäten vorhanden sind, um ökologisch von Bedeutung zu sein. Zur Kontrolle wurden in derselben Weise Wassertröpfchen auf verschiedene Stellen der Kesselinnenseite, wo die Haare nicht verklebt waren, aufgetragen und dann auf Zucker geprüft. Es ergab sich dabei niemals eine Spur von Zucker. Zur Prüfung auf S c h l e i m e wurde die mit einer Kapillarpipette aufgetragene und dann wieder abgesaugte Flüssigkeit auf einem reinen Deckglas eindicken gelassen. Bei Zutritt von Wasser konnte eine deutliche Quellung und bei nachträglichem Zusatz von absolutem Alkohol eine Ausfällung beobachtet werden. Anilinblau, Rutheniumrot und Kongorot wurden intensiv gespeichert. Alle diese Versuche wurden der Sicherheit wegen auch mit destilliertem Wasser und mit auf die Reusenhaare aufgetragenem und wieder abgesaugtem Wasser durchgeführt. Es sind demnach sehr geringe aber doch nachweisbare Quantitäten von Schleimen in der im Kesselinnern ausgeschiedenen zuckerhaltigen Flüssigkeit vorhanden. Ä t h e r i s c h e s oder f e t t e s Ö l konnte im Sekret nach der von P o h l (1927) angegebenen Methode nicht nachgewiesen werden.

Num war noch festzustellen, wo der Nektar, der das Zusammenkleben der Kesselhaare bewirkt, ausgeschieden wird. Ich vermutete, dass die Nektarsekretion durch die Haare selbst erfolgt, da aber C a m e r l o h e r (1923) für *A. grandiflora* angibt, dass im Bereiche des Nektariums (welches, wie wir später sehen werden, den beiden Stellen der frühzeitigen Trichomverklebung unserer Art entsprechen dürfte) der Nektar durch die Epidermis abgeschieden und von den Haaren „wie von Löschpapier“ aufgefangen und verteilt wird, so trachtete ich, den Nachweis der Sekretionsstellen direkt zu erbringen. Ich machte wiederum mit trockenem Messer dicke Schnitte durch die Kesselzone, in welcher die Trichome schon im weiblichen Blütenstadium verkleben, und zwar verwendete ich Blüten, die sich eben erst geöffnet hatten. Diese Schnitte wurden in eine feuchte Kammer übertragen,

mit zugespitzten Filterpapierstreifen wurde die zwischen den Haaren haftende Flüssigkeit abgesaugt. Unter dem Mikroskop (Beobachtung in Luft) konnte ich bereits nach 30 Minuten den Austritt von Flüssigkeit aus den terminalen 4—6 Zellen der Trichome feststellen. Das Sekret gelangte keineswegs etwa durch Absterben der Zellen nach aussen, da auch nach den Versuchen alle Trichomzellen plasmolysierbar waren. Zur Sicherung der Ergebnisse wurden bei jedem derartigen Versuche in die feuchte Kammer auch Kesselwandstücke mit Haaren gegeben, die im ersten Blütenstadium noch keine Abscheidung zeigen; auch Perianthteile mit Reusenhaaren wurden dazu verwendet. An all diesen Haargebilden erfolgte auch in der feuchten Kammer niemals eine Flüssigkeitsbildung. Es konnte so in einwandfreier Weise nachgewiesen werden, dass bei *A. Clematidis* schon vor Anthesebeginn vorzüglich an zwei Stellen der Kesselinnenseite eine Abscheidung von Nektar durch die Endteile mehrzelliger Trichome (Kesselhaare 1) erfolgt und dass dadurch ein Aneinanderhaften der sezernierenden Haarenden bewirkt wird.

Während des zweiten (männlichen) Blütenstadiums beginnen die Kesselhaare 1 von der Spitze angefangen abzusterben. Sie sind immer noch durch Flüssigkeit verklebt, jedoch erweisen sich die Zellen oft nicht mehr als plasmolysierbar und zeigen leichte Schrumpfung. Es ist nicht ausgeschlossen, dass beim Absterben noch ein neuerlicher Austritt von Nektar aus den Trichomzellen erfolgt. Derlei Erscheinungen konnte ich in diesem Blütenalter nie an den Kesselhaaren 2 feststellen. Alle Zellen dieser Trichome sind turgeszent und plasmolysierbar. Erst jetzt im männlichen Blütenstadium sieht man hier und da manchmal mehrere, manchmal nur 2—3 dieser Haare durch Flüssigkeit verklebt. Stellenweise ist bei ihnen die Flüssigkeitsabscheidung bedeutend stärker als bei den Kesselhaaren 1, so dass 2—3 Haare in ihrem Gipfelteil durch einen deutlichen, mit einer Haarkapillare direkt absaugbaren Tropfen zusammengehalten werden. Ich habe in der oben angegebenen Weise feststellen können, dass an den Kesselhaaren 2 die Sekretion an denselben Stellen wie bei den Kesselhaaren 1 erfolgt. Auch in der Zusammensetzung des Sekretes herrscht Übereinstimmung. Es besteht also eine nicht scharf getrennte zeitliche Aufeinanderfolge in der Sekretion zwischen den Kesselhaaren 1 und 2. Erstere sezernieren vornehmlich vor Anthesebeginn und im ersten, letztere im zweiten Blütenstadium. Die Sekretion der Kesselhaare 1 ist regelmässig, und zwar derartig, dass fast jedes Haar abscheidet, was für die Kesselhaare 2 nicht zutrifft, wo oft 1—2 Haare reichlich und zahlreiche andere daneben stehende überhaupt nicht sezernieren. Ähnliche Verhältnisse findet man bei *A. grandiflora* (Cammerloher, 1923), wo im ersten Blütenstadium nur auf dem Nektarium, im zweiten Stadium auch an den gesamten Kesselhaaren geringe Flüssigkeitsmengen zu finden sind.

An den aufrecht stehenden Trichomen im Grunde des Kessels um das Gynostemium (Kesselhaare 3) fand ich nie eine Flüssigkeitsabscheidung. Man findet allerdings manchmal in Knospen und auch während der Anthese auf den Kesselhaaren 3 sowie überhaupt auf den verschiedensten Stellen des Blüteninnern Flüssigkeitströpfchen. Werden diese mittels Kapillaren abgenommen und auf Inhaltsstoffe untersucht, so sind in ihnen nie Zucker oder Schleime nachweisbar. Nach dem Aufschneiden des Blütenkessels verschwinden die genannten Tröpfchen bald durch Verdunstung, ohne merkliche Rück-

stände zurückzulassen, während die Nektarflüssigkeit infolge ihres Zucker- und Schleimgehaltes auch nach dem künstlichen Öffnen der Blüten in der trockenen Laboratoriumsluft lange Zeit erhalten bleibt. Bezüglich dieser Wassertröpfchen ist eine Sekretion annähernd reinen Wassers von den verschiedensten Blütenteilen unwahrscheinlich; gegen eine Sekretion spricht auch die regellose Verteilung im Blüteninnern. Es dürfte sich hier ähnlich wie bei anderen Blüten (D a u m a n n, 1930b, 1932, 1935) um Kondensation von Atemwasser handeln.

Zwischen den weniger dicht stehenden Kesselhaaren 3 ist die papillöse Epidermis sichtbar, hier fand ich, besonders im männlichen Blütenstadium, kleine Flüssigkeitstropfen. In Blüten, die ich noch vor Anthesebeginn durch Gasesäckchen gegen Insektenbesuch geschützt hatte, konnte ich in der schon angegebenen Weise feststellen, dass diese Flüssigkeit, welche ebenfalls zuckerhältig ist, nicht etwa von den Trichomen des Kesselgrundes, sondern von der papillösen Epidermis selbst ausgeschieden wird. Manchmal tritt hier der Nektar direkt durch den Porus einer Spaltöffnung aus, sehr oft erfolgt aber auch eine Diffusion durch die papillösen Epidermisaussenwände. Die Vermutung von Correns (1891), dass die wenigen Spaltöffnungen, die sich auf der Kessellinnenseite, besonders um das Gynostemium vorfinden, mit der Nektarsekretion in Beziehung stehen, trifft also nur zum Teil zu. (Eine ähnliche kombinierte Nektarsekretion fand ich auch bei zahlreichen Diskusnektarien, für die bisher nur Sekretion durch Spaltöffnungen-Saftspalten angegeben wird.)

Hier sei auch auf zwei Literaturangaben Bezug genommen: U l e (1898) will beobachtet haben, dass bei *A. Clematidis* „an der Oberseite des Einganges sich eine fettige, eingedrückte Stelle findet“, die er als Futterstelle ansieht. Der genannte Autor erwähnt auch, dass der Kessel durch sechs Rippen in sechs Felder geteilt wird und dass auf dem einen sich „die fettige Einbuchtung“ befindet. Wie beschrieben, sind die beiden Stellen frühzeitiger Trichomverklebung, die ja einigermaßen ein fettiges Aussehen haben, auf zwei Längsfelder der Kessellinnenwand verteilt; von einer Einbuchtung ist aber keine Spur vorhanden. — Die Vermutung von P o r s c h (1906), dass bei *Aristolochia* die Kesselhaare als Futterhaare fungieren, trifft nach meinen Freilandbeobachtungen (die in einer weiteren Arbeit behandelt werden sollen) für *A. Clematidis* nicht zu. Selbst bei *A. macrophylla*, wo in älteren Blüten eine Trennung der einzelnen Trichomzellen erfolgt (Correns, 1891), ist dies fraglich, zumal nach D e e g e n e r (zit. bei C a m m e r l o h e r, 1923) saugende Fliegen mit ihrem Speichelsekret Zellulose nicht auflösen können. Bei *A. Clematidis* ist selbst bei alten, schon im Verwelken begriffenen Kesselhaaren eine Trennung der einzelnen Zellen nicht möglich.

An der Aussenseite des Perianths von *A. Clematidis* befinden sich ebenfalls Trichombildungen, welche schon von Correns (1891) beschrieben und abgebildet wurden. Es sind dies kurze, gedrungene, meist nur 5—7zellige Haare, die oft sichelförmig gekrümmt sind, so dass ihre Spitze beinahe wieder die Perianthwand berührt. Nach Correns (1891) ist die Funktion dieser Haare unbestimmt. Er sowie die folgenden Autoren haben übersehen, dass durch diese Haare eine im Verhältnis zur Sekretion des Blüteninnern reichliche Flüssigkeitsabscheidung erfolgt. Unabhängig von K n o l l, der nach einer mündlichen Mitteilung ebenfalls die Flüssigkeitsproduktion an der Aussenseite der Blütenhülle beobachtete, konnte ich feststellen, dass

besonders im Bereiche der Röhre und des oberen Kesselteiles, wo die von Correns beschriebenen Haare auch am besten entwickelt sind, in den frühen Morgenstunden eine reichliche Flüssigkeitsabscheidung stattfindet. Diese Sekretion ist schon an jüngeren Knospen feststellbar, erreicht ihren Höhepunkt etwa einen Tag vor Anthesebeginn, um während des weiblichen Blütenstadiums rasch abzuklingen. Im zweiten (männlichen) Blütenzustande ist die Sekretion an der Perianthaussenseite völlig erloschen und die Trichome sind zum Grossteil gebräunt und verschrumpft. Tagüber bildet dieses Sekret eine zähe, fadenziehende und mit Wasser mischbare Flüssigkeit; in den frühen Morgenstunden ist es dünnflüssiger, auch reichlicher vorhanden und kann dann mit Haarkapillaren abgenommen und in der schon angegebenen Weise auf Inhaltsstoffe untersucht werden. Alle derartigen Analysen ergaben einen geringen, und zwar nach der Menge der Osazonkristalle bezw. der Cu_2O -Körner zu schliessen geringeren Zuckergehalt als im Sekret des Kessellinnern. Dagegen ist der Schleimgehalt vorherrschend und bedeutend stärker als im Nektar des Blüteninnern; fette oder ätherische Öle sind nicht vorhanden. Über die ökologische Bedeutung dieser Nektarabscheidung an der Aussenseite des Perianths von *A. Clematitis* soll in einer weiteren Arbeit berichtet werden.

Aristolochia pallida Willd.

Hinsichtlich Bau und Funktion des Blütennektariums stimmt die vorliegende Art mit *A. Clematitis* im grossen und ganzen überein. Die beiden Stellen der Kesselinnenwand, an welchen bei *A. Clematitis* die Trichome frühzeitiger entstehen und durch ausgeschiedenen Nektar verklebt erscheinen, sind bei *A. pallida* noch viel stärker ausgeprägt und von der Umgebung unterscheidbar. Die für *A. Clematitis* beschriebene, phylogenetisch auswertbare Erscheinung, dass in älteren, vor Anthesebeginn befindlichen Knospen eine schwächere Verklebung der Kesselhaare an den entsprechenden Stellen der anderen vier Felder der Kesselwand auftritt, fehlt bei unserer Art vollständig. Es kann demnach das Nektarium von *A. pallida* als etwas weniger ursprünglich als das von *A. Clematitis* angesehen werden. — Eine Flüssigkeitsabscheidung an der Aussenseite der Blütenhülle von *A. pallida* konnte ich nicht feststellen.

Aristolochia fimbriata Cham.

Die beiden Stellen des Kessellinnern, auf welchen bei *A. Clematitis* ein frühzeitiges Verkleben der Kesselhaare erfolgt, erscheinen bei dieser südamerikanischen Art, deren Blüten einen deutlichen Kakaoduft besitzen, zu einem einheitlichen, in der Mediane verschmolzenen Nektariumfleck vereinigt, welcher allerdings nicht scharf von der Umgebung abgesetzt ist. Die im Blütenkessel schütter vorkommenden Haare stehen auf dem Drüsenfleck dichter. Die Art und Weise der Flüssigkeitsabscheidung auf dem Nektariumfleck ist hier die gleiche wie bei *A. Clematitis*. Auch in der Nektarzusammensetzung stimmen beide Arten annähernd überein. Ausserhalb der Drüsenstelle wird im Kessellinnern von *A. fimbriata* auch noch von den schütter stehenden Haaren in sehr geringem Masse, etwas deutlicher ausgeprägt in der unmittelbaren Umgebung des „Fensters“, Nektar abgeschieden.

Einigermassen ähnlich wie bei *A. macropaylla* konnte auch bei *A. fimbriata*, wie schon Knoll seinerzeit festgestellt hatte, eine Nektarabscheidung ausserhalb des Kessels, und zwar auf den Perianthteilen in der Umgebung des Kesseleinganges festgestellt werden; es erscheinen hier regelmässig

Flüssigkeitströpfchen. Diese wurden mittels Haarkapillaren abgenommen und in der angegebenen Weise auf Inhaltsstoffe untersucht, wobei sich ein schwacher aber regelmässig nachweisbarer Zucker- und ein bedeutender Schleimgehalt ergab. Die Abscheidung dieser Nektartröpfchen erfolgt, soweit ich beobachten konnte, lediglich durch Spaltöffnungen, welche die Bauart von „Saftspalten“ aufweisen.

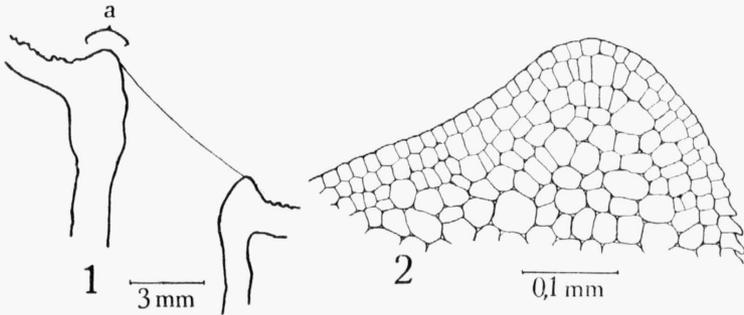
Aristolochia macrophylla L a m. (*A. siphon* L'Hérit.)

Der Blütenkessel dieser Art lässt auf seiner Innenseite drei nicht scharf voneinander getrennte Zonen erkennen. Zu oberst finden sich auf rot-violetttem Untergrunde zahlreiche Trichombildungen in annähernd gleichmässiger Verteilung. Sie gleichen in jeder Hinsicht den Kesselhaaren 1 und 2 von *A. Clematitis*. In dieser Zone sind nur wenig Spaltöffnungen vorhanden. In grosser Zahl sind letztere dagegen in der nächst tieferen Region zu finden. Auch diese ist durch Anthokyan dunkel rot-violett gefärbt. Haare treten hier fast ganz zurück. Zu unterst folgt als dritte Zone die als „Fenster“ bezeichnete, stark lichtdurchlässige und deshalb bei der Betrachtung von innen sehr auffallende, hell erscheinende Basis des Kessels, welche lichtgrüne Farbe besitzt und ebenfalls zahlreiche Spaltöffnungen trägt, die nach dem Typ der Saftspalten gebaut sind; der Porus ist weit offen, ein vollständiger Verschluss ist durch Plasmolytika nicht zu erreichen.

Zu Anthesebeginn erscheinen an den Trichomen der oberen Region des Kesselinnern Flüssigkeitstropfen, die oft ein Zusammenkleben mehrerer benachbarter Haare bewirken. Mit den schon beschriebenen Methoden konnte ich nachweisen, dass die Flüssigkeit von den obersten Zellen der Trichome selbst, also in derselben Weise wie bei *A. Clematitis* sezerniert wird. Die Abscheidung in dieser Zone erfolgt während des ganzen ersten (weiblichen) Blütenstadiums, die Flüssigkeit enthält viel Schleime und nur Spuren von Zucker. Zu Beginn des zweiten (männlichen) Zustandes der Blüte beginnen die Kesselhaare dieser Region von der Spitze gegen die Basis abzusterben. In der mittleren Region des Kesselinnern habe ich nie eine Flüssigkeitsabscheidung beobachten können. Dagegen ist eine solche, wie schon Correns (1891) erwähnt, auf dem „Fenster“ vorhanden. Während des weiblichen Blütenstadiums findet man hier nur kleine und ganz vereinzelt Flüssigkeitströpfchen. Der Höhepunkt der Sekretion liegt in dieser Zone ganz deutlich im männlichen Zustand der Blüte, also zu einer Zeit, wo die Kesselhaare bereits ihre Nektarabscheidung eingestellt haben und im Absterben begriffen sind. Diese zeitliche Aufeinanderfolge der Nektarsekretion in den beiden Zonen des Kessels sowie der Umstand, dass der Nektar des „Fensters“, verglichen mit dem der Kesselhaare, bedeutend zuckerreicher ist, dürfte von ökologischer Bedeutung sein, weil wohl auch dadurch die besuchenden Insekten veranlasst werden, sich im männlichen Zustand der Blüte vorzugsweise im Blütengrunde aufzuhalten, wo sie sich dann eher mit Pollen beladen können. — Die Sekretion auf dem „Fenster“ erfolgt durch die hier reichlich vorhandenen Saftspalten, vereinzelt auch als Diffusion durch die dünnen Epidermisaussenwände.

Bemerkenswert ist, dass noch an einer dritten Stelle der Blüte Flüssigkeit abgeschieden wird, und zwar auf dem vorderen Teil des Wulstes, der den Eingang in das Innere der Blütenröhre umgibt (Abb. 1). Zu Anthesebeginn wird hier Flüssigkeit sezerniert, die in ihrer Zusammensetzung mit dem Nektar der Kesselhaare übereinstimmt. Ein von dem umliegenden Parenchym unter-

scheidbares Nektariumgewebe ist an den Stellen der Abscheidung nicht erkennbar (Abb. 2). Diese Nektarsekretion dürfte im Leben der Blüte eine bedeutsame Rolle spielen, da durch sie Insekten zu längerem Verweilen am Rande des Kesseleinganges veranlasst werden und somit eine grössere Wahrscheinlichkeit dafür besteht, dass sie in den Kessel stürzen.



Aristolochia macrophylla L a m. Abb. 1. Medianer Längsschnitt durch den oberen Perianthteil (Kesseleingang) in natürlicher Lage. Auf dem vorderen Teil des Wulstes, der den Eingang in das Kesselinnere umgibt (Zona a), wird Nektar abgeschieden. Abb. 2. Längsschnitt durch die Zone a.

Aristolochia brasiliensis M a r t. et Z u e c.

Da mir von dieser Art nur einige wenige Blüten zur Verfügung standen, konnte ich nicht die Nektarienfrage in jeder Hinsicht einer Klärung näher bringen. Trotzdem glaube ich, durch meine Untersuchungen auch dieser Art manches, was bisher nicht bekannt war und für das Verständnis des Werdeganges der Blütennektarien bei der vorliegenden Gattung von Bedeutung ist, festgestellt zu haben.

Bei dieser Art befinden sich an den zwei Stellen des Kesselinnern, an welchen bei *A. Clematitis* das frühzeitige Verkleben der Trichome (K e s s e l h a a r e 1) erfolgt, zwei deutlich von der Umgebung abgegrenzte Flecken, die zu beiden Seiten des medianen Längsnerven liegen. Diese beiden Flecken sind von dicht nebeneinander stehenden, gleichlangen und mehrzelligen Trichomen bedeckt. Das übrige Kesselinnere bietet dieselben Verhältnisse wie bei *A. Clematitis*: meist locker stehende, ungleich lange und nieder liegende Haare finden sich hier und entsprechen in ihrer Ausbildung ganz den K e s s e l h a a r e n 2 dieser Art. U l e (1898) gibt für *A. brasiliensis* an, dass die Trichome auf den beiden Flecken verklebt seien, was ich bestätigen kann. Die Analysen dieser das Zusammenhaften der Haare bewirkenden Flüssigkeit, in der schon beschriebenen Art und Weise durchgeführt, ergaben das Vorhandensein von Zucker und Schleimen. An den sonst im Kesselinnern befindlichen Haaren konnte ich nur selten ein Zusammenhaften einiger weniger Haare bemerken. Dagegen fand ich, dass im Kesselgrunde, um das „Fenster“ zwischen den hier weniger dicht stehenden Trichomen eine deutliche Sekretion von zuckerhaltiger Flüssigkeit sowohl aus Saftspalten als auch durch die Epidermisaussenwände erfolgt. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse wie bei *A. Clematitis*, nur dass bei *A. brasiliensis* die Abscheidung stärker und auf einen schmalen Streifen der Kesselwand beschränkt ist, der an den purpurnen, das „Fenster“ umrahmenden Rand unmittelbar angrenzt. — Was die Zucker- und Stärke-

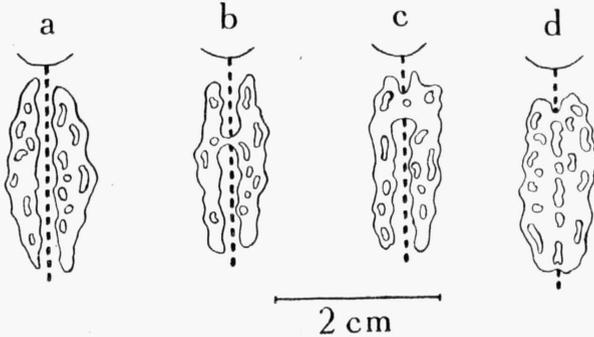
verteilung in der Blüte unserer Art anbelangt, konnte ich folgendes feststellen: in der Kesselwandung von Blütenknospen ist eine deutliche Lokalisation von Stärkemengen unter den beiden dicht mit Haaren besetzten Nektariumflecken erkennbar, eine etwas schwächere Stärkeanhäufung im Perianthgewebe befindet sich aber auch in der Zone um das „Fenster“, in welcher während der Anthese Nektar abgeschieden wird. An beiden Stellen der Stärkeanhäufung nimmt während der Anthese die Stärke ab, der Zuckergehalt des Gewebes dagegen zu. Auch sonst ist im Gewebe der Blütenhülle Stärke und Zucker nachweisbar, aber nicht in den Mengen, in welchen sie an den genannten Stellen auftreten. Die dicht stehenden Trichome auf den beiden Flecken sind merkwürdigerweise stärkearm; Zucker konnte ich in ihnen überhaupt nicht nachweisen. Es ist dies eine bemerkenswerte Tatsache, die sich von den Verhältnissen bei *A. Clematitidis* wesentlich unterscheidet. Dort finden wir, dass die frühzeitig zusammenklebenden Haare eher etwas zuckerreicher als die Kesselwandung sind. Nach der schon angegebenen Methode liess sich nachweisen, dass bei *A. brasiliensis* die Sekretion der Flüssigkeit, welche das Zusammenkleben der Haare auf den beiden Nektariumflecken bewirkt, nicht wie bei *A. Clematitidis* durch die Haare selbst, sondern durch die zwischen den Haaren befindlichen Epidermiszellen erfolgt und dass die Trichome die Zuckerflüssigkeit lediglich kapillar festhalten. Eine ähnliche Sekretionsart wird von Cammerloher (1923) für *A. grandiflora* Swartz angegeben.

Aristolochia grandiflora Sw.

Den eingehenden Untersuchungen der Blüte dieser in Zentralamerika und auf den Antillen einheimischen Art durch Cammerloher (1923)* möchte ich nur hinsichtlich des Nektariums einige Ergänzungen hinzufügen. Die Lage des Nektariums entspricht ganz der bei *A. Clematitidis* beschriebenen. Die Innenseite des Kessels ist von purpur-violetten Flecken marmoriert. Diese Flecken zeigen eine stark papillöse Epidermis, sind aber frei von Trichombildungen. Die Kesselhaare stehen zwischen den genannten Flecken und sind vornehmlich in zweiten (männlichen) Blütenstadium fast durchwegs durch ausgeschiedene Flüssigkeit im Gipfelteil zusammengehalten. In der Nähe des Nektariums werden die purpurnen Flecken kleiner und spärlicher und fehlen schliesslich ganz, so dass symmetrisch zur Mediane zwei längliche, dicht mit Haaren besetzte Stellen der Kesselwand zustande kommen. Auch auf diesen beiden Stellen finden sich trichomfreie Flecken, die aber nicht wie im übrigen Kesselinnern purpurn, sondern gelblich-weiss gefärbt sind. Nach der Abbildung Cammerloher's (1923, Taf. VII, Fig. 15) ist das Nektarium ein einheitlicher, in der Mediane verschmolzener Fleck der Kesselwand. Bei der Untersuchung einer grösseren Anzahl von Blüten dieser Art fand ich, dass in den meisten Fällen zwei in der Mediane durch einen breiten, fast trichomlosen Wandteil getrennte Nektariumflecken vorhanden sind (Abb. 3 a, b, c). Nur in ganz vereinzelt Fällen sind diese beiden Flecken zu einem in der Mediane verschmolzen (Abb. 3 d). Diese anscheinend nebensächliche Tatsache, die dafür spricht, dass ursprünglich zwei vollständig getrennte Nektariumflecken vorhanden waren, ist für das Ver-

* In einer späteren Arbeit hat Cammerloher (1933) die Bestäubungseinrichtungen der Blüte von *Aristolochia Lindneri* Berger behandelt. Nach Cammerloher stimmt der Bau des Nektariums dieser Art im wesentlichen mit dem von *A. grandiflora* überein.

ständnis der bei anderen Arten vorkommenden Nektariumformen von Wichtigkeit. Die Flüssigkeit, die das Verkleben der dicht stehenden Nektariumtrichome bewirkt, wurde nach den angegebenen Methoden auf Inhaltsstoffe geprüft; es konnte festgestellt werden, dass sie in der Zusammensetzung mit dem entsprechenden Sekret von *A. Clematidis* annähernd übereinstimmt. In der Flüssigkeit, welche das Zusammenkleben der übrigen Kesselhaare bewirkt, konnten nur Spuren von Zucker und Schleimen nachgewiesen werden. Die Prüfung des Kesselgewebes auf Stärke und Zucker ergab eine Lokalisation beider Substanzen unter den beiden Nektariumflecken.



Aristolochia grandiflora S w. Abb. 3. Verschiedene Ausbildung der Nektariumflecken (in Aufsicht). a: die beiden Drüsenflecken liegen vollständig getrennt zu beiden Seiten der Mediane (strichlierte Gerade); b und c: die Nektariumflecken erscheinen unvollständig verschmolzen; d: ein einheitlicher, in der Mediane verschmolzener Drüsenfleck. Die trichomfreien Stellen innerhalb der Nektarien sind eingezeichnet.

Das Blütennektarium innerhalb der Gattung.

Einen annähernd erschöpfenden Überblick über die verschiedenen Ausbildungsweisen des Blütennektariums dieser so artenreichen Gattung zu geben, ist heute noch unmöglich. Abgesehen davon, dass die meisten Arten auf die Tropen beschränkt und blütenökologisch so gut wie unbekannt sind, wurden bisher auch bei den wenigen blütenökologisch behandelten Vertretern die Nektarien verhältnismässig vernachlässigt.

Im folgenden will ich nur kurz auf Grund des Einblickes, den ich durch das Studium der im vorhergehenden behandelten Arten bekommen habe, sowie auf Grund der spärlichen Literaturangaben den Werdegang des Blütennektariums andeuten, den es möglicherweise im Laufe der Phylogenie genommen hat.

Soweit heute bekannt, ist die Fähigkeit der Nektarabscheidung in der Blütenregion von *Aristolochia* auf das Perianth beschränkt. Man könnte sich vorstellen, dass bei einer mit noch völlig aktinomorphen Blüten ausgestatteten Urform die gesamten, gleichmässig über die Innenseite des bereits vorhandenen Kessels verteilten Haare Nektar sezernierten. Im Laufe der Phylogenie dürften zwei Stellen der Kesselinnenseite aus unbekanntem Gründen für die weitere Differenzierung eines Nektariums geeignet gewesen sein, und zwar der Kesselgrund, wo nicht mehr durch Haare, sondern durch die Epidermisaussenwände und durch Spaltöffnungen Flüssigkeit abgeschieden wurde, und der obere Teil jedes der sechs Felder, in welche die Kesselwand durch die sechs Rippen

gegliedert wird, wo die Trichome selbst in gesteigertem Masse zu sezernieren begannen. Stellen wir uns nun weiters vor, dass durch die in der Stammesgeschichte auftretende Zygomorphie die Sekretion im oberen Teil der sechs Felder auf die beiden rückwärtigen, dem in der Mediane liegenden Blattnerve benachbarten Felder beschränkt wurde, so haben wir die Ausbildung des Nektariums, wie wir sie bei *A. Clematitidis* beobachten können. Wichtig erscheint mir, dass bei dieser Art auch in den nächsten, den beiden Stellen der frühzeitigen Trichomverklebung benachbarten Feldern der Kesselwandung eine schwache und in den zwei letzten Feldern noch schwächere Andeutung einer solchen frühzeitigen Sekretion vorhanden ist und, wenn man will, eine Reminiszenz an den aktinomorphen Blütenzustand darstellt. Da bei *A. Clematitidis* keinerlei Gewebedifferenzierungen noch eine Lokalisation von Stärke und Zucker an den beiden durch die Abscheidung bevorzugten Stellen der Blüte vorhanden sind und auch zum Grossteil die übrigen Kesselhaare im zweiten Blütenstadium sezernieren, kann das Blütennektarium dieser Art als verhältnismässig ursprünglich angesehen werden. In dieser Hinsicht scheint *A. pallida* ein nur um wenig stärker abgeleitetes Blütennektarium als *A. Clematitidis* zu besitzen. Denn bei *A. pallida* sind die beiden Stellen der Kesselinnenwand, an welchen die Trichome frühzeitiger entstehen und durch ausgedehnten Nektar verkleben, stärker ausgeprägt und deutlicher von der Umgebung unterscheidbar als bei *A. Clematitidis*. Ausserdem fehlt bei *A. pallida* die für *A. Clematitidis* angegebene Erscheinung, dass in Knospen die Kesselhaare an den entsprechenden Stellen der anderen vier Felder der Kesselwand eine zwar schwache aber von der Umgebung sich deutlich abhebende Verklebung aufweisen. Bei *A. fimbriata* sind die beiden Stellen frühzeitiger Trichomverklebung zu einem einheitlichen, in der Mediane verschmolzenen Drüsenfleck vereinigt, welcher allerdings keineswegs scharf von der Umgebung abgesetzt erscheint. In allen drei Fällen (*A. Clematitidis*, *A. pallida*, *A. fimbriata*) wird der Nektar vorherrschend von den Kesselhaaren selbst abgeschieden. Das Nektarium im Blütenkessel ist noch gleichsam diffus, da zwar vornehmlich die Trichome der Drüsenflecken, aber in geringerem Masse auch die Haare an den anderen Stellen der Kesselinnenwand Nektar sezernieren.

Von dem bei *A. Clematitidis* vorhandenen Nektariumtyp ausgehend bieten sich zwei Möglichkeiten der Weiterentwicklung: entweder wird die Sekretionsstelle um das Gynostemium oder es werden die beiden Nektariumflecken im oberen Teil der Kesselwand weiter differenziert. Der erstere Weg scheint ziemlich selten beschritten worden zu sein. Vielleicht wäre *A. macrophylla* hieher zu rechnen, für welche Art *C o r r e n s* (1891) eine deutliche Sekretion im Kesselgrunde um das Gynostemium nachgewiesen hat. *A. barbata* *J a c q.* scheint ein höher entwickeltes Nektarium dieser Ausbildungsweise zu besitzen, wenigstens beschrieb *B u r c k* (1890) eine „Honigscheibe“ im Kesselgrunde dieser Art. — Viel häufiger dürfte sich die zweite Entwicklungstendenz verwirklicht finden: die beiden Stellen frühzeitiger Trichomverklebung wurden zu scharf von der Umgebung abgegrenzten Flecken oder Schwielen, deren dicht stehende Haare in den meisten Fällen die Sekretion aufgegeben haben und nur noch als „Safthalter“ dienen, wie dies *C a m m e r l o h e r* (1923) für *A. grandiflora* und ich für *A. brasiliensis* angegeben haben. Auch hier zeigt sich die Tendenz einer Verschmelzung der beiden Nektariumflecken zu einem einheitlichen, in der Mediane verschmolzenen Nektarium. Unter den

beiden Nektariumflecken ist eine deutliche Lokalisation von Stärke und Zucker zustande gekommen. Hieher dürften auch *A. macroura* Gomez (Ule, 1898), *A. elegans* Mast. (Correns, 1891) und *A. Ruiziana* Duch. (*A. Duchartrei* André) zu stellen sein. Wie weit bei diesen Arten auch eine Nektarsekretion im Kesselgrunde vorhanden ist, wäre noch zu prüfen. Bei *A. brasiliensis* sind bis zu einem gewissen Grade beide Nektarien gefördert worden, da Sekretion um das Gynostemium und auf den beiden Nektariumflecken vorliegt, sowie auch Stärke und Zucker an beiden Stellen der Kesselwand lokalisiert erscheinen.

Aus den phylogenetischen Anfängen des Blütennektariums von *Aristolochia*, also aus einer Zeit, wo vermutlich die Nektarabscheidung diffus auf der gesamten Perianthoberfläche erfolgte, dürfte auch, gleichsam als Rudiment, die schwache Nektarsekretion an der Aussenseite der Blütenhülle von *A. Clematilis* erhalten geblieben sein. In diesem Zusammenhange wäre auch die Nektarabscheidung ausserhalb des Blütenkessels in der Umgebung des Kesselringes von *A. fimbriata* und *A. macrophylla* zu erwähnen.

Eingegangen am 8. Jänner 1959.

Anschrift des Verfassers: Praha-Smíchov, Pod Kotlářkou 28.

S o u h r n

Zjemněnými vyšetřovacími metodami mikroskopickými bylo možno vyjasnit stavbu a funkci květních nektarií druhu *Aristolochia Clematilis* L. — Dále byla probádána květní nektaria těchto druhů: *Aristolochia pallida* Willd., *A. fimbriata* Cham., *A. macrophylla* Lam. (*A. siphon* L'Hérit.), *A. brasiliensis* Mart. et Zucc., *A. grandiflora* Sw. Výsledky pokusů ukazují na fylogenetický vývoj květních nektarií, jichž je možno použít pro systematiku uvnitř rodu *Aristolochia*.

Р е з ю м е

Утонченными микроскопическими методами было можно разъяснить строение и функцию цветочных нектарий *Aristolochia Clematilis* L. Потом были еще исследованы цветочные нектарии следующих видов: *Aristolochia pallida* Willd., *A. fimbriata* Cham., *A. macrophylla* Lam. (*A. siphon* L'Hérit.), *A. brasiliensis* Mart. et Zucc., *A. grandiflora* Sw. Результаты исследования указывают на филогенетическое развитие цветочных нектарий, которые можно употребить для систематики рода *Aristolochia*.

L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s

- Burck, W.: Über Cleistogamie im weiteren Sinn und das Knight-Darwin'sche Gesetz. — Ann. Jard. bot. Buitenzorg. 8, 1890.
- Cammerloher, H.: Zur Biologie der Blüte von *Aristolochia grandiflora* Swartz. — Öster. bot. Zeitschr. 72, 1923.
- Die Bestäubungseinrichtungen der Blüten von *Aristolochia Lindneri* Berger. — Planta, Archiv f. wiss. Bot. 19, 1933.
- Correns, C.: Beiträge zur biologischen Anatomie der *Aristolochia*-Blüte. — Jahrb. f. wiss. Bot. 22, 1891.
- Daumann, E.: Das Blütennektarium von *Nepenthes*. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien I. — Beih. z. bot. Centralbl. 47, I, 1930a.
- Das Blütennektarium von *Magnolia* und die Futterkörper in der Blüte von *Calycanthus*. — Planta, Archiv f. wiss. Bot. 11, 1930b.
- Über die „Scheinnektarien“ von *Parnassia palustris* und anderer Blütenarten. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — Jahrb. f. wiss. Bot. 77, 1932.
- Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris*. — Beih. z. bot. Centralbl. 53, B, 1935.
- Fujii, K.: Beiträge zur Mikrotechnik und Anwendung der Glaskapillare zur mikrochemischen Analyse. — Comptes rendus des seances du 6. Congres intern. de Zool. Berne, 1904; Genève, 1905.

- Hildebrand, F.: Über die Befruchtung von *Aristolochia Clematitis* und einiger anderer *Aristolochia*-Arten. — Pringsheims Jahrb. 5, 1867.
- Knoll, Fr.: Insekten und Blumen I. Zeitgemässe Ziele und Methoden für das Studium der ökologischen Wechselbeziehungen. — Abh. d. zool.-bot. Ges. Wien. 12, 1. 1921.
- Die Gleitfalle als Blumentypus. — ebenda, 79, 1929.
- Die Erforschung der Blütenoberfläche. — Forschungen u. Fortschritte. 7, 1931.
- Meyer, A.: Mikrochemische Reaktion zum Nachweis reduzierender Zuckerarten. — Ber. d. d. bot. Ges., 3, 1885.
- Molisch, H.: Mikrochemie der Pflanze. Jena, 1923.
- Pohl, F.: Die anatomischen Grundlagen für die Gleitfallenfunktion der Blüten von *Stanhopea tigrina* und *Stanhopea oculata*. — Jahrb. f. wiss. Bot. 44, 1927.
- Porsch, O.: Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie“ II. — Öster. bot. Zeitschr. 56, 1906.
- Senft, E.: Über den mikrochemischen Zuckernachweis durch essigsäures Phenylhydrazin. — Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. 113, 1904.
- Sprengel, Chr. K.: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. — Berlin, 1793.
- Tunmann, O.: Pflanzenmikrochemie. 2. Aufl. bearbeitet von A. Rosenthaler. — Berlin, 1931.
- Ule, E.: Über Blüteneinrichtungen einiger Aristolochien in Brasilien. — Ber. d. d. bot. Ges. 16, 1898.
- Beitrag zu den Blüteneinrichtungen von *Aristolochia Clematitis* L. — ebenda.