

Zur Blütenmorphologie der tschechoslowakischen *Clematis*-Arten

Príspevek ke květní morfologii československých druhů rodu *Clematis*

Erich D a u m a n n und Zdeňka S l a v í k o v á

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2

Eingegangen am 12. Jänner 1968

Abstract — Es wurden die morphologische Variabilität und Innervierung des Perianths und Andrözeums (unter besonderer Berücksichtigung von Staminodien) bei vier in der Tschechoslowakei einheimischen *Clematis*-Arten [*C. alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina*, *C. integrifolia* L., *C. recta* L., *C. vitalba* L.] mit dem Hauptziele verfolgt, zur morphologischen Wertung der Blütenhülle und zur Klärung der Nektariumverhältnisse innerhalb dieser Gattung beizutragen. Die Innervierung des Perianths, ebenso wie das Vorkommen bzw. Fehlen von Spaltöffnungen auf den verschiedenen Blattkategorien weisen auf seinen Hochblattcharakter und auf seine Homologie mit den Kelchblättern heterochlamydeischer Ranunculaceen hin. Die bei allen vier untersuchten Arten vorhandenen Staminodien (in besonders starker und mannigfaltiger Ausbildung bei *C. alpina*) zeigen gleitende Übergänge zu den Staubblättern; auch die bei *C. alpina* festgestellte, von den einzelnen Quirlen unabhängige Stellvertretung der Staubblätter und Staminodien in ein- und derselben Blüte, ferner die ebenfalls bei der genannten Art beobachtete, mit zunehmender staminodialer Ausbildung merkbar und kontinuierlich absinkende Keimfähigkeit des Pollens und schliesslich das Ausklingen des bei *C. alpina* und *C. integrifolia* vornehmlich auf den Staubblättern entwickelten Nektariums im Staminodialbereich deuten darauf hin, dass es sich bei den Staminodien (im Gegensatz zu den Perigonblättern) tatsächlich um solche, d. h. um Andrözealglieder handelt. Ein Blütennektarium, dessen Bau und Sekretionsart festgestellt wurden, findet sich nur bei *C. alpina* und *C. integrifolia*; es fehlt den wohl sekundär pollenblütigen Arten *C. recta* und *C. vitalba*. Unterschiede in der Lokalisation dieses Nektariums sowie in anderen Merkmalen zwischen den beiden Unterarten *C. alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina* und *C. alpina* subsp. *sibirica* (L.) O. KUNTZE (bei letzterer nur auf Grund von Literaturangaben!) lassen es fraglich erscheinen, ob die Zusammenziehung beider Taxa in eine Art gerechtfertigt ist.

Das Ziel der vorliegenden Studie war es, vor allem zur morphologischen Wertung der Blütenhülle und zur Klärung der Nektariumverhältnisse von *Clematis* beizutragen. Beim erstgenannten Teilproblem bewährten sich besonders die gestaltliche Variabilität der Perianthblätter und Staminodien, deren zahlenmässiges Verhältnis zu den fertilen Staubblättern, ferner Innervierung der Blütenhülle und Anwesenheit oder Fehlen von Spaltöffnungen auf all den untersuchten Gebilden; auch Unterschiede in der Keimfähigkeit des Pollens fertiler Staubblätter und Staminodien sowie das Vorkommen eines Nektariums auf diesen beiden Blattkategorien konnten bei der Beurteilung ihrer morphologischen Zusammengehörigkeit herangezogen werden, was indirekt für das Verständnis des phylogenetischen Werdeganges der Blütenhülle, deren Nervatur ebenfalls Berücksichtigung fand, von Bedeutung ist.

Material, Methodik und Terminologie

Aus der grossen, kosmopolitischen Gattung *Clematis*, die mehr als 300 Arten umfasst (ENGLER 1964), wählten wir für unsere Untersuchungen nur vier, auf dem Gebiete der Tschechoslowakei wild wachsende Arten aus, und zwar *C. recta* L. und die verwandte *C. vitalba* L., beide aus der Sektion *Clematis*, ferner *C. integrifolia* L. aus der Sektion *Viorina* (REICHENB.) PRANTL und *C. alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina* aus der Sektion *Atragene* (L.) DC. (Nomenklatur und Gattungsgliederung nach TUTIN 1964).

Ausschliesslich einheimische Arten wählten wir deshalb aus, da wir zu unseren Untersuchungen nur lebendes Material verwendeten, das für das Studium der Nektarsekretion erforderlich und für das der Innervierung vorteilhaft ist. Das Untersuchungsmaterial stammte teils direkt von natürlichen Standorten in der Tschechoslowakei, teils von Pflanzen aus dem botanischen Garten der Karls-Universität, wohin sie von diesen Standorten gebracht worden waren.

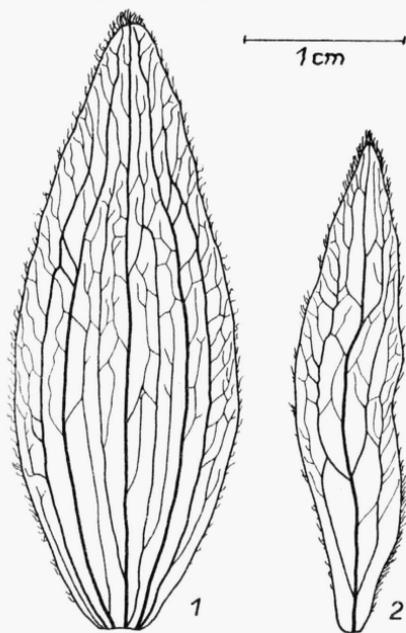
Die Innervierung wurde an mittels des Gefriermikrotoms angefertigten Blütenquerschnitten verfolgt, wobei zur Deutlichmachung der Leitbündel die Phloroglucin-Salzsäure-Reaktion auf Lignin zur Anwendung kam. Die Verschleimung von Membranen wurde durch Ausfällung in absol. Alkohol, durch nachträgliche Quellung bei Zusatz von Wasser und durch Farbreaktionen (Kongorot, Rutheniumrot) wahrscheinlich gemacht. Zur vergleichenden Prüfung der Keimfähigkeit des Pollens von Staubblättern und Staminodien mit Antherenrudimenten wurden bei einer der untersuchten Arten (*C. alpina*) Pollenkörner aus eben sich öffnenden Antheren entnommen (soweit die Antherenrudimente zwar noch völlig ausgebildete Pollenkörner enthielten, sich aber nicht mehr öffneten, wurden jene vorher mit einer feinen Nadel aufgeritzt) und sodann nach der Methode von LIDFORS, wie sie HALLERMEIER (1922) anwandte, in Verbindung mit der Methodik von PRUZINSZKY (1960), die in vereinfachter Form auch unter anderen Zielsetzungen zur Anwendung gekommen war (DAUMANN 1963a, 1963b, 1967a, 1967b), untersucht. In Vorversuchen ergab sich als optimale Rohrzuckerkonzentration für den Pollen von *C. alpina* eine fünf- bis sechszehentige Lösung mit Kontrolle der Keimung (Pollenschlauchbildung) am geeignetsten nach 3 Stunden. (PRUZINSZKY, l. c., gibt für *C. hybrida* eine Rohrzuckerlösung von 1–10% als optimal an.) Bei der Prüfung des Zuckergehaltes von Schnitten kam mit Vorteil die FLÜCKIGERSche Methode in der schon früher angegebenen Modifikation (DAUMANN 1930) sowie die SENFTSCHE Lösung zur Anwendung. Die Art und Weise der Nektarsekretion wurde durch direkte Beobachtung des Sekretionsvorganges sowohl an dicken Schnitten durch das Nektarium unter Paraffinöl, als auch auf der Nektariumoberfläche in Luft nach der an anderer Stelle bereits geschilderten Methode (DAUMANN 1931a) festgestellt. Um eine annähernde Vergleichsmöglichkeit für die an verschiedenen Blattgebilden derselben Blüte abgeschiedene Nektarmenge zu gewinnen, wurden die Nektarmengen als Flüssigkeitssäulen in Haarkapillaren von gleicher innerer Weite verglichen. Die Prüfung des Nektars auf Inhaltsstoffe erfolgte mit Hilfe der SENFTSCHEN und FEHLINGSCHEN Lösungen (in Kapillaren) in der schon früher beschriebenen Weise (DAUMANN 1930).

Für die Blütenhülle aller untersuchten *Clematis*-Arten verwenden wir die Bezeichnung Perigon. Bei der Blütenhülle von *C. alpina* werden manchmal (z. B. EICHLER 1875, MÜLLER 1881, WERTH 1956) Kelch und Krone unterschieden, wobei die vier äussersten, zwischen den vier Perigonblättern stehenden Staminodien als Kronblätter aufgefasst werden. Im Hinblick darauf, dass diese vier zu äusserst stehenden Staminodien regelmässig und in jeder Blüte der genannten Art durch eine kontinuierliche Reihe von gleitenden Übergangsbildungen mit den fertilen Staubblättern verbunden erscheinen, fassen wir sie nicht als typische Krone auf, sondern neigen, ebenso wie HIEPKO (1965), in terminologischer Hinsicht PRANTL (1887) zu und bezeichnen demnach die Blütenhülle auch bei *C. alpina* als Perigon und die erwähnten, an Kronblätter erinnernden Gebilde als Staminodien. Die mehr oder minder deutlich bei allen vier von uns untersuchten Arten an die fertilen Staubblätter zentrifugal, unmittelbar und ohne scharfe Grenze anschliessenden, vielfach als „äussere Staubblätter“ (SCHÖFFEL 1932 u. a.) bezeichneten und im Vergleich mit den fertilen Staubblättern schon einigermaßen modifizierten Gebilde mit noch verhältnismässig mächtigen und sich regelmässig öffnenden Antheren sollen von uns auf Grund der bereits erkennbaren ersten gestaltlichen Andeutungen staminodialer Umbildung und besonders auf Grund der bei *C. alpina* festgestellten Herabminderung der Keimfähigkeit ihres Pollens schon als Staminodien, und zwar als staubblattähnlichste, bezeichnet werden.

Clematis alpina (L.) MILLER subsp. *alpina*

Die Blütenhülle wird in der Regel durch vier, in zwei alternierenden Kreisen stehende Perigonblätter (Abb. 1) gebildet. An der Basis eines jeden von ihnen befinden sich 5–7 stärkere Hauptnerven, die bogenförmig zu

seiner Spitze führen. Von ihnen zweigen zahlreiche Seitennerven ab. Zwischen den Nerven sind Anastomosen häufig. An Querschnitten durch den Spross teil unterhalb der Blüte erkennt man sechs Hauptleitbündel, sekundäre Leitbündel sind nicht ausgebildet (vgl. PRANTL 1887). Die Tepalen werden meistens durch drei, aus drei Lakunen (Blattlücken) abzweigende Blattspurstränge versorgt. Bei manchen (in der Regel äusseren) Perigonblättern zweigen aus der mittleren Lakune drei Blattspurstränge ab, so dass das betreffende Tepal fünfspurig ist (Abb. 3, rechts). Im Falle von dreispurigen Tepalen verzweigt sich der mittlere Blattspurstrang in der Regel noch im Blütenboden oder an deren Insertionsstelle, die seitlichen Blattspurstränge verzweigen sich manchmal erst höher im Blatt. Die Epidermiszellen der abaxialen Perigonblattseite sind etwas gestreckt und besitzen wellige Seitenwände; auf dieser Blattseite befinden sich Spaltöffnungen. Die Oberhaut der adaxialen Tepalenseite wird von fast isodiametrischen Zellen mit mässig gewellten Seitenwänden gebildet, Spaltöffnungen fehlen hier. Zwischen den Tepalen stehen vier spatelförmige Staminodien (Abb. 9). Sie sind einspurig, der einzige Mittelnerv verzweigt sich erst im oberen, verbreiterten Staminodiumteil. Die Nervatur ist mehr oder minder geschlossen (HIEPKO 1965). Im unteren, nicht verbreiterten Teil besteht die Epidermis ab- und adaxial aus in der Längsachse des Staminodiums gestreckten Zellen mit geraden Seitenwänden. In seinem verbreiterten Apikalteil sind die Oberhautzellen beiderseits fast isodiametrisch und ungewellt. Auf beiden Seiten des Staminodiums fehlen Spaltöffnungen. In einigen der untersuchten Blüten war eines dieser Staminodien nicht spatelförmig, sondern erinnerte der Form nach an ein schmales Perigonblatt, es war jedoch (so wie die spatelförmigen Staminodien) einspurig; dieser einzige Blattspurstrang verzweigte sich allerdings schon in seinem Basisteil (Abb. 2).



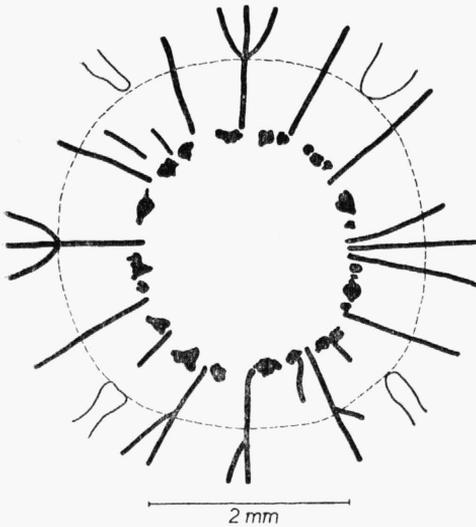
Clematis alpina (L.) MILLER subsp. *alpina* — Abb. 1. Perigonblatt (Tepal). — Abb. 2. Zwischengebilde zwischen Perigonblatt und spatelförmigem Staminodium. — Beide Abbildungen (del. M. KYNČLOVÁ) in Ansicht von der adaxialen Seite.

Das unten verbreiterte und in Richtung zum Konnektiv auffallend verschmälerte Filament der fertilen Staubblätter (Abb. 4) ist einnervig (ohne Verzweigungen). Die Oberhautzellen des Filaments sind in der Richtung seiner Längsachse gestreckt und weisen gerade Seitenwände auf; Spaltöffnungen fehlen in der Filamentepidermis. Mit Ausnahme der Basis und des Nektariums ist das ganze Filament dicht flaumig behaart. Zwischen den zu innerst befindlichen fertilen Staubblättern und den meist vier zu äusserst stehenden Staminodien findet sich in jeder Blüte eine gleitende Reihe von Übergangsformen. An jene schliessen peripher die staub-

blattähnlichsten Staminodien (Abb. 5) an, die im Vergleich mit den fertilen Staubblättern etwas kleinere Antheren und im Oberteil verbreiterte Filamente zeigen. In zentrifugaler Richtung besitzen die Staminodien ständig kleinere Antherenrudimente und ihr verbreiteter Apikalteil weist bereits eine verzweigte Nervatur auf (Abb. 6). Die den vier äussersten, kronblattähnlichen Staminodien am nächsten stehenden Gebilde zeigen zwei oder nur noch ein winziges, sich nicht mehr öffnendes Antherenrudiment sowie im verbreiterten Apikalteil eine reichlicher verzweigte und mehr oder weniger geschlossene Nervatur (Abb. 7, 8). In Richtung von den fertilen Staubblättern zu den Staminodien verringert sich die Dichte der Behaarung.

Staubblätter und Staminodien (mit Ausnahme der vier äussersten) stehen in achtzähligen, alternierenden Quirlen.

SCHÖFFEL (1932) bildet einen Mikrotomschnitt durch eine Blütenknospe ab, der 50 derartige Gebilde zeigt (6 Kreise mit Verdoppelung an 2 Stellen). MÜLLER (1881) gibt für unsere Art ausser den 4 äussersten, stark petaloiden Staminodien eine kleinere oder grössere Zahl (in einer abgebildeten Blüte 10) staminodiale Übergangsbildungen von Staubblättern zu jenen und 40 bis 60 Staubblätter an. Ähnlich wie bei *Stratiotes aloides* L. (DAUMANN 1931a) versuchten wir, auch bei *C. alpina* einen Einblick in das Zahlenverhältnis von Staubblättern und Staminodien zu gewinnen. Bei der Durchsicht von 20 wahllos herausgegriffenen Blüten ergab sich, dass in ihnen zwischen der Zahl der fertilen Staubblätter, der staubblattähnlichsten und der anderen Staminodien (mit Ausnahme der 4 zu äusserst stehenden) eine gewisse regelmässige Beziehung besteht, welche durch Tab. I veranschaulicht werden soll.¹

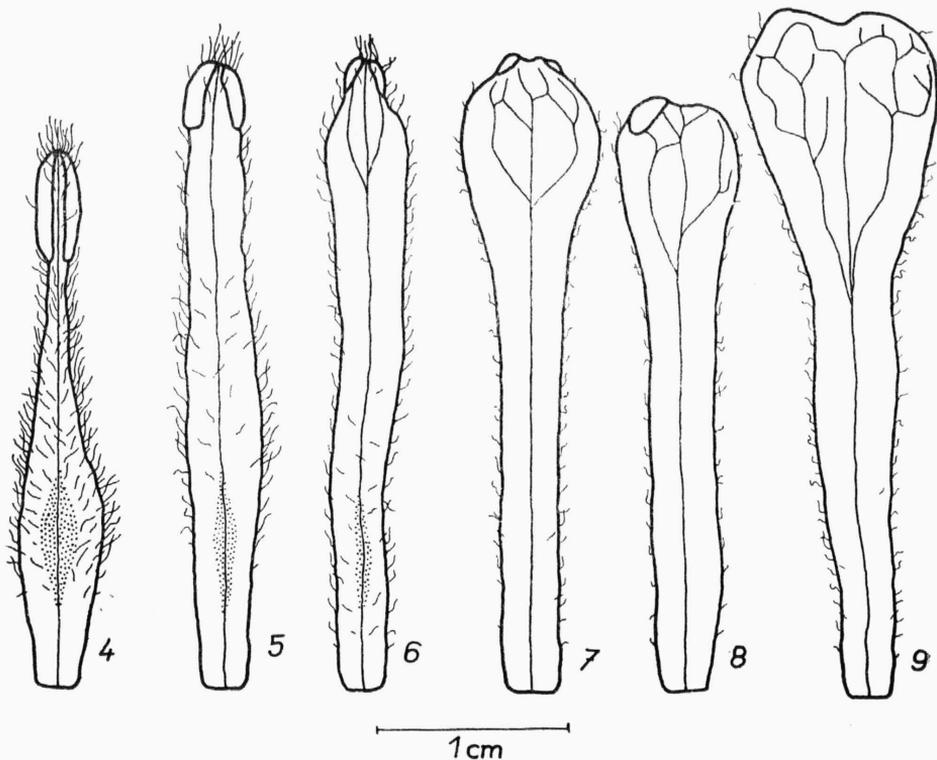


Clematis alpina (L.) MILLER subsp. *alpina* — Abb. 3. Querschnitt durch den Sprossteil an der Insertionsstelle der Tepalen, die Anzahl der Blattlücken und Blattspurstränge zeigend (etwas schematisiert). Die Insertionshöhe der vier Tepalen ist strichliert angedeutet.

Die Summe der gezählten Blütenteile jeder Blüte zeigt deutlich das Vorhandensein von achtzähligen Quirlen unter gelegentlicher Verdoppelung einzelner Glieder (viermal 40, einmal 41, einmal 42, sechsmal 48, zweimal 49, einmal 50, zweimal 56, einmal 57, einmal 58, einmal 64). Die Zahlenverhältnisse der fertilen Staubblätter (15–35), der staubblattähnlichsten Staminodien (11–24) und der mehr petaloiden Staminodien (5–16) lässt eine derartige Abhängigkeit nicht erkennen, was darauf hindeutet, dass zwischen diesen Gebilden kontinuierlich, also unabhängig von den einzelnen Quirlen, eine Art Stellvertretung erfolgt. Dabei ist bemerkenswert, dass in jedem Falle die Zahl der fertilen Staubblätter grösser als die der staubblattähnlichsten Staminodien und diese wiederum grösser als die Zahl der mehr petaloiden Staminodien ist.

Wie bereits erwähnt, finden sich in der Blüte von *C. alpina* die mannigfachsten Übergänge von fertilen Staubblättern über schwach staminodiale Typen mit noch mächtigen, sich öffnenden Antheren und solche, die im verbreiterten Gipfelteil noch mehr oder weniger Andeutungen der Antheren-

¹) Es sei bemerkt, dass in allen geprüften Blüten die zu äusserst stehenden stark petaloiden Staminodien sowie die Perigonblätter stets in der Vierzahl vorhanden waren. — Fehlerquellen bei der Auszählung, die durch die gleitenden Übergänge zwischen den drei verfolgten Blattkategorien bedingt sind, können unter Berücksichtigung einer grösseren Zahl von Blüten als eliminiert betrachtet werden.



Clematis alpina (L.) MILLER subsp. *alpina* — Abb. 4. Fertiles Staubblatt. — Abb. 5. Staubblatt-ähnlichstes Staminodium. — Abb. 6.—8. Staminodien mit verschieden stark reduzierten Antheren und unterschiedlicher Nervaturverzweigung. — Abb. 9. Spatelförmiges Staminodium. — Alle Abbildungen (del. M. KYNČLOVÁ) von der adaxialen Seite gesehen. Lage und Ausdehnung des Nektariums sind in den Abb. 4.—6. durch Punktierung angedeutet.

region (mit und ohne vollkommen ausgebildeten Pollenkörnern, manchmal nur noch mit sterilem sporogenem Gewebe) besitzen, zu den vier peripheren spatelförmigen Staminodien ohne Antherenrudimente. Der Vergleich der Keimfähigkeit des Pollens von Staubblättern und Staminodien, soweit diese Antherenrudimente mit noch völlig ausgebildeten Pollenkörnern besaßen, ergab ein deutliches Absinken dieser Fähigkeit mit zunehmender Reduktion der Antherenregion und mit zunehmender Petaloidie der Staminodien, wie dies aus Tab. 2 ersichtlich ist.

Das Blütennektarium unserer Art ist ein Andrözealnektarium.

MÜLLER (1881), PRANTL (1887), SCHÖFFEL (1932), WERTH (1956) und JANCHEN (1949) geben seine Lage auf den fertilen Staubblättern an, was die vorliegenden Untersuchungen bestätigten. Ausserdem konnte gezeigt werden, dass es, allerdings in geringerem Masse, auf die den fertilen Staubblättern unmittelbar benachbarten Staminodien (staubblattähnlichste Staminodien) übergreift und auch noch andeutungsweise auf mehr peripher stehenden Staminodien zu erkennen ist. Nach FELDHOFEN (1932) befindet sich das Nektarium in der Blüte von *C. alpina* auf den äussersten Staminodialkreisen. Auch HEGI (1912) und KUGLER (1955) lokalisieren es auf Staminodien; beide Autoren sprechen von „Honigblättern“, wohl im Sinne von PRANTL (l. c.), der

Tab. 1. *Clematis alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina*.
Zahlenverhältnisse von Staubblättern und Staminodien in 20 Blüten

Zahl der fertilen Staubblätter (entspr. Abb. 4)	Zahl der staubblatt-ähnlichsten Staminodien (entspr. Abb. 5)	Zahl der mehr petaloiden Staminodien (entspr. Abb. 6-8)	Summe der gezählten Blünteile	Zahl der fertilen Staubblätter (entspr. Abb. 4)	Zahl der staubblatt-ähnlichsten Staminodien (entspr. Abb. 5)	Zahl der mehr petaloiden Staminodien (entspr. Abb. 6-8)	Summe der gezählten Blünteile
20	12	8	40	19	12	9	40
26	11	5	42	22	16	10	48
21	19	16	56	31	22	5	58
35	13	8	56	25	14	11	50
24	17	7	48	28	16	13	57
23	16	10	49	19	17	12	48
22	17	9	48	17	15	8	40
31	24	9	64	24	18	6	48
29	12	7	48	15	13	12	40
19	14	8	41	28	11	10	49

so nektariumtragende Staminodien bezeichnet.²⁾ KARTASCHOWA (1965) gibt für die von uns und den obgenannten Autoren nicht berücksichtigte *C. alpina* subsp. *sibirica* (L.) O. KUNTZE (*Atragene sibirica* L.) an, dass Staminodien (annähernd 20 in jeder Blüte) Nektar abcheiden. Auf den Filamenten der zu äusserst stehenden fertilen Staubblätter findet sich nach der genannten Autorin manchmal eine nur schwache Nektarsekretion, die auf den Staminodien in zentrifugaler Richtung um so intensiver in Erscheinung tritt, je mehr deren Antherenregion reduziert ist, wobei die äussersten, ausgeprägt petaloiden Staminodien die Fähigkeit, Nektar abzuscheiden, fast verloren haben.

Nach unseren Untersuchungen ist das Nektarium in stärkster Entfaltung und annähernd gleichmässig auf allen fertilen Staubblättern entwickelt, und zwar im unteren, verbreiterten Filamentteil, auf der adaxialen Seite, in der Mediane beiderseits auskeilend, als kaum erkennbarer, flacher Höcker, der die Nektariumoberfläche bildet. Seine Lage und Ausdehnung sind aus Abb. 4 u. 10 ersichtlich. Das Filament ist derartig gekrümmt, dass der abgeschiedene Nektar in einer adaxial flach-konkaven, von seinem unteren, verbreiterten Teil gebildeten Ausbuchtung den abaxial konvexen Filamentteilen der zentripetal nächststehenden Staubblätter anliegt. Es ist demnach nicht zutreffend, wenn MÜLLER (1881) angibt, dass die Nektarabscheidung bei *C. alpina* „auf der rinnig ausgehöhlten Innenseite“ der Staubfäden erfolgt. Die Nektariumepidermis (Abb. 11, 12) besteht aus parallel zur Längsachse des Staubfadens etwas gestreckten Zellen mit stark verdickten, aus Zellulose bestehenden und schwach pa-

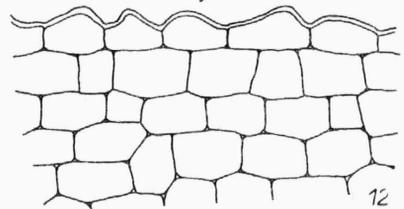
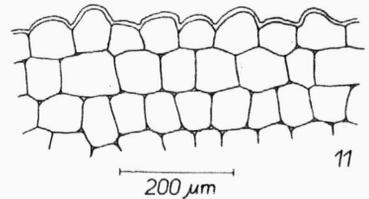
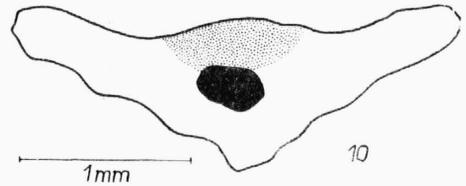
²⁾ Fig. 4a auf Tafel 114 bei HEGI (l. c.), als „Honigblatt“ bezeichnet, stellt eines der meist in der Vierzahl vorhandenen, in der Blüte zu äusserst stehenden, spatelförmigen Staminodien dar, die nach unseren Untersuchungen niemals auch nur die geringste Andeutung eines Nektariums zeigen.

Tab. 2. *Clematis alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina* Pollenkeimung in Prozenten.
Der Pollen stammte von:

fertilen Staubblättern (entspr. Abb. 4)	18	16	19	16	20	15
staubblattähnlichsten Staminodien (entspr. Abb. 5)	14	17	12	11	10	8
mehr petaloiden Staminodien (entspr. Abb. 6)	3	6	5	7	2	5
mehr petaloiden Staminodien (entspr. Abb. 7)	2	1	0	0	3	0

Anmerkung: Für jede der vier Blattkategorien 6 Messungen unter Auszählung von je 60 Pollenkörnern, die Prozentzahlen unter Weglassung der Dezimalstellen auf Einer abgerundet; PRUZSINSZKY (1960) fand für *C. hybrida* eine optimale Pollenkeimung von nur 15 %.

pillösen Aussenwänden, sowie mit einer dünnen Kutikula.³⁾ Diese Epidermispapillen, auf welche auch FELDHOFFEN (l.c.) hinweist, befinden sich in sehr charakteristischer Weise meist an einem oder dem anderen Ende der gestreckten Zellen. Eine derartige Ausbildung der Nektariumepidermis ist nach KARTASCHOWA (l.c.) ebenfalls bei *C. alpina* subsp. *sibirica* vorhanden, was auch aus einer diesbezüglichen Abbildung hervorgeht. Am Rande des Nektariums werden die Epidermiszellen grösser, besonders in der Mediane des Staubfadens und ihrer nächsten Umgebung auch langgestreckt, und gehen so ohne scharfe Grenze in die Oberhautzellen des Filamentes über, wobei ihre Papillen auch ausserhalb des Nektariums (besonders ungefähr in der unteren Hälfte des Staubfadens) mehr oder weniger erhalten bleiben. Die Nektariumepidermis weist keine Spaltöffnungen und Trichome auf. Weder vor noch während der Nektarsekretion ist in ihren Zellen eine Stärke- bzw. Zuckeranreicherung erkennbar. Das subepidermale Nektariumgewebe, das bis zum Filamentleitbündel reicht (Abb. 10), geht ohne scharfe Grenze in das benachbarte, grosszellige und grosse Interzellularen aufweisende Grund-



Clematis alpina (L.) MILLER subsp. *alpina* — Abb. 10. Querschnitt durch das Filament eines fertilen Staubblattes an der Stelle der stärksten Nektariumentwicklung. Lage und Ausdehnung des Nektarium sind durch Punktierung, die des Leitbündels schwarz angedeutet. — Abb. 11. Ein Teil des Nektariumgewebes im Querschnitt. — Abb. 12. Dasselbe im Längsschnitt.

³⁾ Eine dünne Nektariumkutikula gibt KARTASCHOWA (l. c.) auch für *C. orientalis* L. an.

parenchym über. Es zeigt zu Sekretionsbeginn eine Bauart, die von der bei Blütennektarien vorherrschenden einigermaßen abweicht (Abb. 11, 12): zwar kleinere Zellen als im umgebenden Grundparenchym, dünne Zellulosewände, reichlich Inhaltsstoffe (vor Sekretionsbeginn vorherrschend Stärke, während der Sekretion besonders Zuckerarten), die Interzellularen sind jedoch verhältnismässig gross, keinesfalls jedoch so gross wie im benachbarten Grundparenchym. Trotz dieser Eigenschaften kann hier mit Recht, besonders auf Grund der während des Sekretionsvorganges recht deutlichen Zuckerlokalisierung, von einem subepidermalen Nektariumgewebe gesprochen werden; die Ansicht von FELDHOFEN (l. c.), dass bei *C. alpina* kein „ausgeprägtes Sekretgewebe“ entwickelt und das „eigentliche Sekretionsgewebe“ auf die Nektariumepidermis beschränkt sei, erscheint daher nicht begründet. Eine Leitbündelversorgung des Nektariums ist nicht vorhanden, d. h. es führen keine Abzweigungen vom Filamentleitbündel ins Nektariumgewebe, was nach KARTASCHOWA (l. c.) auch für die subsp. *sibirica* Geltung hat. Die Nektarsekretion erfolgt als Flüssigkeitsdurchtritt durch die dicken Epidermisaussenwände und durch die dünne Kutikula, ohne dass diese dabei, soweit unsere Untersuchungen zeigen, abgehoben oder zerrissen wird, was mit der Angabe von FELDHOFEN (l. c.) übereinstimmt; die Epidermisaussenwände lassen während des Sekretionsvorganges eine deutliche Verschleimung erkennen. Dieselbe Sekretionsart (allerdings ohne Verschleimung) gibt KARTASCHOWA (l. c. p. 64) allgemein für *Atragene* und *Clematis* an. In Widerspruch dazu scheint ihre Angabe an anderer Stelle derselben Abhandlung (p. 141) zu stehen, dass nämlich bei *C. alpina* subsp. *sibirica* die Kutikula bei der Sekretion aufreißt; ich vermute, dass es sich hier, wie in zahlreichen anderen Fällen (RADTKE 1926, DAUMANN 1935), um nur quantitative Unterschiede handelt, da bekanntlich bei intensiver Nektarsekretion die Kutikula oft abgehoben bzw. zerrissen wird, während dasselbe Nektarium bei schwächerer Sekretionsintensität nur einen Nektardurchtritt durch die Kutikula zeigt, ohne dass diese dabei abgehoben oder zerrissen wird. Der Nektaraustritt erfolgt mehr oder minder gleichmässig auf der gesamten Zellenoberfläche; im Gegensatz zur Vermutung von FELDHOFEN (l. c.) sind demnach bei diesem Vorgang die Papillenspitzen in keiner Weise bevorzugt. Von Zuckerarten konnten im Nektar unserer Art nur Disaccharide (Saccharose) nachgewiesen werden, was der bekannten Tatsache entspricht, dass der Blütennektar bei den Ranunculaceen und verwandten Sippen meist eine fast reine Rohrzuckerlösung darstellt (PERCIVAL 1965).

Auf den an die fertilen Staubblätter zentrifugal, unmittelbar und ohne scharfe Grenze anschliessenden staubblattähnlichsten Staminodien (Abb. 5) ist fast immer ein Nektarium entwickelt, das in Lage, Bau und Sekretionsart mit dem der fertilen Staubblätter übereinstimmt, lediglich sind seine Ausdehnung und Sekretionsintensität (Nektarmenge) deutlich geringer als bei dem der fertilen Staubblätter. Auf Staminodien entsprechend Abb. 6—8 waren an der betreffenden Stelle nur noch selten Andeutungen eines schwach entwickelten Nektariumgewebes, vereinzelt auch noch Spuren von Nektarabscheidung erkennbar (rudimentäres Nektarium). Häufiger zeigten die letztgenannten Staminodientypen, wohl als letzter Rest einstiger Drüsentätigkeit, an der Stelle, wo das fertile Staubblatt sein Filamentnektarium besitzt, eine vorübergehende Stärke- und nachfolgende Zuckeranreicherung, ohne dass hier sonst in geweblicher Hinsicht ein Unterschied von der Um-

gebung bzw. eine Nektarsekretion erkennbar waren. Auf den meist in der Vierzahl vorhandenen und zu äusserst in der Blüte stehenden spatelförmigen Staminodien mit mehr oder minder stabilisierter petaloider Form (Abb. 9), sowie auf den Perigonblättern liessen sich niemals auch nur die geringsten Andeutungen eines Nektariums (auch nicht in Form von Stärke- oder Zuckerlokalisation) feststellen. Da die fertilen Staubblätter und die beschriebenen Staminodientypen gleitend durch Übergänge verbunden erscheinen, ergibt sich an diesen Gebilden eine kontinuierliche, von den fertilen Staubblättern ausgehende Reduktionsreihe des Andrözealnektariums in ein- und derselben Blüte, die allerdings die peripheren Staminodien nicht mehr erreicht. Demnach ist es nicht ganz zutreffend, wenn PRANTL (l. c.) als Charakteristikum für *Clematis* § *Atragene*, in welche Gruppe auch unsere Art gehört, „nektarlose Staminodien“ anführt.

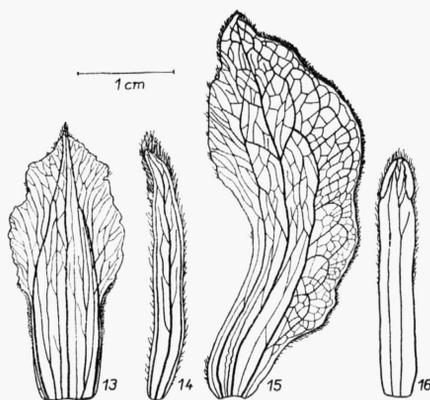
Clematis integrifolia L.

Die Blütenhülle wird in der Regel von vier, in zwei alternierenden Kreisen stehenden **T e p a l e n** gebildet. An der Basis jedes Perigonblattes erkennt man gewöhnlich 3—5 stärkere Nerven, die bogenförmig apikalwärts verlaufen. Zwischen diesen Hauptnerven befinden sich dünnere Nerven, die den Blattgipfel nicht erreichen und sich mit Seitennerven verbinden. Die Tepalennervatur ist mehr oder weniger geschlossen und stimmt im wesentlichen mit der von *C. alpina* überein, unterscheidet sich jedoch von ihr dadurch, dass beide randständigen Hauptnerven in der oberen Blathälfte eine grössere Menge dünner und verzweigter Seitennerven nach aussen hin abgliedern, die zu den Rändern des hier verbreiterten Tepals verlaufen (Abb. 13).

Der Sprossteil unterhalb der Blüte zeigt im Querschnitt in der Regel sechs Hauptleitbündel und zwischen ihnen meist noch sekundäre Bündel (vgl. BROULAND 1935); PRANTL (1887) hingegen führt *C. integrifolia* unter jenen Arten an, denen im Spross sekundäre Leitbündel fehlen. Die Tepalen sind gewöhnlich fünfspurig, jeder Blattspurstrang zweigt meist aus einer selbständigen Lakune ab (vgl. BROULAND l. c.). Die Verzweigung der Blattspurstränge erfolgt gewöhnlich noch im Blütenboden, nur ausnahmsweise an der Perigonblattbasis.

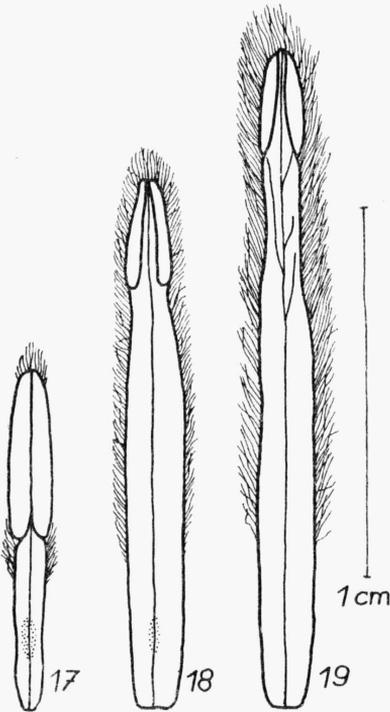
Die Epidermiszellen sind beiderseits fast isodiametrisch, mit nicht gewellten Seitenwänden. Die Epidermis der abaxialen Seite besitzt Spaltöffnungen.

Neben Blüten mit vier Perigonblättern kommen auch solche mit einer grösseren Tepalenzahl (5—7) vor. Die überzähligen Tepalen sind meist kürzer und schmaler als die normalen und besitzen eine geringere Anzahl von Blattspursträngen (Abb. 14). In einigen Fällen konnten im äusseren Perigonkreis zwei normal entwickelte Tepalen und im inneren an Stelle von zwei nor-



Clematis integrifolia L. — Abb. 13. Perigonblatt (Tepal). — Abb. 14. Überzähliges Perigonblatt. — Abb. 15. Zwischengebilde zwischen Perigon- und Hochblatt. — Abb. 16. Zwischengebilde zwischen Perigon- und Staubblatt. — Alle Abbildungen (del. M. KYNČLOVÁ) von der adaxialen Seite gesehen.

malen zwei Paare der soeben beschriebenen schmalen Perigonblätter beobachtet werden. In einer Blüte bildeten die überzähligen Tepalen einen dritten Perigonkreis. Auch fanden sich Blüten mit drei normal entwickelten Tepalen, während das vierte äussere zum Teil Hochblattcharakter besass (Abb. 15). In einer derartigen Blüte befanden sich noch zwei sehr schmale und kurze Tepalen direkt vor einem solchen Zwischengebilde, das sich nicht selten besonders in der Hochblattregion vorfand. In einem Falle besass der gesamte Blatttrand eines Tepals Hochblattcharakter. Vor ihm stand ein Gebilde, das an ein Staminodium erinnerte, es war jedoch intensiv blau gefärbt, breiter und überragte um etwa eine Antherenlänge die übrigen Staminodien. Es wurde von zwei aus zwei Lakunen abzweigenden Blattspursträngen versorgt, wobei sich einer der beiden Nerven apikal verzweigte (Abb. 16). Derartige, in manchen Merkmalen an Staubblätter, in anderen wieder an Perigonblätter erinnernde Zwischenformen wurden einigemal, besonders in Blüten mit überzähligen schmalen Tepalen festgestellt; falls überhaupt vorhanden, war ein solches Zwischengebilde in der Blüte immer nur in der Einzahl zu finden.



Die zentral um das Gynäzeum in der Blüte stehenden fertilen Staubblätter besitzen ein kurzes, schmales Filament (Abb. 17). Unmittelbar peripher und ohne scharfe Grenze an diese anschliessend, d. h. durch gleitende Übergänge miteinander verbunden, finden sich Staminodien mit längerem und breiterem Filament, sowie mit bereits kürzeren Antheren (Abb. 18); der einzige Nerv verzweigt sich manchmal apikal (Abb. 19). Die Epidermiszellen der Filamente fertiler Staubblätter und Staminodien sind in der Längsachse dieser Gebilde gestreckt und besitzen gerade Seitenwände; Spaltöffnungen fehlen. Die Filamente der fertilen Staubblätter und Staminodien sind besonders auf ihrer abaxialen Seite dicht flaumig behaart; ausser langen, spitzigen Trichomen finden sich hier vereinzelt auch kurze Köpfchenhaare.

Auch bei dieser Art wurde schon mehrmals das Vorhandensein eines Androzealektariums erwähnt.

Clematis integrifolia L. — Abb. 17. Fertiles Staubblatt. — Abb. 18.—19. Staminodien. — Alle Abbildungen (del. M. KYNČLOVÁ) in Ansicht von der adaxialen Seite. Lage und Ausdehnung des Nektariums sind in den Abbildungen 17.—18. durch Punktierung angedeutet.

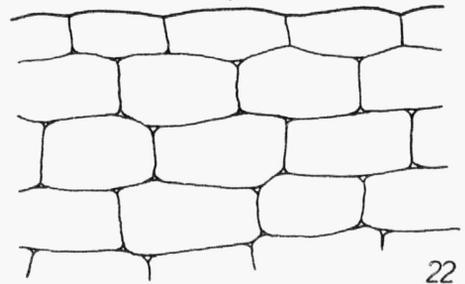
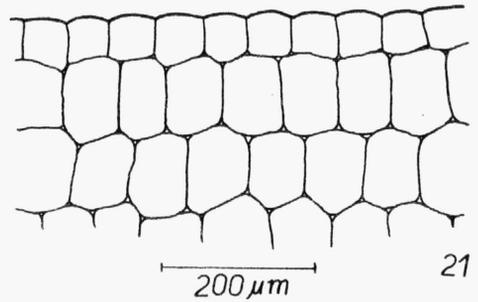
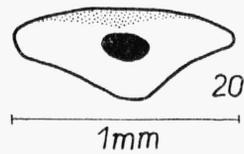
FELDHOFEN (1932) will dieselben Nektariumverhältnisse wie bei *C. alpina*, d. h. wohl eine Nektarsekretion auf den äussersten Staminodialkreisen, festgestellt haben, was weder für die eine noch die andere der beiden genannten Arten zutrifft. HALLERMEIER (1922), SCHÖFFEL (1932) und JANCHEN (1949) haben insofern Recht, dass sie das Nektarium auf den Filamenten der fertilen Staubblätter angeben, wobei JANCHEN erwähnt, dass diese Filamente dann oft verbreitert sind, während SCHÖFFEL die Nektarabscheidung mit Unrecht nur auf die verbreiterten Filamente der äusseren Staubblätter beschränkt, die unter Berücksichtigung der entsprechenden Verhältnisse bei *C. alpina*

von uns bereits als Staminodien bezeichnet worden.⁴⁾ Schliesslich sei noch auf die etwas unklare Angabe von DELPINO (zit. bei KNUTH 1898) hingewiesen, nach welcher die inneren Staubblätter Nektar absondern.

⁴⁾ In diesem Sinne stellen die Abbildungen bei HEGI (1912, Fig. 666d) und WERTH (1956 Abb. 29/3) Staminodien dar.

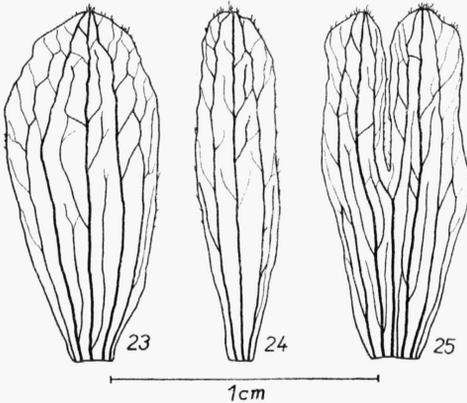
Nach unseren Untersuchungen ist das Nektarium von *C. integrifolia* (so wie bei *C. alpina*) in stärkster Entfaltung auf allen fertilen Staubblättern zu finden (Abb. 17). Von den im folgenden genannten Unterschieden abgesehen, stimmt es in bezug auf Lage, Bau und Sekretionsart mit dem von *C. alpina* überein. Die Nektariumoberfläche bildet keinen flachen Höcker (Abb. 20). Die Zellen der Nektariumepidermis mit nicht merklich verdickten Aussenwänden besitzen keine Papillen (Abb. 21, 22), die auch den übrigen Zellen der Filamentoberfläche fehlen. Das subepidermale Nektariumgewebe, das auch hier ohne scharfe Grenze ins benachbarte Grundparenchym übergeht, reicht weniger tief in dieses hinab und erreicht nicht das Filamentleitbündel (Abb. 20). In bezug auf Zell- und Interzellularengrösse unterscheidet es sich noch weniger deutlich vom Grundparenchym als bei *C. alpina*. Auch die Stärkelokalisation (vor Sekretionsbeginn) und die Zuckeranreicherung (während der Sekretion) ist im subepidermalen Nektariumgewebe von *C. integrifolia* weniger deutlich als bei *C. alpina* zu erkennen. Die Nektarsekretion erfolgt als Kutikulardiffusion ohne erkennbare Verschleimung der Epidermisaussenwände. Auch bei *C. integrifolia* herrscht im Nektar Saccharose bei weitem vor. Allgemein kann gesagt werden, dass das Nektarium bei *C. integrifolia* schwächer und weniger ausgeprägt entwickelt und die Nektarsekretion (Nektarmenge) geringer als bei *C. alpina* ist.

Auch bei *C. integrifolia* ist auf den an die fertilen Staubblätter zentrifugal, unmittelbar und ohne scharfe Grenze anschliessenden Staminodien mit noch verhältnismässig mächtigen und sich regelmässig öffnenden Antheren (Abb. 18) meist ein Nektarium entwickelt, das in Lage, Bau und Sekretionsart mit dem der fertilen Staubblätter übereinstimmt, lediglich sind (so wie bei *C. alpina*) seine Ausdehnung und Sekretionsintensität (Nektarmenge) bedeutend geringer als bei dem der fertilen Staubblätter. Auf mehr peripher stehenden Staminodien (Abb. 19) waren an der entsprechenden Stelle (im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *C. alpina*) weder ein Rudiment des Nektariumgewebes oder Spuren einer Nektarabscheidung, noch eine vorübergehende Stärke- und nachfolgende Zuckeranreicherung erkennbar. Es

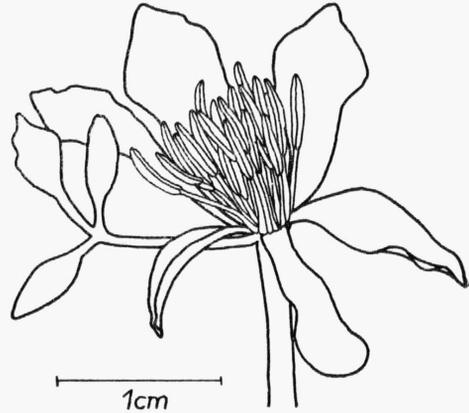


Clematis integrifolia L. — Abb. 20. Querschnitt durch das Filament eines fertilen Staubblattes an der Stelle der stärksten Nektariumentwicklung. Lage und Ausdehnung des Nektariums sind durch Punktierung, die des Leitbündels schwarz angedeutet. Abb. 21. Ein Teil des Nektariumgewebes im Querschnitt. — Abb. 22. Dasselbe im Längsschnitt.

besitzt demnach die Reduktionsreihe des Andrözealnektariums von *C. integrifolia* im Bereiche der auch hier vorhandenen gleitenden Übergänge von fertilen Staubblättern zu Staminodien eine geringere Amplitude als bei *C. alpina*. Dieser Umstand kann unter Berücksichtigung der geringeren Nektariumentwicklung als solcher in dem Sinne gewertet werden, dass *C. integrifolia* bei der phylogenetischen Umstellung zur sekundären Pollenblütigkeit weiter fortgeschritten ist als *C. alpina*.



Clematis recta L. — Abb. 23. Perigonblatt (Tepal). — Abb. 24. Überzähliges Perigonblatt. — Abb. 25. Gespaltenes Perigonblatt. — Alle Abbildungen (del. M. KYNČLOVÁ) von der adaxialen Seite gesehen.



Clematis recta L. — Abb. 26. Blüte (von der Seite gesehen) mit einem hochgerückten, z. T. perigonartig gefärbten Hochblatt. Del. M. KYNČLOVÁ.

Clematis recta L.

Das Perianth dieser Art wird von 4—6 Perigonblättern gebildet ($\bar{x} \pm 3s_{\bar{x}} = 4,12 \pm 3,0,35$; $s = \pm 0,01$; $n = 317$), die in zwei oder drei Kreisen angeordnet sind. Unterhalb der Insertionsstelle der Tepalen verlaufen im Spross sechs Hauptleitbündel und zwischen ihnen stets noch einige schwache sekundäre Bündel. Die Tepalen werden meist von drei Blattspursträngen versorgt, die ihren Ursprung in selbständigen Blattlücken haben. Die seitlichen Blattspurstränge verzweigen sich meist an der Insertionsstelle des Tepals oder knapp oberhalb derselben, der mittlere Blattspurstrang verzweigt sich meist erst höher im Perigonblatt. An seiner Basis befinden sich meist fünf Nerven (Abb. 23). Falls sich in der Blüte mehr als vier Tepalen befinden, sind die überzähligen gewöhnlich schmaler und an der Basis dreinervig (Abb. 24). Ausser diesen schmalen und breiten Perigonblättern konnten oft verschieden tief gespaltene festgestellt werden (Abb. 25). Die Perigonblattnervatur ist so wie bei den beiden vorhergehend behandelten Arten spitzläufig, mit zahlreichen Anastomosen und mehr oder minder geschlossen. Die Epidermiszellen der abaxialen Perigonblattseite zeigen (ähnlich wie bei *C. alpina*) gewellte Seitenwände, die Oberhaut besitzt hier Spaltöffnungen. Auf seiner adaxialen Seite sind die Oberhautzellen annähernd isodiametrisch mit geraden Seitenwänden, Spaltöffnungen fehlen hier.

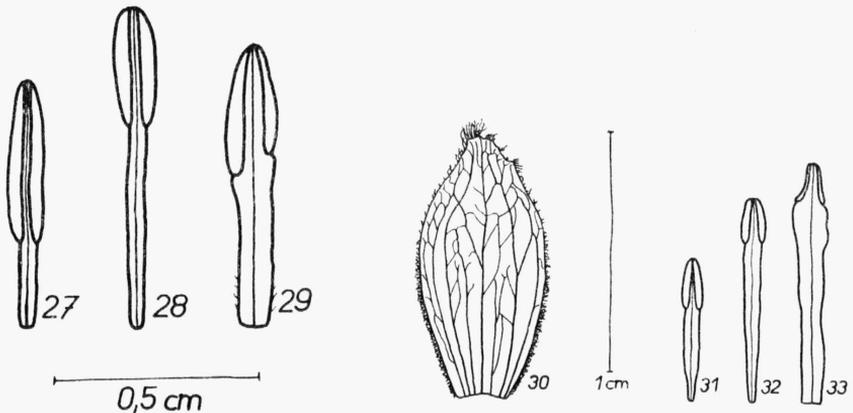
In einigen Blüten fand sich ein Hochblatt unmittelbar unterhalb der Blüte,

das in einem Falle (Abb. 26) zum Teil eine perigonblattartige Färbung aufwies.

Die in der Blüte zentral um das Gynäzeum stehenden fertilen Staubblätter besitzen schmale Filamente und verhältnismässig lange Antheren (Abb. 27). An diese schliessen peripher, unmittelbar und ohne scharfe Grenze Andrözealglieder an, die meist längere und breitere Filamente und auffallend kürzere Antheren als die fertilen Staubblätter aufweisen (Abb. 28); vereinzelt finden sich unter ihnen auch solche mit kurzen und besonders breiten Filamenten (Abb. 29).⁵⁾ Alle diese Gebilde sollen auf Grund der bei *C. alpina* gewonnenen Erfahrungen bereits als **Staminodien** bezeichnet werden.

Die Epidermiszellen des Filamentes von Staubblättern und Staminodien sind in seiner Längsachse langgestreckt und besitzen gerade Seitenwände; Spaltöffnungen fehlen in der Oberhaut dieser Gebilde.

In den schon von MÜLLER (1873) als **nektarlos** erkannten Blüten unserer Art lässt sich an der Stelle des Filamentes fertiler Staubblätter, wo bei den beiden vorhergehend behandelten Arten das Nektarium seinen Platz einnimmt, (auch in Blütenknospen) nicht die geringste Spur eines solchen nachweisen (auch nicht in Form einer vorübergehenden Stärke- oder Zuckermanreicherung); dasselbe gilt auch für die hier sehr staubblattähnlichen Staminodien (Abb. 28, 29). Es ist bemerkenswert, dass die Epidermis etwa in der unteren Hälfte des Filamentes ähnlich papillöse Zellen aufweist, wie dies bei *C. alpina* angegeben wurde, ohne dass hier irgendwelche Flüssigkeitsabscheidung erfolgt; dass bei *Clematis* keine direkte Beziehung zwischen Nektarsekretion und papillösen Epidermiszellen besteht, ist übrigens schon



Clematis recta L. — Abb. 27. Fertiles Staubblatt. — Abb. 28.—29. Staminodien. — Alle Abbildungen (del. M. ΚΥΝΩΛΟ-
VÁ) in Ansicht von der adaxialen Seite.

Clematis vitalba L. — Abb. 30. Perigonblatt (Tepal). — Abb. 31. Fertiles Staubblatt. — Abb. 32.—33. Staminodien. — Alle Abbildungen von der adaxialen Seite gesehen. Del. M. ΚΥΝΩΛΟVÁ.

⁵⁾ Um bei der Beurteilung der Längenverhältnisse der Andrözealglieder dieser sowie der anderen untersuchten Arten Fehlerquellen zu vermeiden, ist es notwendig, auf das besonders in der Endphase der ontogenetischen Entwicklung einsetzende und oft nicht unbeträchtliche Streckungswachstum ihrer Filamentregion Rücksicht zu nehmen und sie nur im ausgewachsenen Zustand zu vergleichen.

aus dem Vorkommen solcher Zellen auf der Filamentoberfläche von *C. alpina* auch ausserhalb des Nektariums und aus ihrem Fehlen auf der Filamentoberfläche von *C. integrifolia* (im Bereiche des Nektariums und ausserhalb desselben) erkennbar.

Clematis vitalba L.

ist in der Innervierung und Nervatur der Tepalen der vorhergehenden Art sehr ähnlich (Abb. 30). Das Perigon ist meist vierzählig, vereinzelt auch fünf- und sechszählig. Auch bei dieser Art wurden zweilappige Tepalen festgestellt. Die Oberhautzellen sind beiderseits etwas gestreckt und besitzen ungewellte Seitenwände, auf der abaxialen Perigonblattseite befinden sich Spaltöffnungen.

An die in der Blüte zentral um das Gynäzeum stehenden fertilen Staubblätter (Abb. 31) schliessen peripher, unmittelbar und ohne scharfe Grenze Staminodien mit meist längeren Filamenten und mehr oder minder verbreiterten Konnektiven (Abb. 32), vereinzelt auch mit einer gewissen Reduktion der Antherenregion (Abb. 33) an. Die Zellen der Filamentoberhaut sind hier (so wie bei den anderen drei untersuchten Arten) in der Längsachse des Filaments langgestreckt und besitzen gerade Seitenwände; Spaltöffnungen fehlen.

Wie schon mehrmals festgestellt wurde (KNUTH 1898 und die daselbst zit. Lit., WERTH 1956) ist die Blüte auch dieser Art nektarlos.⁶⁾ In der Form der papillenlosen Epidermiszellen im unteren Filamentteil ähnelt die vorliegende Art *C. integrifolia*.

In bezug auf das Fehlen jeglicher Nektariumrudimente sowohl auf den fertilen Staubblättern (Abb. 31), als auch auf Staminodien (Abb. 32, 33) stimmt *C. vitalba* mit *C. recta* völlig überein.

Diskussion einiger Ergebnisse

Allen untersuchten Arten der Gattung *Clematis* ist eine zyklische Anordnung der Tepalen in zwei alternierenden Quirlen gemeinsam (man vgl. PRANTL 1887, TRAPL 1912, SCHÖFFEL 1932, HIEPKO 1965). Falls mehr als vier Perigonblätter vorhanden sind, bilden die überzähligen entweder einen dritten Perigonkreis, oder es sind unter Beibehaltung von zwei Kreisen gewöhnlich im inneren mehr als zwei Tepalen vorhanden. Beides liess sich bei *C. integrifolia*, *C. recta* und *C. vitalba* beobachten. Aus der Stellung mancher überzähliger Perigonblätter in Blüten mit zwei Tepalum-Quirlen könnte deren Entstehung durch Verdoppelung der Perigonblattanlage vermutet werden. Auf diese Weise erklären wir uns z. B. das Vorkommen von vier schmalen Tepalen im inneren Perigonkreis von *C. integrifolia*. Auch TRAPL (l. c.), der so wie wir bei *C. recta* zweilappige bis der Länge nach gespaltene Perigonblätter beobachten konnte, vermutet besonders unter Berücksichtigung solcher, die bis zur Basis gespalten sind, deren Entstehung auf Grund von Verdoppelung (dédoublement); SCHÖFFEL (l. c.) hingegen zieht diesbezüglich, von der Auffassung ČELAKOVSKÝ's (1894) ausgehend, die Möglichkeit der sogenannten negativen Verdoppelung, d. h. sekundärer Verwachsung in

⁶⁾ KARTASCHOWA (1965, p. 91) nennt unter anderen Ranunculaceen *C. vitalba* L. als Beispiel einer Art mit einem Nektarium ohne direkte Leitbündelversorgung und gibt damit indirekt an, dass diese Art ein Blütennektarium besitzt, was wohl auf einem Irrtum beruhen dürfte.

Betracht. Auffallend ist die Beständigkeit in Zahl und Anordnung der Tepalen bei *C. alpina*. Wir konnten bei dieser Art immer nur vier Perigonblätter beobachten, Zwischengebilde zwischen ihnen und Hoch- bzw. Staubblättern waren nicht auffindbar. Auch Angaben über Bildungsabweichungen in Blüten von *C. alpina* fehlen, während solche bei anderen Arten oft beobachtet wurden. So fand TRAPL (l. c.), ähnlich wie wir, bei *C. integrifolia* Perigonblätter mit zum Teil hochblattartiger Ausbildung; ähnliche Gebilde gibt PENZIG (1921) für *C. hybrida* an. Ein unter die Blüte hinaufgerücktes und manchmal zum Teil perigonartig gefärbtes Hochblatt, das wir bei *C. recta* beobachten konnten, fand CAMUS (nach TRAPL l. c.) auch bei *C. vitalba* und TRAPL (l. c.) bei *C. cylindrica* SIMS.

Die Autoren, welche die Perigonblattinnervierung bei *Clematis* verfolgten (HENSLOW 1891 bei *C. vitalba*, SMITH 1926 bei *C. virginiana* L. und BROULAND 1935 bei *C. vitalba*, *C. recta*, *C. integrifolia* u. a.), stimmen darin überein, dass die Tepalen aller untersuchten Arten drei- oder mehrspurig sind und jeder Blattspurstrang in der Regel aus einer eigenen Blattlücke (Lakune) abzweigt; die Ergebnisse unserer Untersuchungen sind damit im Einklang. Bei *C. recta* und *C. vitalba* konnten wir, ähnlich wie BROULAND (l. c.), im Spross unterhalb der Insertionsstelle der Tepalen ausser den hier gewöhnlich vorhandenen sechs Hauptleitbündeln noch einige sekundäre Bündel feststellen. Diese fanden wir auch bei *C. integrifolia*, was mit den Angaben von BROULAND (l. c.) übereinstimmt, mit denen von PRANTL (l. c.) jedoch in Widerspruch steht, der *C. integrifolia* unter jene *Clematis*-Arten einreicht, denen sogenannte Zwischenstränge fehlen. Ebenso wie PRANTL (l. c.) konnten wir bei *C. alpina* keine sekundären Leitbündel im Spross unterhalb der Insertionsstelle der Tepalen feststellen; durch deren Abwesenheit unterscheidet sich diese von den übrigen untersuchten Arten. Angaben über die Perigonblattinnervierung von *C. alpina* fehlten bisher. Im Falle einer grösseren Anzahl von Blattspursträngen als drei gehört nicht zum Unterschied von *C. integrifolia* zu jedem eine selbständige Lakune. Die Anwesenheit einer grösseren Zahl von Perigonblattspursträngen sowie auch Lakunen weist bei allen untersuchten Arten eindeutig auf den Hochblattcharakter ihres Perigons und zugleich auf seine Homologie mit dem Kelch heterochlamydeischer Ranunculaceen hin.

Während bei *C. alpina* zwischen Tepalen und Staminodien in der Innervierung eine scharfe Grenze besteht, fehlt eine solche bei *C. integrifolia*, bei welcher Art sich in manchen Blüten Gebilde vorfanden, die Staubblättern sehr ähnlich waren, jedoch zwei bis drei Blattspurstränge besaßen. Ähnliche Fälle kommen bei anderen Ranunculaceen häufiger vor, einen erwähnen z. B. BROULAND (l. c.) und HIEPKO (l. c.): das innerste Kelchblatt von *Nigella damascena* L. erscheint zum Unterschied von den übrigen tri- bis bilakunär-dreispurigen so wie die Kronblätter regelmässig unilakunär-einspurig. Das Vorkommen derartiger Fälle mindert keineswegs die Bedeutung der Innervierung als Kriterium für die morphologische Wertung und Beurteilung des Ursprungs der Blütenhülle herab, ebenso wie das gelegentliche Auftreten eines Zwischengebildes zwischen Perigon- und Staubblatt in der Blüte nicht als Beweis für die Andrözealnatur der Perigonblätter angesehen werden kann. Zwischenformen zwischen Perigon- und Staubblättern sowie auch zwischen Kelch- und Kronblättern sind bei manchen Ranunculaceen beobachtet worden, so z. B. der letztgenannte Fall bei *Myosurus minimus* L. (SLAVÍKOVÁ 1968b); HIEPKO (l. c.) vertritt unter Hinweis auf Zwischengebilde zwischen

Perigon- und Staubblättern bei *Hepatica* MILLER ebenfalls die Ansicht, dass das vereinzelt Vorkommen derartiger Zwischenformen keineswegs gegen die Hochblattnatur der Tepalen spricht. Es hat den Anschein, dass für die Frage nach der Herkunft des Perigons auch die Epidermisbeschaffenheit der Perigon-, Hoch- und Staubblätter von Bedeutung ist. So besitzt bei allen vier von uns untersuchten *Clematis*-Arten die Epidermis der abaxialen (im Gegensatz zur adaxialen) Seite von Perigon- und Hochblättern Spaltöffnungen, die in der Oberhaut von Filamenten und Staminodien fehlen.⁷⁾

Die Perigonblattnervatur der untersuchten *Clematis*-Arten unterscheidet sich von jener der meisten Ranunculaceen-Gattungen dadurch, dass sie spitzläufig ist und zahlreiche Anastomosen besitzt. CHRTEK (1958) unterscheidet unter den Nervaturtypen der Blütenhülle bei den Ranunculaceen den *Clematis*-Typ, dem er nur noch die Gattung *Nigella* L. anreihet, deren Kelchblätter eine ähnliche Nervatur besitzen. Bei *C. alpina* ist die Staminodiennervatur in gleicher Weise wie die der Tepalen mehr oder minder geschlossen. Da bei den Ranunculaceen zwischen der Nervatur der Kelch-, Kron- und Perigonblätter keine wesentlichen Unterschiede bestehen (CHRTEK l. c.), dürfte dieses Merkmal kaum zur Klärung des Ursprungs der Blütenhülle in dieser Sippe beitragen, was sich auch in anderen Fällen gezeigt hat (SLAVÍKOVÁ 1968a, 1968b).

Bei allen untersuchten *Clematis*-Arten macht sich eine stärkere oder schwächere Tendenz zur Bildung von Staminodien bemerkbar. Bei *C. alpina* und *C. integrifolia* zeigen die in der Literatur meist als äussere Staubblätter bezeichneten Formen (Abb. 5, 6, 18, 19) bereits kleinere Antheren und in verschieden starkem Masse oft auch eine Filamentverbreiterung. Es kann mit gutem Grunde vermutet werden, dass diese Gebilde auch bei anderen Arten das für *C. alpina* nachgewiesene Absinken der Pollenkeimfähigkeit aufweisen. Dies ist der Grund, warum wir sie bereits als Staminodien bezeichnen, auch wenn wir uns bewusst sind, dass sie, zumal zwischen ihnen und den fertilen Staubblättern keine scharfe Grenze besteht, bestäubungsökologisch die Funktion von Staubblättern noch erfüllen können. In diesem Sinne finden sich im Rahmen der Variabilität auch bei *C. recta* und *C. vitalba* Staminodien (Abb. 28, 29, 32, 33), d. h. Staubblätter mit bereits mehr oder weniger merkbaren Andeutungen staminodialer Umbildung (gleichsam mit den ersten Anläufen dazu). Von diesem Gesichtspunkt aus ist die Angabe von TUTIN (1964) „staminodes absent“ für die Sektion *Clematis* mit den beiden letztgenannten Arten, für die Sektion *Viorna* (REICHENB.) PRANTL mit *C. integrifolia*, sowie wahrscheinlich auch für die Sektionen *Cheirosopsis* DC. und *Viticella* LINK. wohl nur quantitativ und im Gegensatz zur Sektion *Atragene* (L.) DC., die eine breitere Amplitude staminodialer Ausbildung aufweist, zu verstehen. Von den gleitenden Übergängen zwischen fertilen Staubblättern und Staminodien abgesehen deutet auch die bei *C. alpina* festgestellte, von den einzelnen Quirlen unabhängige Stellvertretung dieser beiden Blattkategorien in ein- und derselben Blüte ebenso wie die ebenfalls bei der genannten Art beobachtete, mit zunehmender staminodialer Ausbildung merkbar und kontinuierlich absinkende Keimfähigkeit des Pollens auf evolutionäre Veränderungen durchwegs andrözealer Primordien und damit

⁷⁾ Auch in der Form der Epidermiszellen ergeben sich an den verschiedenen Blattkategorien gewisse Unterschiede, deren Auswertung für die hier behandelte Frage später und in einem anderen Zusammenhang erfolgen soll.

auf eine morphogenetische Zusammengehörigkeit all dieser Gebilde hin; auch das innerhalb der Gattung anscheinend ausschliesslich andrözeale, auf fertilen Staubblättern und Staminodien ausgebildete Nektarium kann in diesem Sinne gewertet werden.

In der grossen Gattung *Clematis* kommen Arten mit und ohne Blütennektarium vor, wobei die Anwesenheit desselben wohl mit Recht als ursprüngliches, sein Fehlen als abgeleitetes, in Zusammenhang mit dem Übergang zur sekundären Pollenblütigkeit erworbenes Merkmal zu werten ist.⁸⁾ Das Blütennektarium von *Clematis* ist, soweit bekannt, immer ein Andrözealnektarium, das entweder, zumindestens vorherrschend, auf den fertilen Staubblättern (wie bei den beiden von uns untersuchten Arten mit einem Blütennektarium), oder vorwiegend bis möglicherweise ausschliesslich auf Staminodien zur Entwicklung kommt. Sein Vorkommen auf den fertilen Staubblättern kann als ursprünglicheres Merkmal angesehen werden. Eine eingehende Untersuchung der Nektariumverhältnisse in der ganzen Gattung steht noch aus, es liegen diesbezüglich nur Einzelbeobachtungen vor, die einander manchmal widersprechen. So kommt es nach PORSCH (1913) am Grunde der Filamente von *C. pitcheri* TORR. GR. zu einer Nektarabscheidung. Die von DELPINO (zit. bei KNUTH 1898) für *C. balearica* RICH. auf löffelförmigen Staminodien angegebene Nektarsekretion konnte PRANTL (l. c.) nicht bestätigen. Bei *C. naravelioides* O. KUNTZE sind nach PRANTL (l. c.) die Konnektive über die Antheren hinaus in einen drüsigen Fortsatz verlängert, der an den äusseren Staubblättern (nach unserer Terminologie also schon an Staminodien!) deutlich auf Kosten der Antheren vergrössert ist. Nach PRANTL (l. c.) und SCHÖFFEL (l. c.) sind die äusseren Staubblätter von *C. zeylanica* L. steril und auf ihrer ganzen Oberfläche (mit Ausnahme des kurzen „Stieles“⁴⁾ drüsig.

Das Vorhandensein oder Fehlen eines Blütennektariums bzw. feinere Unterschiede in seinem Vorkommen auf fertilen Staubblättern und Staminodien dürften brauchbare Merkmale für die Systematik der Gattung *Clematis* abgeben. So hat bereits PRANTL (l. c.) seine Sektionen *Pseudanemone*, *Viticella* (DC. emend.) und *Flammula* (DC. emend.) durch das Fehlen, *Viorna* durch das Vorhandensein eines Blütennektariums charakterisiert; ob in der Sektion *Naravelia* (DC. emend.) auch Arten ohne Nektarien vorkommen, war für PRANTL (l. c.) ungewiss. Ebenfalls in neuester Zeit weisen Angaben darauf hin, dass eine neuerliche Überprüfung dieses Merkmals unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen Bedeutung wünschenswert wäre; so gibt KARTASCHOWA (1965) Nektarabscheidung in der Blüte von *C. orientalis* L. aus der PRANTLSchen, durch das Fehlen eines Blütennektariums charakterisierten Sektion *Flammula* an. Es ist bedauerlich, dass TUTIN (l. c.) bei der Bearbeitung der europäischen Arten der Gattung zumindestens das Vorhandensein oder Fehlen eines Blütennektariums, das als Merkmal auch für diesen Artenbereich von Bedeutung ist, nicht berücksichtigt hat; der genannte Autor gibt in der Gattungscharakteristik (im europäischen Um-

⁸⁾ Die Abb. 29 bei WERTH (1956), der ebenfalls die Auffassung über den sekundären Charakter der Pollenblütigkeit bei *Clematis* vertritt, ist insofern irreführend, weil der genannte Autor eine morphologische Entwicklungsreihe von *Clematis*-Arten mit verbreiterten und nektariumtragenden Filamenten zu solchen mit fadenförmigen und nektariumfreien aufzeigen will, was den Tatsachen nicht entspricht, wie dies schon die beiden in der vorliegenden Studie behandelten, Nektarblumen besitzenden Arten zeigen.

fange) lediglich das Fehlen von „Honigblättern“ (honey-leaves) an.⁹⁾ Die Bedeutung des genannten Merkmals kann im Zusammenhang mit unseren Ergebnissen an Hand eines konkreten, der europäischen Flora entstammenden Falles aufgezeigt werden. TUTIN (l. c.) gliedert die Art *C. alpina* (L.) MILLER im Anschluss an KUNTZE (1885) in zwei Unterarten, und zwar in die von uns untersuchte subsp. *alpina* (*Atragene alpina* L.) und in die subsp. *sibirica* (L.) O. KUNTZE (*Atragene sibirica* L.), bei welcher letzterer, nach den eingehenden Untersuchungen von KARTASCHOWA (l. c.) zu schliessen, besonders in der Lokalisation des Nektariums nicht unwesentliche Unterschiede von der subsp. *alpina* bestehen, auf die schon bei der Behandlung der Nektariumverhältnisse von *C. alpina* von uns hingewiesen wurde. Wenn ausserdem noch die deutlichen, von PRANTL (l. c.) angegebenen Unterschiede in Form und Bewimperung der äusseren petaloiden Staminodien zwischen beiden angeblichen Unterarten, die sich nach TUTIN (l. c.) nur durch Blütenfärbung und Areal unterscheiden sollen, in Betracht gezogen werden, erscheint es fraglich und einer neuerlichen Prüfung wert, ob die auf KUNTZE (l. c.) zurückgehende und von TUTIN (l. c.) erneuerte Zusammenziehung beider Taxa in eine Art gerechtfertigt ist¹⁰⁾, zumal PRANTL (l. c.) *C. alpina* MILLER und *C. sibirica* MILLER als gute Arten anführt, wobei der erstgenannten sogar drei weitere Arten auf Grund verschiedener Merkmale systematisch näher stehen als *C. sibirica* MILLER. Die von uns bei *C. alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina* festgestellten Nektariumverhältnisse, verglichen mit denen von *C. alpina* subsp. *sibirica* (L.) O. KUNTZE (nur auf Grund der Angaben von KARTASCHOWA l. c., da wir bisher leider nicht Gelegenheit hatten, lebendes Material dieses Taxons zu untersuchen), sprechen für die PRANTLSche Wertung beider Taxa.

Das Blütennektarium von *Clematis* ist auch noch in einer anderen Hinsicht bemerkenswert. Aus dem Wenigen, was wir bisher in dieser Gattung über die Mannigfaltigkeit seines Vorkommens auf fertilen Staubblättern oder Staminodien bzw. auf beiden wissen, kann vermutet werden, dass das erstere das ursprünglichere ist. Bei der Entstehung von Blütenhüllblättern aus andrözealen Primordien über mehr oder minder petaloide Staminodien schwindet in manchen Fällen, so bei *C. alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina* (ähnlich auch bei *Sagittaria* L., DAUMANN 1931b), das auf den fertilen Staubblättern entwickelte Nektarium verhältnismässig rasch, in anderen wieder erscheint eine Zwischenphase gesteigerter Drüsenentwicklung und -tätigkeit auf den schon mehr oder weniger petaloiden Staminodien eingeschaltet, wie nach KARTASCHOWA (l. c.) bei *C. alpina* subsp. *sibirica* (L.) O. KUNTZE (ähnlich auch nach KARTASCHOWA l. c. bei *Calycanthus*). Beim Übergang fertiler Andrözealglieder zu Staminodien ohne petaloide Entwicklungstendenz kann es zu einer gesteigerten und auf manchen Staminodien fixierten Nektariumentwicklung kommen, was wohl bei *C. zeylanica* L. der Fall ist, eine Erscheinung, die auch anderswo (*Sagittaria* L., *Sagina* L., DAUMANN 1931b) beobachtet wurde.

⁹⁾ Es wäre an der Zeit, die veraltete und nicht zutreffende Bezeichnung „Honigblatt“ zumindestens durch „Nektarblatt“ zu ersetzen, obwohl auch diese nicht besonders geeignet erscheint (vgl. HIEPKO l. c.); schon mehrmals und vor geraumer Zeit wurde darauf hingewiesen (z. B. von KNOLL 1931), dass es notwendig ist, Nektar vom Honig zu unterscheiden. In diesem Zusammenhang ist es bedauerlich, dass auch in neuesten systematischen Werken (TUTIN l. c.) „Honigblätter“ wieder auftauchen.

¹⁰⁾ Wir beabsichtigen, diese Frage zu prüfen, sobald wir lebendes Material von *C. alpina* subsp. *sibirica* (L.) O. KUNTZE erhalten werden.

V práci byla studována morfoloická variabilita a vaskularisace perianthu a androeceá (se zvláštním přihlídnutím ke staminodiím) u čtyř, na území ČSSR planě rostoucích druhů rodu *Clematis* [*C. alpina* (L.) MILLER subsp. *alpina*, *C. integrifolia* L., *C. recta* L., *C. vitalba* L.]. Hlavním cílem práce bylo přispět u tohoto rodu k řešení problematiky morfoloického hodnocení květního obalu a k objasnění nektariových poměrů. Vaskularisace perianthu, právě tak jako výskyt, popř. absence průduchů na různých listových kategoriích, ukazuje na listenový charakter perigonu a na jeho homologii s kališními lístky heterochlamydeických zástupců čeledi *Ranunculaceae*.

Staminodia, která se vyskytují u všech čtyř zkoumaných druhů (nejvýrazněji u *C. alpina*), vykazují plynulé přechody k tyčinkám. Na androeceální původ petaloidních staminodií u *C. alpina* ukazuje také vzájemné zastupování tyčinek a staminodií nezávisle na kruzích téhož květu, dále plynule klesající klíčivost pylu se stoupající diferenciací staminodií a konečně výskyt plně vyvinutých nektarií na nitkách tyčinek a rudimentárních nektarií na vnitřních staminodiích.

Květní nektarium, jehož stavba a způsob sekrece byly studovány, se vyskytuje jen u druhů *C. alpina* a *C. integrifolia*; není vytvořeno v druhotně pylových květech druhů *C. recta* a *C. vitalba*.

Mezi oběma plemeny druhu *C. alpina* — subsp. *alpina* a subsp. *sibirica* (L.) O. KUNTZE — jsou nápadné rozdíly zejména v lokalisaci nektaria, ale i v jiných znacích (*C. alpina* subsp. *sibirica* jen na základě literárních údajů), a naskýtá se tak otázka, zda je vhodné řadit oba taxony do společného druhu.

L i t e r a t u r

- BROULAND M. (1935): Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. — Le Botániste, Paris, 27 : 1—278.
- ČELAKOVSKÝ L. J. (1895): Das Reductionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. — S.-B. königl. böhm. Ges. Wiss., Prag. cl. math.-natur., 1894/3 : 1—140.
- CHRTEK J. (1958): Anatomie a morfologie petalů. — Disertační práce, dep.: knihovna Katedry botaniky PFUK, Praha.
- DAUMANN E. (1930): Das Blütennektarium von Nepenthes. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien I. — Beih. bot. Cbl., Dresden, sect. 1, 47 : 1—14.
- (1931a): Zur Morphologie und Ökologie der Blüte von *Stratiotes aloides* L. — Planta, Berlin, 14 : 766—776.
- (1931b): Zur Phylogenie der Diskusbildungen. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien II (*Hydrocharis*, *Sagittaria*, *Sagina*). — Beih. bot. Cbl., Dresden, sect. 1, 48 : 183—208.
- (1935): Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris*. — Ibid., sect. B, 53 : 525—625.
- (1963a): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*. — Preslia, Praha, 35 : 23—30.
- (1963b): Zur Blütenökologie von *Veratrum nigrum* L. — Ibid.: 289—296.
- (1967a): Zur Bestäubungs- und Verbreitungsökologie dreier *Impatiens*-Arten. — Ibid., 39 : 43—58.
- (1967b): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Veratrum album* subsp. *lobelianum* (BERNH.) RECH. — Öst. bot. Z., Wien, 114 : 134—148.
- EICHLER A. W. (1875): Blüthendiagramme. — 575 p., Leipzig.
- ENGLER A. (1964): Syllabus der Pflanzenfamilien 2 (ed. 12). — 666 p., Berlin.
- FELDHOFEN E. (1932): Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotylen. — Beih. bot. Cbl., Dresden, sect. 1, 50 : 459—634.
- HALLERMEIER M. (1922): Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung? — Flora, Jena, 115 (= 15 ser. n.) : 75—101.
- HEGI G. (1912): Illustrierte Flora von Mitteleuropa 3. — 607 p., München.
- HENSLOW G. (1891): On the vascular systems of floral organs and their importance in the interpretation of the morphology of flowers. — J. Linn. Soc., London, ser. bot. 28 : 151—197.
- HIEPKO P. (1965): Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpiceae. — Bot. Jb., Stuttgart, 84 : 359—426.
- JANCHEN E. (1949): Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. — Denkschr. Akad. Wiss., Wien, cl. math.-natur., 108 : 1—82.
- KARTASCHOWA N. N. (1965): Bau und Funktion der Blütennektarien zweikeimblättriger Pflanzen (russisch). — 194 p., Tomsk.
- KNOLL F. (1931): Bestäubung. — in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, ed. 2 : 870—908.
- KNUTH P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie 2/1 — 697 p., Leipzig.
- KUGLER H. (1955): Einführung in die Blütenökologie. — 278 p., Stuttgart.

- KUNTZE O. (1885): Monographie der Gattung *Clematis*. — Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg, Berlin, 26 : 83–202.
- MÜLLER H. (1873): Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. — 478 p., Leipzig.
- (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. — 612 p., Leipzig.
- PENZIG O. (1921): Pflanzen-Teratologie 2. — 548 p., Berlin.
- PERCIVAL M. S. (1965): Floral biology. — 243 p., Oxford.
- PORSCH O. (1913): Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. — Ber. dtsh. bot. Ges., Berlin, 31 : 580–590.
- PRANTL K. (1887): Beiträge zur Morphologie und Systematik der *Ranunculaceen*. — Bot. Jb., Leipzig, 9 : 225–273.
- PRUZSINSZKY S. (1960): Über Trocken- und Feuchtluftresistenz des Pollens — S.-B. öst. Akad. Wiss., Wien, cl. math.-natur., sect. 1, 169 : 43–100.
- RADTKE F. (1926): Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennektarien. — *Planta*, Berlin, 1 : 379–418.
- SCHÖFFEL K. (1932): Untersuchungen über den Blütenbau der *Ranunculaceen*. — *Planta*, Berlin, 17 : 315–371.
- SLAVÍKOVÁ Z. (1968a): Zur Morphologie der Blütenhülle von *Ranunculaceen* I. *Anemone nemorosa* L. — *Preslia*, Praha, 40 : 1–12.
- (1968b): Zur Morphologie der Blütenhülle von *Ranunculaceen* II. *Myosurus minimus* L. — *Ibid.*: 113–121.
- SMITH G. H. (1926): Vascular anatomy of Ranalian flowers. I. *Ranunculaceae*. — *Bot. Gaz.*, Chicago, 82 : 1–29.
- TRAPL S. (1912): Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der *Ranunculaceen*-blüte. — *Beih. bot. Cbl.*, Dresden, 28 : 247–281.
- TUTIN T. G. (1964): *Clematis* L. — in: T. G. Tutin et al.: *Flora Europaea*, Cambridge, 1: 221–222.
- WERTH E. (1956): Bau und Leben der Blumen. Die blütenbiologischen Bautypen in Entwicklung und Anpassung. — 204 p., Stuttgart.