

Zur Frage nach dem Vorkommen eines Septalnektariums bei Dicotyledonen. Zugleich ein Beitrag zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Buxus* L. und *Cneorum* L.

K otázce výskytu septálního nektaria u dvouděložných.
Zároveň příspěvek ke květní morfologii a opylovací ekologii rodů *Buxus* L. a *Cneorum* L.

Erich Daumann

DAUMANN E. (1974): Zur Frage nach dem Vorkommen eines Septalnektariums bei Dicotyledonen. Zugleich ein Beitrag zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Buxus* L. und *Cneorum* L. — Preslia, Praha, 46 : 97—109.

Das für die Mehrzahl der Monocotyledonen charakteristische Septalnektarium kann bei den Dicotyledonen bisher mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden. Die beiden in dieser Hinsicht angeführten Vertreter (*Buxus sempervirens* L., weibliche Blüte; *Cneorum tricocum* L.) halten einer kritischen Prüfung nicht stand.

Wie die ontogenetische Entwicklung der Blüte und Bildungsabweichungen andeuten, sind in der weiblichen Blüte von *Buxus sempervirens* die drei dem Fruchtknoten septal aufgelagerten Nektariumhöcker morphogenetisch Staminodialteile, so dass es sich um ein Andrözealnektarium handelt. Es ist demnach nicht möglich, diese Aufwölbungen lediglich ihrer septalen Lage nach als ein gewisses Gegenstück zum Septalnektarium der Einkeimblättrigen aufzufassen.

Die Zwitterblüte von *Cneorum tricocum* weist zwar neben einem intensiv exzernierenden Diskusnektarium drei septale Spalträume im Fruchtknoten auf, die in der Griffelbasis nach aussen münden. Diese Hohlräume werden jedoch von keinem Nektariumgewebe umgeben und es erfolgt hier auch nicht die geringste Flüssigkeitsausscheidung.

Bei beiden untersuchten Arten wurde ausserdem noch folgendes berücksichtigt, und zwar bei *Buxus sempervirens*: morphologische Wertung des Zentralkörpers in der männlichen Blüte, histologischer Bau der Nektariumhöcker in der weiblichen und des Zentralkörpers in der männlichen Blüte sowie des Nektariums in beiderlei Blüten, Anthesedauer und Dauer der Nektarausscheidung in der männlichen und weiblichen Blüte, Art und Weise der Nektarausscheidung, Inhaltsstoffe des Blütennektars, Pollenprüfung unter besonderer Berücksichtigung seines Zusammenhaltes (kein Windblütler), Insektenbesuch an den duftlosen Blüten und Bestäubungsart (im botanischen Garten); bei *Cneorum tricocum*: Insektenbesuch und Bestäubungsart (an natürlichen Standorten in Südfrankreich).

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, 128 01 Praha 2, Tschechoslowakei.

Einleitung

Nach unseren heutigen Kenntnissen ist ein Septalnektarium (meist als inneres, seltener als äusseres ausgebildet) auf die Einkeimblättrigen beschränkt, auch wenn bei diesen ebenfalls andere Nektariumtypen vorkommen bzw. ein Blütennektarium vollständig fehlt (DAUMANN 1970). Ein gewisses Gegenstück zum Septalnektarium der Monocotyledonen sehen TIEGHEM (1897) und später WERTH (1922) bei den Dicotyledonen im anscheinenden Gynäzealnektarium von *Buxus* L. TIEGHEM (1898) glaubte ausserdem in der Blüte von *Cneorum tricocum* L., einem Vertreter der kleinen zweikeimblättrigen Familie der *Cneoraceae*, ein inneres Septalnektarium gefunden zu haben.

In der vorliegenden Studie sollen diese Angaben beider Autoren kritisch gewertet werden, wobei auch einige weitere blütenmorphologische Fragen und die Bestäubungsökologie von *Buxus sempervirens* L. und *Cneorum tricocum* L. Berücksichtigung finden.

Die *Buxus sempervirens* betreffenden Beobachtungen und Untersuchungen wurden an blühenden Exemplaren dieser Art (var. *glauca* KIRCHN.) im Botanischen Garten und Institut der Karls-Universität zu Prag durchgeführt. *Cneorum tricoccum* konnte ich vor Jahren im Freiland an der französischen Riviera und im Laboratoire de zoologie in Villefranche s. m., Alpes maritimes, und ausserdem noch später im Glashaus des Botanischen Gartens sowie im Botanischen Institut der Karls-Universität beobachten und untersuchen.

Hinsichtlich des in der vorliegenden Studie angewandten methodischen Vorganges bei der Prüfung einer Flüssigkeitsausscheidung an Blütenteilen und damit der Bestimmung von Lage und Ausdehnung eines Nektariums, ferner der Exkretionsart, der Prüfung des Exkretes auf Inhaltsstoffe sowie bei der Untersuchung der Gewebeschaffenheit des tatsächlichen bzw. angeblichen Nektariums verweise ich auf eingehende Angaben in meinen früheren Arbeiten (so z. B. DAUMANN 1970 : 466 u. f.). Die Untersuchung der postfloralen Nektarexkretion in der weiblichen Blüte von *Buxus sempervirens* erfolgte in methodischer Hinsicht im wesentlichen so wie bei *Jasminum nudiflorum* LINDL. und *Lamium album* L. (DAUMANN 1932a), wobei zwecks Verhinderung von Bestäubung in manchen Blütenständen die weiblichen Blüten vor Anthesebeginn durch Gazesäckchen geschützt und die unter ihnen befindlichen männlichen Blüten noch im Knospenzustand entfernt wurden. Über die Art und Weise der Duftprüfung von Blüten (Döscherversuche) vgl. man meine Hinweise bei *Veratrum nigrum* (DAUMANN 1963). Die Untersuchung des Pollenzusammenhaltes wurde nach den Methoden von POHL (1929) und KNOLL (1936) durchgeführt.

Buxus L.

Die Nektariumverhältnisse in den eingeschlechtlichen Blüten dieser Gattung sind nicht einheitlich. Manche Arten (z. B. *B. sempervirens* L., *B. hildebrandtii* BAILL.) besitzen ein Nektarium in der weiblichen und männlichen Blüte, bei anderen wieder (z. B. *B. acuminata* GRISEB.) findet sich ein solches nur in der männlichen Blüte, während die weibliche nektarlos ist; schliesslich sind auch Arten bekannt (z. B. *B. macowanii* OLIV., *B. madagascariensis* DUP.-TH.), deren weibliche und männliche Blüten ein Nektarium entbehren (TIEGHEM 1897).

Die im folgenden behandelten Beobachtungen und Untersuchungen beziehen sich lediglich auf *B. sempervirens*. In den Achseln paarig dekussierter Laubblätter entwickeln sich bei dieser Art im März bis April kopfig verkürzte Ähren von gelblich grüner Farbe. Am Gipfel des Blütenstandes befindet sich eine weibliche Blüte, unter ihr stehen in wechselnder Zahl mehrere männliche Blüten, die sich in der Regel etwas später öffnen als die terminale weibliche Blüte.

Die weibliche Blüte und ihr Nektarium

Die weibliche Blüte ist von Vorblättern umgeben und besitzt weissliche Perigonblätter in wechselnder Zahl. Ihre drei Fruchtblätter sind zu einem dreifächerigen Fruchtknoten verwachsen, der drei den Fächern superponierte Griffel mit zweilappigen Narben und drei mit diesen alternierend länglich-ovale, grünliche Höcker (Aufwölbungen) trägt, die in der Blütenmitte zusammenstossen und hier durch drei Furchen voneinander getrennt erscheinen (Abb. 1, 2); jede dieser Aufwölbungen gehört scheinbar (man vgl. im weiteren) zur Hälfte zwei benachbarten Karpellen an, was allerdings auf der Höckeroberfläche durch keinerlei Furchen erkennbar ist, so dass die diesbezüglichen Abbildungen bei HEGI (1925 : 203, Fig. 1809b, c) unrichtig sind. Nebenbei sei auch auf die andersartige Unrichtigkeit der einen oberwähnten Figur 1809e bei HEGI verwiesen: die drei Griffel spreizen während der Anthese keineswegs so weit auseinander, wie es in dieser Figur den Anschein hat (man vgl. sie mit meiner Abb. 1); in dieser Hinsicht ist die von WERTH (1922 : 224) stammende und zur Hälfte von HEGI (l. c.: 205, Fig. 1810f) übernommene Abbildung besser, leider sind andererseits in ihr (WERTH 1922, Fig. 3/8 — in Aufsicht und von der Seite gesehen) die Aufwölbungen zu klein und isoliert peripher (unrichtigerweise in der Blütenmitte nicht zusammenstossend) eingezeichnet. Auch die Abbildung einer weiblichen Blüte (von der Seite nach Entfernung der Blütenhülle) bei KIRCHNER (1911 : 107, Fig. 33C) zeigt richtig die steil aufgerichtete Orientierung der Griffel. Diese ist während der Anthese von ökologischer Bedeutung, da so die blumenbesuchenden und nektarsammelnden Insekten eher mit der Narbenoberfläche in Kontakt geraten. Im Gipfelteil der drei Höcker wird regelmässig Nektar ausgeschieden. Bei einer engeren (und meiner Ansicht nach zweckmässigeren) Begriffsumgrenzung des Nektariums (DAUMANN 1970 : 465) sollte im Gegensatz zu der in der einschlägigen Literatur üblichen Bezeichnungsweise nicht der gesamte Höcker (die gesamte Aufwölbung) als Nektarium sondern besser nur als Nektariumhöcker bezeichnet werden, der in seinem Gipfelteil in verhältnismässig geringer Ausdehnung das Nektarium trägt.

Die Anthesedauer der weiblichen Blüte betrug im botanischen Garten 6—9 Tage. Bereits zu Blühbeginn ist die Narbe funktionsfähig und verbleibt in diesem Zustand bis zum Ende der Anthese (H_2O_2 -Reaktion!).

Der Nektariumhöcker besteht keineswegs aus einheitlichem Parenchym, wie dies TIEGHEM (1897) angibt. In seinem Gipfelteil ist ein Nektarium histologisch deutlich differenziert, geht allerdings, was die Zellform und -grösse betrifft, allmählich und ohne scharfe Grenze in das umgebende Gewebe über (Abb. 3). Die Zellen der Nektariumepidermis sind kleiner als die ihrer Umgebung und senkrecht zur Nektariumoberfläche palisadenförmig angeordnet. Das aus annähernd isodiametrischen und kleineren Zellen bestehende Nektariumparenchym ist in der Regel nur einschichtig; unter ihm befindet sich das grosszellige Grundparenchym (Abb. 3). In der Nektariumepidermis sind schon von TIEGHEM (1897) angeführte, mehr oder weniger modifizierte Spaltöffnungen vorhanden (Abb. 4), deren meist weit klaffende Spalte sich bei Zusatz von Plasmolytika nur etwas verengt, aber nicht mehr schliesst. Diese erscheint, besonders gegen Ende der Anthese, oft mit einer dunkelbraunen Masse verstopft. Ein einzelner terminaler Porus befindet sich nicht auf dem Nektariumhöcker, wie dies EICHLER (1878) unrichtig anführt, was auch schon TIEGHEM (1897) erkannt hat. Die Nektariumepidermis und das Nektariumparenchym enthalten Chloroplasten, was auch bei anderen Nektarien der Fall ist (z. B. bei *Veratrum nigrum* L., DAUMANN 1963). Wie schon KARTASCHOWA (1965) angibt, lässt das Blütennektarium von *B. sempervirens* eine deutliche Leitbündelversorgung erkennen; mehrere aus dem Blütenboden kommende Leitbündel enden mit ihrem Phloemteil im Nektariumparenchym oder unmittelbar unter diesem im Grundparenchym. Vor Exkretionsbeginn (in Blütenknospen) ist das Nektarium sowie das angrenzende Grundparenchym reich an Stärke. Während der Anthese nimmt hier der Stärkegehalt ab und es kann an diesen Stellen eine Zuckeranreicherung festgestellt werden. Nach Beendigung der Nektarexkretion sind lediglich Spuren von Zuckerarten und Stärke im Nektarium und Umgebung erkennbar.

Wie schon öfters betont (DAUMANN 1970), kann nur durch direkte Beobachtung die Art und Weise der Nektarexkretion festgestellt werden,

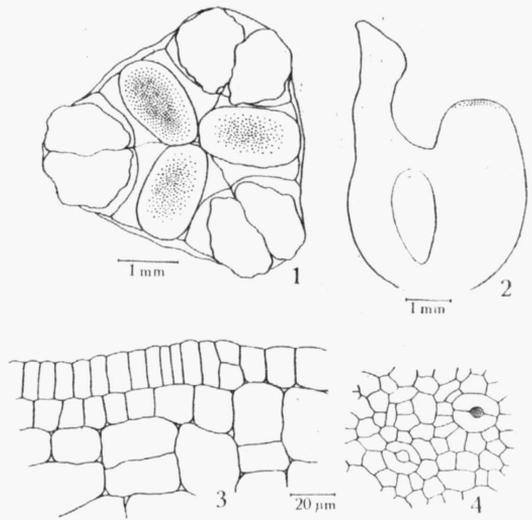


Abb. 1—4. — *Buxus sempervirens* L.: 1. Stempel mit drei Griffeln und Narben sowie mit drei Nektariumhöckern in Aufsicht. — 2. Stempel im Längsschnitt, wobei ein Griffel und ein Nektariumhöcker getroffen sind. Beide Abbildungen etwas schematisiert; Lage und Ausdehnung des Nektariums durch Punktierung angedeutet. — 3. Randteil eines Nektariums einer weiblichen Blüte im Längsschnitt; rechts ist der Übergang in die Zellform der Nektariumumgebung erkennbar. — 4. Teil der Nektariumepidermis einer weiblichen Blüte mit zwei Spaltöffnungen in Aufsicht; bei der einen erscheint die Spalte mit einer dunkelbraunen Masse verstopft.

denn das Vorkommen von mehr oder weniger modifizierten Spaltöffnungen in der Nektariumepidermis berechtigt noch keineswegs zu dem Schluss, dass durch sie die Flüssigkeitsausscheidung erfolgt. Ein derartiger Fehlschluss ist TIEGHEM (1897) unterlaufen, der für das Nektarium der weiblichen Blüte von *B. sempervirens* eine Nektarexkretion durch solche Spaltöffnungen angibt. Ich konnte wiederholt feststellen, dass dies nicht der Fall ist, die Exkretion erfolgt stets nur als Flüssigkeitsdurchtritt durch die Epidermisaussenwände und durch die dünne Kutikula, ohne dass diese bei dem Vorgange abgehoben oder zerrissen wird. Durch die Spaltöffnungen tritt niemals Nektar aus, auch wenn deren Spalte noch keinen dunkelbraunen Verschluss erkennen lässt. Hier sei auf das Blütennektarium von *Jasminum nudiflorum* LINDL. verwiesen, dessen Epidermis ebenfalls mehr oder minder modifizierte Spaltöffnungen enthält, durch die zum Unterschied von *Buxus sempervirens* allerdings nur geringfügig Nektar austritt, während die hauptsächlichste Exkretion in derselben Weise wie beim Buchsbaum erfolgt (DAUMANN 1932a). Wieder in anderen Fällen (z. B. *Parnassia* L., DAUMANN 1932b; *Anthurium* SCHOTT, DAUMANN 1970) wird der Nektar ausschliesslich durch derartige Spaltöffnungen ausgeschieden, was zeigt, dass auch bei deren Anwesenheit in der Nektariumepidermis verschiedene Exkretionsarten auftreten können. Die von EICHLER (l. c.) stammende Angabe einer Nektarausscheidung durch einen einzelnen Porus im Gipfelteil des Nektariumhöckers wurde schon von TIEGHEM (1897) als unrichtig zurückgewiesen, da, wie bereits erwähnt, ein solcher terminaler Porus überhaupt nicht existiert.

Die Prüfung des Nektars der weiblichen Blüte unserer Art ergab die Anwesenheit von Mono- und Disacchariden (Fruktose, Glukose, Saccharose).

Die Nektarausscheidung setzt zu Anthesebeginn ein, endet jedoch nicht mit deren Abschluss, sondern dauert unter allmählichem Abklingen noch einige Tage, also postfloral an, wobei sich ähnlich wie bei *Lamium album* L. (DAUMANN 1932a) Unterschiede zwischen bestäubten und unbestäubten Blüten ergaben. In künstlich (allogam) bestäubten Blüten hielt die

Tab. — Postflorale Nektarmenge, gemessen durch die Länge der Flüssigkeitssäule in der Versuchskapillare (in mm)

Blüte Nr.	17. 4.	18. 4.	19. 4.	20. 4.	21. 4.	22. 4.	23. 4.	24. 4.	25. 4.
1	11	7,5	3	3,5	0	0	0	0	0
2	12,5	9	10	4	2	0	0	0	0
3	7	4	1,5	0	0	0	0	0	0
4	8	8,5	8	7	3,5	0	0	0	0
5	7,5	10	9,5	5	1,5	0	0	0	0
6	10	10,5	6	2,5	1	0	0	0	0
7	9,5	9,5	5	5,5	4	3	1	0	0
8	12	8	6	5	4,5	5	4	2	0
9	8,5	10	7	6,5	4	2,5	3	1,5	0
10	9	7	6,5	8	7	4	2	0	0
11	10,5	7,5	9	9	7	6	3,5	0	0
12	6	6	7	3,5	6,5	5	3	3	0

Anmerkung: Die Blüten Nr. 1–6 wurden künstlich bestäubt, die Blüten Nr. 7–12 blieben unbestäubt.

postflorale Nektarausscheidung auf den sich bereits vergrößernden Fruchtknoten noch 3—5 Tage an (was bestäubungsökologisch eigentlich eine Vergeudung darstellt!), in unbestäubten Blüten war regelmässig eine um weitere 2—3 Tage länger andauernde postflorale Nektarexkretion zu beobachten (Tabelle).

Lediglich auf Grund der Lageverhältnisse in der voll entwickelten weiblichen Blüte wurden bisher allgemein die drei Nektariumhöcker morphologisch als Fruchtknotenanhängsel, das Nektarium demnach als Gynäzealnektarium und wegen der septalen Lage dieser Höcker, wie schon einleitend erwähnt, von zwei Autoren als ein gewisses Gegenstück zum Septalnektarium der Einkeimblättrigen gewertet. Auf Grund des Studiums der Blütenontogenese und von Bildungsabweichungen bin ich zu der Ansicht gelangt, dass diese morphologische Wertung der Nektariumhöcker und damit auch des Nektariums unrichtig ist. Am Blütenvegetationskegel werden die Primordien der Nektariumaufwölbungen als getrennte Höcker ausserhalb der Karpellprimordien und mit ihnen alternierend angelegt, die sich diesen erst im Laufe der weiteren Blütenentwicklung gleichsam anschmiegen, im Ober- teil deren Septalbereich zentripetal überlagern und mit ihnen verschmelzen. Die drei Nektariumhöcker dürften demnach morphogenetisch Teile dreier Staminodiengipfel darstellen und so andrözealen Charakter besitzen. Diesen Befund stützen auch Bildungsabweichungen von Stempeln, die ich bei Durchsicht eines grossen Blütenmaterials ganz vereinzelt fand; zwei solcher atavistisch auffassbarer Bildungsabweichungen sind in Abb. 5 und 6 im Längsschnitt wiedergegeben. Bei beiden ist die histologische Abgrenzung des Staminodiums vom Karpellgewebe deutlich erkennbar, die unter normalen Verhältnissen an voll entwickelten Fruchtknoten

vollständig fehlt. Manchmal ist im Gipfelteil des Staminodiums noch ein schwach entwickeltes Nektarium vorhanden, manchmal wieder fehlt ein solches vollständig und es finden sich hier sogar noch mehr oder minder deutliche Reste sporogenen Gewebes. Bemerkenswert ist auch der Umstand, dass bei derartigen Bildungsabweichungen, so wie bei fertilen Staubblättern, stets nur ein einziges Leitbündel aus dem Blütenboden kommend im Staminodialteil zentral bis in den Gipfel reicht, während unter normalen Verhältnissen, wie bereits erwähnt, mehrere Leitbündel aus dem Blütenboden in den Nektariumhöcker führen, die Vaskularisation also bereits verwascht und demnach für phylogenetische Deduktionen unbrauchbar erscheint, was, ebenso wie das Fehlen einer histologischen

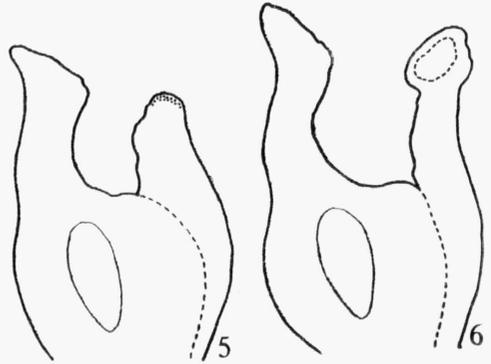


Abb. 5—6. — *Buxus sempervirens* L.: Abweichend ausgebildete Stempel im Längsschnitt, wobei ein Griffel und ein als Staminodium ausgebildeter Nektariumhöcker getroffen sind. Beide Abbildungen etwas schematisiert; Lage und Ausdehnung des Nektariums im Gipfelteil des einen Staminodiums (Abb. 5) durch Punktierung, die von Resten sporogenen Gewebes des anderen Staminodiums (Abb. 6) durch strichlierte Umgrenzung angedeutet; ausserdem die geweblich erkennbare Abgrenzung des Karpels vom Staminodium strichliert angegeben. Vergrösserung ca. 7mal.

Abgrenzung zwischen Karpel- und Staminodiumgewebe, ein weiteres Beispiel dafür darstellt, dass die sog. anatomische Methode in der vergleichenden Morphologie voll entwickelter Pflanzenteile in vielen, wenn nicht in allen Fällen versagt, sobald es sich eben um schon stark abgeleitete Bildungen handelt (worauf auch schon GOEBEL 1923 hinweist). Die morphologischen Verhältnisse in der weiblichen Blüte von *Buxus sempervirens* (ebenso in der männlichen: siehe im weiteren) zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen in der weiblichen Blüte von *Hydrocharis morsus-ranae* L., deren Nektariumhöcker staminodialer Abkunft ebenfalls mit Gynäzealteilen (Griffeln) geweblich vereinigt sind, wobei allerdings in einer phylogenetisch weniger abgeleiteten Situation als bei *Buxus sempervirens* histologische Unterschiede eine Unterscheidung beider Organkategorien noch deutlich gestatten (DAUMANN 1931).

Die männliche Blüte und ihr Nektarium

Die männliche Blüte hat vier kurze, grünlichgelbe Perigonblätter, vier Staubblätter und in der Mitte einen gelblichgrünen, einigermassen pilzförmigen Körper, der im weiteren als Zentralkörper bezeichnet werden soll. Er ist an der Basis verengt, im Gipfelteil verbreitert, an den Flanken mit vier den Filamenten entsprechenden, unregelmässigen Furchen versehen und besitzt eine abgerundete, mehr oder weniger ausgebauchte und stellenweise eingedellte Oberfläche (Abb. 7 und 8). Seine Gestalt und Grösse zeigt in den einzelnen Blüten eine nicht unbeträchtliche Variabilität. Die Angabe von KERNER (1891), dass auch in der männlichen Blüte von *Buxus* drei zusanmenschliessende Wülste vorhanden sind, ist unrichtig.

Die Angabe von TIEGHEM (1897), dass auch dieser Zentralkörper aus einheitlichem Parenchym besteht, muss ebenfalls als unrichtig zurückgewiesen werden. Sein verbreiteter, pilzhutartiger Gipfelteil trägt auf seiner gesamten Oberfläche ein Nektarium, das in Bau und Exkretionsart mit dem der weiblichen Blüte im wesentlichen übereinstimmt; auch wird es von mehreren, direkt aus dem Blütenboden kommenden Leitbündeln versorgt, die anscheinend auch schon KARTASCHOWA (l. c.) beobachtet hat (die genannte Autorin unterscheidet in ihren Angaben leider nicht das Nektarium der weiblichen und männlichen Blüte). Die in der männlichen Blüte zu Anthesebeginn einsetzende und nur etwa einen Tag anhaltende Nektarabsonderung ist bedeutend schwächer als in der weiblichen Blüte und so

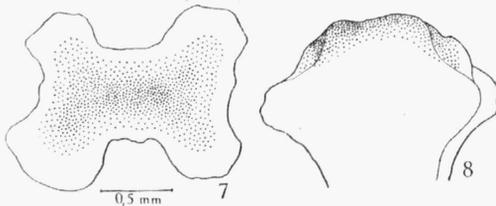


Abb. 7—8. — *Buxus sempervirens* L.: Zentralkörper einer männlichen Blüte in Aufsicht (Abb. 7) und von der Seite gesehen (Abb. 8). Beide Abbildungen etwas schematisiert; Lage und Ausdehnung des Nektariums durch Punktierung angedeutet.

gering, dass sie ökologisch kaum von Bedeutung sein dürfte. Der Zuckergehalt dieser Nektarspuren ist annähernd der gleiche wie im Nektar der weiblichen Blüte.

Die Athesedauer der männlichen Blüte ist kürzer als die der weiblichen. Sie betrug im botanischen Garten lediglich 3—4 Tage; ihr Ende ist durch das Schrumpfen der Antheren und Filamente sowie auch z. T. durch das Abfallen ganzer Staubblätter gekennzeichnet.

Mit Ausnahme von TIEGHEM (1897), der den Zentralkörper für eine Ach-

seneffiguration hält und demnach hinsichtlich des Nektariums einen wesentlichen Unterschied zwischen der weiblichen und männlichen Blüte festgestellt zu haben glaubte, wurde dieser bisher von allen anderen Autoren als Fruchtknotenrudiment angesehen. So wie in weiblichen Blüten fanden sich auch bei der Durchsicht zahlreicher männlicher Blüten vereinzelte Bildungs-

Abb. 9–10. — *Buxus sempervirens* L.: Abweichend ausgebildete Zentralkörper aus männlichen Blüten von der Seite gesehen. In Abb. 10 drei Griffel- und Narbenrudimente erkennbar. Beide Abbildungen etwas schematisiert; Lage und Ausdehnung des Nektariums (der Lage nach Abb. 1 entsprechend!) durch Punktierung angedeutet. Vergrößerung wie in Abb. 7 und 8.



abweichungen des Zentralkörpers, die sich als geeignet erwiesen, zur Klärung seines morphologischen Wertes beizutragen. Zwei solcher Bildungsabweichungen sind in Abb. 9 und 10 wiedergegeben. Sehr bemerkenswert ist, dass wir an ihnen Andeutungen der drei Griffel, manchmal sogar auch noch der Narben (so in Abb. 10), sowie der drei dazwischenliegenden Nektariumhöcker erkennen. Ferner erachte ich als wichtig, dass bei einer derartig abweichenden Ausbildung des Zentralkörpers die schwache Nektar- exkretion keinesfalls wie im Normalfall auf dem gesamten Gipfelteil des Gebildes sondern lediglich auf den drei Nektariumhöckerandeutungen erfolgt. All dies, atavistisch ausgelegt, weist darauf hin, dass der Zentralkörper in der männlichen Blüte von *Buxus sempervirens* weder eine Achsen- effiguration noch ein blosses Fruchtknotenrudiment darstellt, sondern dass er morphologisch und phylogenetisch dem Stempel der weiblichen Blüte unserer Art mit seinen drei Nektariumhöckern andrözealer Natur entspricht, also gynä- zeale und andrözeale Elemente enthält, was im normalen (abgeleiteten) Zustand nicht mehr erkennbar ist (also auch hier ein Versagen der „anato- mischen Methode“). Diese eigenartigen Verhältnisse in der männlichen Blüte von *Buxus sempervirens* weisen eine weitgehende Ähnlichkeit mit denen in der männlichen Blüte von *Hydrocharis morsus-ranae* auf (DAUMANN 1931 : 193), wo ein nektar ausscheidender Zentralkörper Griffel- und Staminodial- teile in sich vereinigt, deren Reduktion und damit Verschmelzung jedoch in der Regel noch nicht so weit gediehen ist wie bei *Buxus sempervirens*, da der Zentralkörper von *Hydrocharis morsus-ranae* im Normalfall Griffel- und Narbenreste als nicht exzernierende Spitzen aufweist (DAUMANN 1931 : 193, Fig. 20).

Pollenbeschaffenheit

Die Pollenkörner von *B. sempervirens* sind weisslich (nicht gelb, wie dies TIEGHEM 1897 angibt) und in Luft unregelmässig polyedrisch. Die Angabe, dass sie eine kugelige Gestalt (WARNSTORF zit. bei KNUTH 1899), was auch aus der Abbildung bei ZANDER (1937) ersichtlich ist, beruht sicherlich auf Beobachtung in einem wässrigen Medium. Die Exine ist körnig-warzig mit etwa 20 unregelmässig gestalteten und nicht scharf begrenzten Austritts-

stellen (FISCHER 1890). Das arithmetische Mittel des grössten Durchmessers von 100 aus eben sich öffnenden Antheren entnommenen Pollenkörnern in Luft gemessen ergab $34,5 \mu\text{m}$; WARNSTORF gibt $37 \mu\text{m}$ (höchstwahrscheinlich in Wasser gemessen), ERDTMAN (1952) $30 \mu\text{m}$ an.

Der Pollen bildet verhältnismässig grosse Klumpen; die Anwesenheit reichlicher Kittstoffe auf der Exine der Pollenkörner konnte mit Hilfe von Abklatschpräparaten und ihr dementsprechend guter Zusammenhalt mit der KNOLLSchen Streuvorrichtung nachgewiesen werden. Die Angabe von KERNER (l. c.), dass der Pollen des Buchsbaumes mehlig sei, ist unrichtig. *Buxus sempervirens* besitzt demnach sicherlich keinen für Windbestäubung geeigneten Pollen.

Insektenbesuch und Bestäubungsart

Die Einreihung des Buchsbaumes in jene Windblütlergruppe mit kurzen, dicken Filamenten und verhältnismässig grossen, mit mehligem Pollen erfüllten Antheren (wie z. B. *Fraxinus excelsior* L.) durch KERNER (l. c.) entbehrt besonders auf Grund der im Vorhergehenden behandelten Pollenbeschaffenheit jeglicher Grundlage. Demgegenüber wird die Insektenblütigkeit dieser Pflanze durch regelmässigen und reichlichen Insektenbesuch an den Blüten beiderlei Geschlechts bekräftigt. Dabei handelt es sich um die Honigbiene (*Apis mellifica* L.) und um Dipteren (*Syrphidae*, *Muscidae*) (KNUTH l. c.). KIRCHNER (l. c.) konnte einen sehr reichlichen Besuch von Honigbienen, kleineren Hymenopteren, Dipteren, gelegentlich auch von Lepidopteren an Buchsbaumblüten beobachten, wobei die Honigbiene vorzugsweise den Pollen sammelte. Auch WERTH (1956) sah im Tessin zahlreiche Honigbienen an den Blüten von *Buxus sempervirens*. ZANDER (l. c.) zählt den Buchsbaum zu den guten Bienen- und Honigpflanzen. Auch im botanischen Garten ernten nach meinen Beobachtungen alljährlich zahlreiche Honigbienen, andere kleinere Hymenopteren sowie Schwebfliegen (*Syrphidae*) auf den weiblichen Blüten des Buchsbaums Nektar und auf den männlichen Pollen. Dabei war zu erkennen, wie sich die verschiedensten Insekten beim Anflug fast immer auf der terminalen weiblichen Blüte jeder Infloreszenz niederliessen und sich unter Umständen erst später den tiefer stehenden männlichen Blüten desselben Blütenstandes zuwandten, ein übrigens bereits bekanntes Verhalten, das Fremdbestäubung begünstigen muss. Das emsige Einsammeln des von den sich bereits vergrössernden, also sicherlich schon bestäubten Fruchtknoten postfloral reichlich ausgeschiedenen Nektars durch die blumenbesuchenden Insekten stellt, wie bereits erwähnt, bestäubungsökologisch eine „unzweckmässige“ Vergeudung dar.

Was die Fern- und Nahanlockung all dieser Besucher bewirkt, ist noch unbekannt und wurde auch von mir nicht geprüft. Es besteht die Vermutung (KNUTH l. c.), dass die gelbe Färbung der schon aus der Knospe herausragenden Antheren in den dicht gedrängt stehenden Blüten optisch anlocken könnte. Was den Blumenduft betrifft, liegen einander widersprechende Angaben vor. KNUTH (l. c.) und HEGI (l. c.) bezeichnen die Blüten als völlig duftlos, KIRCHNER (l. c.) spricht von einem angenehmen, honigartigen Duft der Buchsbaumblüten. Von mir durchgeführte Döschenversuche (weibliche und männliche Blüten getrennt) liessen zumindestens im botanischen Garten keinen spezifischen Duft erkennen, bestätigen also die Angabe von KNUTH und HEGI. Schliesslich sei noch auf die bei HEGI (l. c.) angeführte Vermutung hingewiesen, dass der bisweilen sehr aufdringliche Duft des ganzen Strauches ein Anlockungsmittel für die blumenbesuchenden Insekten darstellen könnte.

Nach all dem Gesagten muss, was die Bestäubungsökologie betrifft, festgestellt werden, dass *Buxus sempervirens* trotz zahlreicher Reduktionserscheinungen in der Blütenregion ein Insektenblütler ohne bisher nachgewiesene Andeutungen von Windblütigkeit ist.

Cneorum L.

TIEGHEM (1898) erwähnt zwei Arten dieser kleinen Gattung, die eine (*C. tricoccum* L.) soll nach ihm in der Blüte ein Diskus- und Septalnektarium, die andere (*C. pulverulentum* VENT.) nur ein Diskusnektarium besitzen. *Cneorum pulverulentum* wird heute als *Neochamaelea pulverulenta* (VENT.) ERDTM. in eine eigene Gattung abgetrennt (ENGLER 1964).

Die im folgenden behandelten Beobachtungen und Untersuchungen beziehen sich lediglich auf *C. tricoccum*. Die kleinen, gelben und zwittrigen Blüten dieser Art (Abb. bei ENGLER 1897) sind tetrazyklisch und dreizählig. Zwischen den drei freien, gelben Kronblättern und den drei ebenfalls freien Kelchblättern einerseits und dem dreifächerigen Fruchtknoten andererseits befindet sich eine mächtige Diskusaufwölbung mit drei Grübchen, in denen die Filamente der episeptalen Staubblätter inseriert sind.

Das Diskusnektarium

Der oberwähnte Diskus scheidet während der Anthese (an Freiland- und Glashauspflanzen) annähernd auf seiner gesamten Oberfläche sehr intensiv Nektar aus. Diese Nektarexkretion hat schon TIEGHEM (1898) beobachten können. In bezug auf Bau und Funktion des Diskusnektariums von *C. tricoccum* sei auf die eingehenden Untersuchungen von KARTASCHOWA (l. c.) verwiesen, die ich voll und ganz bestätigen kann.

Das scheinbare Septalnektarium

Neben diesem Diskusnektarium glaubte TIEGHEM (1898) in der Blüte von *C. tricoccum* noch ein zweites, und zwar ein Septalnektarium gefunden zu haben, was er bei den Zweikeimblättrigen mit Recht als etwas ganz Aussergewöhnliches ansah. In Querschnitten durch den Fruchtknoten (Abb. 11) sind tatsächlich drei Septalspalten erkennbar, die von der Fruchtknotenbasis bis in die Griffelbasis reichen, wo sie in den Griffelfurchen nach aussen münden. Den drei septalen Spalträumen entsprechen auf der Fruchtknotenoberfläche drei schwache Aufwölbungen (niedrige Längsrücken), die dreierlei Kategorien von durchwegs einzelligen Trichomen aufweisen (gerade, mehr oder minder eingekrümmte und keulenförmige Haare). Die Epidermis der Septalspalten besteht aus kleinen, annähernd isodiametrischen Zellen mit schwach vorgewölbten Aussenwänden; vereinzelte dieser Epidermiszellen sind mehr oder weniger (manchmal bis keulenförmig) vorgewölbt, was bereits TIEGHEM (1898) beobachten konnte. Unmittelbar unter dieser kleinzelligen Epidermis, also ohne Übergangsbildungen, befindet sich ein grosszelliges Parenchym mit grossen Interzellularen. Weder in der beschriebenen Epidermis der Septalspalten noch im angrenzenden Parenchym liess sich (im Knospenzustand und während der Anthese) eine Zuckeranreicherung nachweisen. TIEGHEM (1898) gibt an, dass die Epidermis der drei Spalträume eine zuckerhaltige Flüssigkeit ausscheidet, die sich in den Hohlräumen ansammelt und sodann in die drei Griffelfurchen nach aussen perlt. Leider führt der genannte Autor nicht an, ob ihm Blüten von Freiland- oder Glashauspflanzen zur Untersuchung vorlagen. Etwas derartiges konnte ich nie beobachten. Weder an im Glashaus noch am natürlichen Standort blühenden Pflanzen

war auch nur die geringste Flüssigkeitsausscheidung vom Fruchtknoten aus erkennbar, während das Diskusnektarium reichlich exzernierte; auch die septalen Spalträume selbst erwiesen sich in allen Altersstadien der Blüte als frei von Flüssigkeit. Ich erachte mich daher zu der Annahme berechtigt,

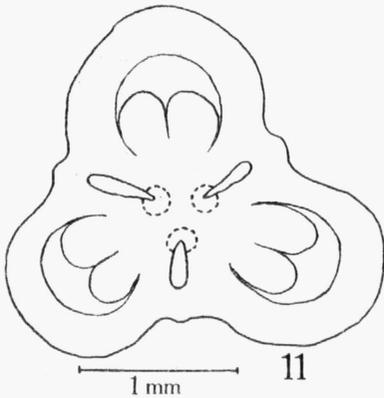


Abb. 11. — *Cneorum tricoccon* L.: Fruchtknoten (unteres Drittel) im Querschnitt. Die drei septalen, proximal von Leitbündelgruppen (strichliert eingezeichnet) umschlossenen Spalträume erkennbar; etwas schematisiert.

dass TIEGHEM (1898) rein histologisch und mit Unrecht aus dem Vorhandensein von septalen Spalträumen auf das Vorhandensein eines Septalnektariums geschlossen hat. Phylogenetisch gesehen besteht in diesem sicherlich bemerkenswerten Fall meiner Meinung nach die Denkmöglichkeit, dass in den Septalspalten der Vorfahren von *Cneorum tricoccon* niemals Nektar ausgeschieden wurde, oder dass es sich um ein rückgebildetes Septalnektarium (Septalspalten als Rudiment), oder schliesslich um ein im Entstehen begriffenes (Oriment im Sinne von ABEL, zit. bei DAUMANN 1941) handelt.

Insektenbesuch und Bestäubungsart

Ich hatte Gelegenheit, den Insektenbesuch reichlich blühender Pflanzen von *Cneorum tricoccon* an natürlichen Standorten zu beobachten, und zwar in Südfrankreich an der steinigen und felsigen Meeresküste bei Villefranche, Nice (Nizza) und Antibes, wo das Vorkommen dieser Art schon lange bekannt ist (BURNAT 1896); sie wird übrigens wegen ihres schönen Aussehens unter der Bezeichnung „Zwergölbaum“ nicht selten im Mittelmeergebiet angepflanzt (HEGI l. c.).

In den Blüten unserer Art ernteten den vom Diskusnektarium reichlich ausgeschiedenen Nektar vor allem Honigbienen (*Apis mellifica* L.) und kleinere Hymenopteren, insbesondere Vertreter der Arten *Ceratina cucurbitina* ROSSI., *C. cyanea* K., *Halictus gemmens* DOURS. und *H. smeatmanellus* K.¹⁾ Vereinzelt besuchte die Blüten die grosse, stahlblau glänzende Hymenoptere *Xylocopa violacea* L.

All diese Insekten liessen sich beim Besuch der vorherrschend aufrecht orientierten Blüten meist in der Blütenmitte auf der hier zu höchst befindlichen Narbe nieder, wodurch Fremdbestäubung begünstigt wird. Vorwiegend ernteten die Tiere, wie bereits erwähnt, den Nektar von der Diskus-

¹⁾ Die Bestimmung dieser Hymenopteren verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. H. FRIESE, Schwerin i. M.

oberfläche; die Furchen der Griffelbasis, wo nach TIEGHEM (1898) angeblich Nektartröpfchen austreten, wurden von ihnen beim Blumenbesuch niemals beachtet. Schon mit einer starken Lupe ist übrigens die mächtige Nektarschicht auf dem Diskus deutlich erkennbar, während auf der Stempeloberfläche, besonders in den Furchen der Griffelbasis, keine Spur einer Flüssigkeit vorhanden ist, was dem Verhalten der angeführten blumenbesuchenden Insekten entspricht. Diese sammelten an den genannten Örtlichkeiten gelegentlich auch den an den geöffneten Antheren der drei Staubblätter haftenden, klebrigen Pollen. Es ist demnach ausser Zweifel, dass *Cneorum tricoccum* ein ausgesprochener Insektenblütler ist.

Ist bisher bei Dicotyledonen ein Septalnektarium festgestellt worden?

Diese Frage muss nach unseren heutigen Kenntnissen mit nein beantwortet werden. Wie schon einleitend erwähnt, wurden bisher in der einschlägigen Literatur in diesem Zusammenhang lediglich zwei Fälle in Betracht gezogen, die beide einer genaueren Prüfung nicht standhalten.

Bei *Buxus sempervirens* scheint die septale Lage dreier ein Nektarium tragender Gewebehöcker des Fruchtknotens ein gewisses Gegenstück zum Septalnektarium der Monocotyledonen anzudeuten, allerdings nur der Lage nach, da es zum Begriff des (äusseren und inneren) Septalnektariums gehört, dass sich dieses in einer offenen bis mehr oder minder geschlossenen Höhlung (Furche, Rinne, Spalte) befindet (DAUMANN 1970). Ausserdem lässt es die ontogenetische Entwicklung der Blüte und die Auswertung von Bildungsabweichungen des Stempels als wahrscheinlich erscheinen, dass die drei Nektariumhöcker unserer Art phylogenetisch staminodialer Herkunft sind, dass es sich hier demnach gar nicht um ein Gynäzeal- sondern um ein Andrözealnektarium handelt.

Bei *Cneorum tricoccum* dürften die drei septalen Spalträume des Fruchtknotens, in denen nach meinen Untersuchungen keine Spur von Flüssigkeit ausgeschieden wird, zum Fehlschluss verleitet haben, dass hier, also bei einer zweikeimblättrigen Pflanze, ein inneres Septalnektarium vorhanden sei. Der blosser Nachweis von Septalspalten ohne eine direkte und einwandfreie Feststellung einer Nektarexkretion in ihnen, berechtigt noch keineswegs zur Behauptung, dass ein Septalnektarium vorliegt. Der Umstand, dass in der Blüte unserer Art ein intensiv exzernierendes Diskusnektarium vorhanden ist, müsste als solcher noch nicht gegen die Existenz eines zweiten, etwa eines Septalnektariums, sprechen, da mehrere Nektarien in ein- und derselben Blüte, die verschiedenen morphologischen Wert besitzen, keineswegs so selten sind, wie früher angenommen worden war (DAUMANN 1970). Wertvoll für unsere Erwägungen wäre die eingehende Untersuchung der Blütenmorphologie der anderen auf Kuba vorkommenden Art *C. trimerum* (URB.) CHOD. (die Gattung umfasst lediglich 2 Arten) sowie der anderen Vertreter der kleinen Familie mit insgesamt nur 2 Gattungen und 3 Arten (ENGLER 1964).

Zusammenfassung

Die einzigen bisher bekannten zwei Fälle, wo bei Dicotyledonen ein Septalnektarium angegeben (*Cneorum tricoccum* L.) bzw. nur ein gewisses Gegenstück zu einem solchen angenommen (*Buxus sempervirens* L., weibliche Blüte) wurde, bilden den Hauptgegenstand der vorliegenden kritischen Prüfung.

Die ontogenetische Entwicklung der Blüte von *Buxus sempervirens* in Verbindung mit vereinzelt vorkommenden Bildungsabweichungen des Stempels deuten darauf hin, dass die dem Fruchtknoten septal aufgelagerten und so scheinbar gynäzealen Nektariumhöcker in Wirklichkeit stark abgeleitete und mit dem Fruchtknoten verschmolzene Staminalialgipfelteile sind, dass es sich demnach um ein Andrözealnektarium handelt. Schon und vor allem aus diesem Grunde, ferner aber auch deshalb, dass sich hier ein Nektarium im Gipfelteil einer Gewebeaufwölbung befindet, Septalnektarium hingegen stets in Hohlräumen auftretend, ist die Auffassung des Nektariums in der weiblichen Blüte von *Buxus sempervirens* auch nur als Gegenstück zum Septalnektarium der Monocotyledonen unhaltbar.

Die Zwitterblüte von *Cneorum tricoccum* L. besitzt ein intensiv exzernierendes Diskusnektarium. Im Fruchtknoten befinden sich zwar drei septale Spalträume, die in den Furchen der Griffelbasis nach aussen münden; in diesen Hohlräumen, die von keinem Nektariumgewebe umgeben werden, konnte jedoch im Gegensatz zu einer älteren Literaturangabe niemals, auch nicht an natürlichen Standorten der Pflanze in Südfrankreich, auch nur die geringste Flüssigkeitsausscheidung festgestellt werden. Das Vorhandensein von septal gelegenen Hohlräumen (Septalspalten) als solcher berechtigt demnach noch nicht zur Schlussfolgerung, dass hier auch ein Nektarium vorhanden sein muss.

Daraus geht hervor, dass das für die Mehrzahl der Monocotyledonen charakteristische Septalnektarium bei Dicotyledonen bisher mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden konnte.

Nebenbei wurden noch folgende morphologische und bestäubungsökologische Fragen beider untersuchten Arten berücksichtigt.

Die morphologische Wertung des Zentralkörpers in der männlichen Blüte des Buchsbaums ergab, dass dieses Gebilde dem Stempel mit den drei Nektariumhöckern der weiblichen Blüte entspricht und demnach (phylogenetisch gesehen) in sich gynäzeale und andrözeale Elemente vereinigt, worauf auch vereinzelt aufgefundene Bildungsabweichungen des Zentralkörpers hindeuten (Homologie). Dabei zeigte sich eine weitgehende Ähnlichkeit der morphologischen Verhältnisse in den eingeschlechtlichen Blüten von *Buxus sempervirens* und *Hydrocharis morsus-ranae* L. (phylogenetisch Verschmelzung von Staminalialresten mit Gynäzealteilen).

Der histologische Bau der Nektariumhöcker in der weiblichen und des Zentralkörpers in der männlichen Blüte sowie des Nektariums in beiderlei Blüten von *Buxus sempervirens* wird beschrieben.

Es wurde die Anthesedauer der weiblichen und männlichen Blüte des Buchsbaums (im botanischen Garten) festgestellt.

Während die sehr schwache (und bestäubungsökologisch wohl bedeutungslose) Nektarausscheidung in der männlichen Blüte dieser Art nur kurz andauert, hält sie in der weiblichen Blüte intensiv auch postfloral an und stellt bestäubungsökologisch eine „unzweckmässige“ Vergeudung dar, wobei sich (ähnlich wie bei *Lamium album* L.) hinsichtlich der Dauer dieser postfloralen Nektarexkretion Unterschiede zwischen bestäubten und unbestäubten Blüten zeigten.

Trotz Anwesenheit von mehr oder minder modifizierten Spaltöffnungen in der Nektariumepidermis von *Buxus sempervirens* erfolgt die Nektarausscheidung niemals durch diese Spaltöffnungen, sondern als Diffusion durch die Epidermisaussenhäute und durch die dünne Kutikula, ohne dass diese dabei abgehoben oder zerrissen wird. Das Vorhandensein solcher Spaltöffnungen in der Nektariumepidermis ist demnach hier wie in anderen Fällen noch kein Beweis dafür, dass durch sie die Exkretion stattfindet.

Im Blütennektar des Buchsbaums konnten Mono- und Disaccharide (Fruktose, Glukose, Saccharose) nachgewiesen werden.

Die Pollenprüfung von *Buxus sempervirens* mittels Abklatschpräparate und einer Streuvorrichtung weist darauf hin, dass es sich entgegen älteren Vermutungen um keinen Windblütler handelt, was auch durch den regelmässigen und reichlichen Blumenbesuch von Insekten gestützt wird.

Der Insektenbesuch und die Bestäubungsart der duftlosen Blüten (Döschchenversuche!) von *Buxus sempervirens* (im botanischen Garten) und der Blüten von *Cneorum tricoccum* (an ursprünglichen Standorten in Südfrankreich) werden beschrieben.

Souhrrn

Domnénka, že se septální nektarium, charakteristické pro většinu jednoděložných, ojedinele vyskytuje též u dvouděložných, a to konkrétně ve dvou případech, nebyla potvrzena. Podle našich dnešních znalostí je tento typ nektaria omezen na jednoděložné.

Tři hrbolky na semeníku v samičím květu zimostrázu vždyzeleného (*Buxus sempervirens* L.), které vylučují nektar, byly doposud jen pro svou septální polohu neprávem považovány za jistý protějšek septálního nektaria jednoděložných. Nehledě k tomu, že se septální nektarium vždy nachází v nějaké dutině, ukázalo studium ontogenetického vývoje květu a abnormálně vytvářených

pestiků, že tyto tři nektariové hrbolky jsou morfogeneticky staminodiální, tj. androceálního původu.

Cneorum tricoccum L., zástupce malé čeledi dvouděložných (jen se dvěma rody a třemi druhy), má v oboupohlavním květu silně vylučující nektarium diskoidální. Kromě tohoto nektaria obsahuje semeník uvedeného druhu podle staršího údaje ještě vnitřní septální nektarium. V semeníku jsou sice tři septální štěrbin, které vyúsťují ve spodní části čnělky; tyto štěrbin, však neobklopuje žádné nektarium a žádná tekutina se na těchto místech nevylučuje (ani na původních lokalitách v jižní Francii).

Kromě uvedených výsledků obsahuje práce ještě některé údaje, týkající se obou studovaných druhů, a to u druhu *Buxus sempervirens*: morfologické hodnocení centrálního tělesa v samčím květu (též na základě abnormálně vytvořených květů), histologickou stavbu nektariových hrbolků v samičím a centrálního tělesa v samčím květu, jakož i nektaria v květech obojího pohlaví, trvání kvetení a vylučování nektaru (v samičích květech i postflorálně), způsob exkrece nektaru a obsahové látky v něm, zkoumání pylu zejména z hlediska jeho lepkavosti (zimostráz vzdyzelený není větrosprášený, což potvrzuje též pravidelná a dosti hojná návštěva jeho květů hmyzem), pokusné sledování návštěvy bezvonných květů hmyzem a způsob opylování (v botanické zahradě); u druhu *Cneorum tricoccum*: pozorování návštěvy květů hmyzem a způsob opylování (na původních lokalitách v jižní Francii).

Literatur

- BURNAT E. (1896): Flore des Alpes maritimes. Tom. 2. — Lyon.
- DAUMANN E. (1931): Zur Phylogenie der Diskusbildungen. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien II (Hydrocharis, Sagittaria, Sagina). — Beih. Bot. Centralbl., Sect. I, Dresden, 48 : 183 bis 208.
- (1932a): Über postflorale Nektarabscheidung. Zugleich ein weiterer Beitrag zu unseren Kenntnissen über ungewöhnlichen Blumenbesuch der Honigbiene. — Beih. Bot. Centralbl., Sect. I, Dresden, 49 : 720—734.
- (1932b): Über die „Scheinnektarien“ von *Parnassia palustris* und anderer Blütenarten. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — Jahrb. Wiss. Bot., Leipzig, 77 : 104—149.
- (1941): Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. — Beih. Bot. Centralbl., Sect. A, Dresden, 61 : 11—82.
- (1963): Zur Blütenökologie von *Veratrum nigrum* L. — Preslia, Praha, 35 : 289—296.
- (1970): Das Blütenökologie der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — Feddes Repert., Berlin, 80 : 463—590.
- EICHLER A. W. (1878): Blüthendiagramme. Tom. 2. — Leipzig.
- ENGLER A. (1897): Cneoraceae. — In: ENGLER A. et K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Tom. 3/4, p. 93—94. — Leipzig.
- (1964): Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. 12 (H. MELCHIOR). Tom. 2. — Berlin.
- ERDTMAN G. (1952): Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm.
- FISCHER H. (1890): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. — Breslau.
- GOEBEL K. (1923): Organographie der Pflanzen 3: Spezielle Organographie der Samenpflanzen. Ed. 2. — Jena.
- HEGI G. (1925): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Tom. 5/1. — München.
- KARTASCHOWA N. N. (1965): Bau und Funktion der Blütennektarien zweikeimblättriger Pflanzen (russisch). — Tomsk.
- KERNER A. (1891): Pflanzenleben. Tom. 2. — Leipzig und Wien.
- KIRCHNER O. (1911): Blumen und Insekten. Ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. — Leipzig und Berlin.
- KNOLL F. (1936): Eine Streuvorrichtung zur Untersuchung der Pollenvermittlung. — Österr. Bot. Zeitschr., Wien, 85 : 161—182.
- KNUTH P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie. Tom. 2/2. — Leipzig.
- POHL F. (1929): Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. — Beih. Bot. Centralbl., Sect. I, Dresden, 46 : 286—305.
- TEGHEM M. Ph. van (1897): Sur les Buxacées. — Ann. Sci. Natur., Bot., Paris, 5 : 289—338.
- (1898): Sur les Cnéoracées. — Bull. Mus. Hist. Natur., Paris, 4 : 241—244.
- WERTH E. (1922): Über einige bemerkenswerte Formen von Blütennektarien. — Verhandl. Bot. Ver. Brandenburg, Berlin-Dahlem, 64 : 222—229.
- (1956): Bau und Leben der Blumen. Die blütenbiologischen Bautypen in Entwicklung und Anpassung. — Stuttgart.
- ZANDER E. (1937): Pollengestaltung und Herkunftsbestimmung bei Blütenhonig. Tom. 2. — Leipzig.

Eingegangen am 5. November 1973
Recenzent: Z. Černohorský