

Über Selbstbestäubung bei den Orchideen.

Von O. von Kirchner.

Die Familie der Orchidaceen gilt seit dem Erscheinen von Darwins berühmtem Buch über ihre Bestäubungseinrichtungen (4) als klassisches Beispiel für die Vermeidung beständiger Selbstbefruchtung. In der Tat sind die Blüten der Orchideen im allgemeinen in ausgezeichneter Weise herkogam, und die Einwirkung der Bestäubungsorgane derselben Blüte aufeinander ist durch ihre gegenseitige Lage, besonders durch die Ausbildung des die Pollenmassen von den Narbenflächen trennenden Rostellums, der Regel nach verhindert. Wohl kannte schon Darwin einige Ausnahmen von der gewöhnlichen Fremdbestäubung und meint selbst (4a, 250), daß sich ohne Zweifel mit der Zeit deren noch mehr finden würden, aber er betont doch ihre Seltenheit und die Möglichkeit des Eintretens von Fremdbestäubung nicht nur bei gelegentlicher, sondern auch in den Fällen habitueller Selbstbestäubung. Er führt „eine Liste von ungefähr 10 Spezies an, welche allem Anscheine nach sich selbst vollständig befruchten können, und ungefähr derselben Anzahl von Spezies, welche sich unvollständig befruchten, wenn Insekten ausgeschlossen werden“.

I. Vorkommen der Autogamie.

Spätere Untersuchungen und die sich mehrende Kenntnis neuer außereuropäischer Orchideen-Arten haben die Zahl der Arten, bei denen Selbstbestäubung vorkommt, bedeutend vergrößert, so daß eine kritische Zusammenstellung dieser Fälle geeignet sein wird, die übliche Meinung von der „Vermeidung der Selbstbestäubung“ bei der genannten Pflanzenfamilie auf das richtige Maß zurückzuführen.

Aus dem Bereich der europäischen Orchideen, deren Artenzahl rund 100 beträgt, werden in Darwins Werk sechs Fälle von regelmäßiger (1—6) und drei Fälle von gelegentlicher Selbstbestäubung (7—9) erwähnt, nämlich:

1. *Ophrys apifera* Huds.; zuerst beobachtet von Robert Brown im Jahre 1833, ausführlich beschrieben von Darwin im Jahre 1862 (4, 40—45).
2. *Ophrys scolopax* Cav.; in einer bei Cannes wachsenden Form von J. T. Moggridge (25; 26) 1865 beobachtet.
3. *Neotinea intacta* Rehb. f. nach J. T. Moggridge und Darwin (4a, 22).
4. *Platanthera hyperborea* Lindl. nach Asa Gray (15) 1862.
5. *Epipactis latifolia* All. var. *viridiflora* Irm., beobachtet von H. Müller (33) 1868.
6. *Epipactis microphylla* Sw., ebenfalls von H. Müller 1868 beobachtet (33).
7. *Cephalanthera alba* Simonk., ausführlich beschrieben von Darwin (4, 66—70; 4a, 68—73).
8. *Listera ovata* R. Br. Von Darwin (4a, 103) wurde die Möglichkeit von Selbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuch festgestellt.
9. *Neottia nidus avis* Rich. Schon früher hat Darwin (4, 97) ähnliche Verhältnisse wie bei *Listera ovata* gefunden.

Zu dieser Liste sind einige Bemerkungen erforderlich. Die sich selbst bestäubende *Ophrys*-Form, die Moggridge bei Cannes beobachtete, während sich in der Umgebung von Mentone eine Form derselben Art fand, die zur Selbstbestäubung unfähig war, stellt Moggridge in einer späteren Veröffentlichung (27) nicht mehr zu *O. scolopax* Cav., sondern zu *O. fuciflora* Rehb. (= *O. arachnites* Lam.) als var. *pseudoscolopax* Moggr. subvar. *sese fecundans* Moggr. — *Epipactis latifolia* All. var. *viridiflora* Irm. scheint sich hinsichtlich der Möglichkeit von Selbstbestäubung ähnlich zu verhalten, wie die eben erwähnte *Ophrys*-Art, d. h. örtlich getrennte Formen zu besitzen, von denen Müller nur die der Selbstbestäubung fähige untersucht hat. In den Umgebungen von München, wo die Varietät nicht selten wächst, fand ich sie mit einem Rostellum ausgestattet und deshalb der Selbstbestäubung unfähig, wie *E. latifolia* var. *platyphylla* Irm. Und für Nordamerika wird von E. Porter (37) angegeben, daß die Pflanze bei Insektenabschluß unfruchtbar sei und normal durch *Vespa diabolica* Sauss. bestäubt werde. — Die Blüten von *Cephalanthera alba* Simonk., die Darwin als sich öffnend und dem Insektenbesuch zugänglich beschreibt, besitzen in Deutschland in viel höherem Grade als in England die Neigung, knospenförmig geschlossen zu bleiben. So sagt Max Schulze (47, 56), daß die Lippe von den übrigen Perigonblättern umschlossen werde; das ist

auch in der Umgebung von München in der Regel der Fall, und nur selten, z. B. in der Gegend von Andechs, fand ich Pflanzen, an deren Blüten das Vorderglied der Lippe in der Art, wie es Darwin abbildet, aus der Blütenhülle heraushing. — Bei *Listera ovata* dürfte die Möglichkeit einer Selbstbestäubung in älteren Blüten nur selten zur Tatsache werden, weil den Blüten reichlicher Insektenbesuch und dadurch vermittelte Fremdbestäubung zu Teil wird. — Anders liegt die Sache bei *Neottia nidus avis*, in deren Blüten die beiden oberen Narbenecken zu beiden Seiten des Rostellums so vorragen, daß sie von dem sehr bröckeligen Pollen leicht und häufig bestäubt werden können. Nach den Beobachtungen von Resvoll (40) ist spontane Selbstbestäubung schon im Knospenzustand der Blüten möglich. Mit diesen Umständen mag es wohl zusammenhängen, daß die Blüten immer sehr reichlich Früchte ansetzen, obgleich sie nur wenig Insektenbesuche empfangen. In der Nähe von Herrsching am Ammersee fand ich einen Blütenstand, an dem in mehreren Blüten ein oder beide inneren Blütenhüllblätter dadurch zu Staubblättern umgewandelt waren, daß sie an ihrem oberen Rande Pollenmassen trugen; diese konnten mit der Narbe leicht in Berührung kommen.

Von Darwin nicht erwähnt wird die Angabe von J. T. Moggridge (26, Taf. 95, Fig. C), daß *Serapias parviflora* Parl. (= *S. occultata* Gay) sich regelmäßig selbst befruchte, sowie die von Pedicino (36), daß *Limodorum abortivum* Sw. auf Selbstbestäubung eingerichtet sei. Bezüglich der letzteren Art berichtet auch von Freyhold (13), daß er sie mit geschlossen bleibenden Blüten, aber reichlichem Fruchtansatz beobachtet habe. Ich untersuchte die Pflanze schon im Jahre 1896 bei Bellagio (18, I) und fand, daß in den nur sehr wenig sich öffnenden Blüten, deren Sporn aber frei abgesonderten Nektar enthält, die endständige Anthere, deren Pollen als hellgelbe, locker zusammengeballte Masse aus ihr hervorquillt, zwar durch ein Rostellum von der Form eines konsolenartigen Randes von der unmittelbar darunter stehenden, sehr stark klebrigen Narbenfläche getrennt ist, so daß der Pollen dort zunächst einen Halt findet und von der Narbe zurückgehalten wird, daß er aber allmählich über das Hindernis hinaus quillt und auf dem oberen Teil der Narbe kleben bleibt.

Aus der Zeit nach dem Erscheinen der zweiten Auflage von Darwins Buch (4a) liegt nur noch eine hierher gehörige Angabe von Nicotra (35) über die Autogamie von *Serapias lingua* L. vor, die aber insofern zweifelhaft ist, als sie mit einer Beobachtung von Delpino (6 II 2 62, 67, 128) in Widerspruch steht, der für diese Art absolute

Herkogamie feststellte und fand, daß sie in Ligurien von Insekten nicht besucht wurde und deshalb unfruchtbar blieb.

Bei meinen in den letzten Jahren ausgeführten Untersuchungen über die Blüteneinrichtungen der Orchideen habe ich noch vier bisher unbekannte Fälle von Selbstbestäubung bei einheimischen Arten aufgefunden.

Ophrys Botteroni Chodat, eine Unterart von *O. apifera*, stimmt mit dieser in der Art der Autogamie überein. Ich traf diese bisher für Bayern noch nicht angegebene schöne Art in einem Exemplar bei Hechendorf am Pilsensee am 18. Juni 1921 an. Die Sepalen der Blüte sind hell rosenrot mit einem grünen Mittelnerv und zwei schwächeren grünen Seitennerven, 15,5 mm lang, 6 mm breit; die Petalen hellrosa mit grünem Mittelnerv, 11 mm lang, 2 mm breit, an den Rändern im unteren Teile mit weißen, sehr kurzen Härchen besetzt. Die 12 mm lange Lippe ist fünfzipfelig, aber an den Seitenrändern so nach unten herumgebogen, daß die zwei Paar Seitenzipfel und der sehr kurze Endzipfel ganz auf die Unterseite zu liegen kommen und die Lippe von oben ungeteilt erscheint; sie ist samtig und teilweise haarig, lebhaft braun mit unregelmäßigen goldgelben Zeichnungen. Die Pollinien bogen sich mit ihren Stielchen wie bei *O. apifera* so nach unten, daß die Pollenmassen in aufgequollenem Zustande auf der Narbe klebten. An dem in einem Glase mit Wasser stehen gebliebenen Blütenstande entwickelte die einzige bei der Untersuchung unversehrt gebliebene Blüte im Laufe von 4 Wochen eine große unreife Frucht mit unreifen Samen, von denen die meisten einen wohl ausgebildeten Embryo besaßen¹⁾.

Epipactis palustris Rich. Die Blüten werden von Insekten (Honigbienen, Fliegen und Wespen) besucht und fremdbestäubt. Doch wurde ich durch eine freundliche Mitteilung von Herrn Dr. M. Hirmer darauf aufmerksam, daß bei ausbleibendem Insektenbesuch auch Autogamie eintreten kann, und stellte an zahlreichen Exemplaren an den natürlichen Standorten fest, daß dies nicht selten vorkommt. Die Selbstbestäubung wird dadurch ermöglicht, daß die Pollinien, welche beim Aufgehen der Blüte auf der Oberseite des Rostellums liegen, sehr leicht zerbröckeln und dann Pollenmassen auf den oberen Rand der schleimigen Narbenfläche fallen lassen, wo sie auskeimen. Es ist lehrreich, daß die verwandte *E. atropurpurea* Raf. bei im wesentlichen ganz gleichem Bau der Säule, Anthere und Narbe diese Fähigkeit zur

1) Erst nachträglich bemerke ich, daß die Selbstbefruchtung von *Ophrys Botteroni* bereits von R. Chodat (Bull. de la Soc. bot. de Genève, 2^{me} série, Vol. V, 1913, p. 18) beobachtet und beschrieben worden ist.

Selbstbestäubung nur deswegen nicht besitzt, weil ihre Pollenmassen etwas fester zusammenhängen und nicht abbröckeln.

Coralliorrhiza innata R. Br. Hermann Müller (34, 77) konnte die Einrichtung der Blüten nur oberflächlich untersuchen. Silén (49, 134) beobachtete an ihnen den Besuch zahlreicher Syrphiden und einiger anderen Insekten, und fand, daß die Pollinien der Klebscheibe entbehren, weshalb sie weder am Kopf eines besuchenden Insektes noch an einer eingeführten Bleistiftspitze haften. Beiden Beobachtern ist die regelmäßige spontane Selbstbestäubung der Blüten entgangen. Diese fand ich (in Oberbayern) nektarlos. Die Antherenwand fällt so leicht ab, daß man sie in offenen Blüten nur selten noch an Ort und Stelle findet; die Pollinien rutschen dann seitlich von dem sehr kleinen Rostellum auf die dicht darunter liegende Narbenfläche herab, wo sie so rasch auskeimen, daß an noch frisch aussehenden Blüten der Griffel bereits von zahllosen Pollenschläuchen durchzogen ist. Die Samenanlagen im Fruchtknoten fand ich, schon ehe die Blütenknospe sich öffnet, völlig ausgebildet.

Herminium monorchis R. Br. Die Blüten, deren Einrichtung und durch sehr kleine Insekten verschiedener Art vermittelte Fremdbestäubung von Darwin (4, 46; 4a, 51) und H. Müller (34, 72) beschrieben worden sind, besitzen die Fähigkeit, sich bei Ausbleiben von Insektenbesuch im welkenden Zustande selbst zu befruchten. Zahlreiche Blütenstände, die abgeschnitten in einem Glase mit Wasser gehalten wurden, blühten allmählich ab und entwickelten sich weiter. An eben erst abgeblühten Blüten mit welkender, aber in der Farbe noch unveränderter Blütenhülle befanden sich die Pollinien noch in den Antheren; später aber, als Petalen und Lippe gebräunt, vertrocknet und verkrümmt waren, besaßen die Sepalen eine frische hellgrüne Farbe, die Pollinien waren aus ihrer Lage geraten, auf die Narbe gelangt und hatten dort massenhafte Pollenschläuche in den nun merklich angeschwollenen Fruchtknoten hineingetrieben. Nach 3 Wochen hatten sich in den jungen Früchten unzählige Samen ausgebildet, die einen kugeligen normalen Embryo aufwiesen.

Somit sind jetzt unter den europäischen Orchideen 15 Arten bekannt, bei denen spontane Selbstbestäubung entweder regelmäßig oder gelegentlich stattfindet. Da noch lange nicht alle Arten genau untersucht sind, dürfte wohl später noch der eine oder andere Fall dazu kommen; so ist es wahrscheinlich, daß sich *Listera cordata* R. Br. ebenso verhält wie *L. ovata*, und *Liparis Loeselii* Rich. erscheint

mir wegen ihres trotz der großen Unscheinbarkeit der Blüten stets sehr reichlichen Fruchtansatzes der Selbstbefruchtung verdächtig.

Weit mehr sich selbst bestäubende Arten kennen wir unter den außereuropäischen, besonders unter den tropischen Orchideen, was ja bei deren großer Artenzahl — es sind über 15000 beschrieben — sehr verständlich ist. Die von Darwin erwähnten Fälle beschränken sich auf folgende Arten: *Laelia crispa* Rchb. f. (= *Cattleya crispa* Ldl.), *L. cinnabarina* Batem., *Cattleya* sp. von Trinidad, *Schomburgkia* sp. von Trinidad, *Epidendrum* sp. von Trinidad, *E.* sp. aus Süd-Brasilien mit drei Antheren, *Dendrobium cretaceum* Lindl., *D. chrysanthum* Wall., *Disa macrantha* Sw., *Gymnadenia tridentata* Lindl., *Spiranthes australis* Lindl., *Sarcanthus Parishii* Hook., *Thelymitra carnea* R. Br. und *Th. longiflora* Forst. Aber schon 1877 behandelte Moore (28) die sogenannte Knospenbefruchtung der Orchideen, 1884 veröffentlichte Forbes (11) seine Beobachtungen über die Einrichtungen zur Sicherung der Selbstbefruchtung bei derselben Pflanzenfamilie, und 1888 stellte Ridley (43) alles zusammen, was ihm über Selbstbestäubung und Kleistogamie der Orchideen bekannt geworden war. In der Folgezeit bis jetzt hat die systematische Kenntnis der Orchideen ganz außerordentlich zugenommen, und in dieser weitläufigen Literatur zerstreut findet man auch zahlreiche Bemerkungen über autogame Arten; von umfangreicheren Werken dieser Art seien nur die von Fitzgerald (10), King und Pantling (17), Reiche (38), Kränzlin (20), und Schlechter (46) genannt. Fitzgerald fand unter 104 australischen Arten 10, die sich selbst befruchten. King und Pantling (17, III) sagen bezüglich der Arten des Sikkim-Himalaya: „Unser Studium hat uns überzeugt, daß die Befruchtung der Orchideen durch Mitwirkung der Insekten auf keinen Fall so allgemein ist, wie man manchmal voraussetzt. Wir haben den unzweifelhaften Beweis von Selbstbefruchtung bei voneinander in jeder Beziehung weit entfernten Gattungen gefunden.“ C. Reiche äußert sich (38, 84): „Die sexuelle Fortpflanzung der chilenischen Orchideen fußt in ausgedehnter Weise auf der Autogamie, und dem Anscheine nach nur an zweiter Stelle auf der Xenogamie.“ F. Kränzlin sagt (20, 10): „Gegenüber der Überzahl von Arten, in denen die normale Kreuzbefruchtung ausbleibt, mehrt sich die Anzahl derjenigen, bei denen Autogamie beobachtet ist.“

Sehr eingehend beschäftigt sich R. Schlechter mit dem Vorkommen autogamer und kleistogamer Orchideen-Arten in Deutsch-Neuguinea, und faßt seine Erfahrungen dahin zusammen (46, XLVIII): „Viel häufiger, als man wohl annehmen konnte, ist die Selbstbefruchtung bei

den Orchidaceen in Deutsch-Neu-Guinea.“ „Keineswegs selten sind die Fälle, in denen mit der Selbstbefruchtung eine Umbildung, meist pelorialer Natur, des inneren Blumenblattkreises verbunden ist.“ „Kleistogamie ist innerhalb gewisser Gruppen der Orchidaceen in Neu-Guinea sehr verbreitet, so vor allen Dingen bei den Liparidinae, den Podochilinae, bei der Sektion Grastidium von Dendrobium und bei den Thelasinae.“

Es fehlt sonach in der Literatur keinesweges an Hinweisen darauf, daß die Autogamie bei den Orchideen in viel größerer Ausdehnung vorkommt, als Darwin annahm und wissen konnte, aber sie sind in den blütenbiologischen Werken nicht zur Geltung gekommen und weiteren Kreisen von Botanikern unbekannt geblieben. So sagt P. Knuth (19 II 2, 430) in seiner bekannten Zusammenstellung: „Es kommt daher spontane Selbstbestäubung nur ausnahmsweise vor“, obgleich er auf der nächsten Seite Ridleys Ansicht, daß selbstbefruchtende Arten weit verbreitet seien, anführt. Deshalb schien es mir bei meinen Arbeiten, die den Plan verfolgten, alles Wissenswerte über die Bestäubungseinrichtungen der Orchideen einer neuen Bearbeitung zu unterziehen, an deren Veröffentlichung aber infolge der Ungunst der Zeit einstweilen nicht gedacht werden kann, nicht überflüssig, alle mir erreichbaren Nachrichten über die Verbreitung der Autogamie auch bei den außereuropäischen Arten zusammenzubringen und durch einige neue Beobachtungen zu vermehren, zu denen mich die reichen Orchideenschätze des München-Nymphenburger botanischen Gartens anregten. Auf diese Weise sind mir bis jetzt die folgenden außereuropäischen Orchideen-Arten als autogam bekannt geworden.

Ophrydinae.

Gymnadeniopsis clavellata Rydb. (= *Gymnadenia tridentata* Lindl. (15, 292; 4a, 58).

Disa macrantha Sw. (4a, 66).

Pterygodium Newdigatae Bolus. Nach Kränzlin (20, 299) ist die kleistogame Form häufiger als die normale.

Neottiinae.

Thelymitra Forst. Bei einigen Arten fällt der außerordentlich bröckelige Pollen als Staub auf die darunter stehende Narbe, während sich die Blüte noch im frühen Knospenzustande befindet, befruchtet sie also noch vor ihrer Öffnung, wenn sie sich überhaupt öffnet, was oftmals nicht der Fall ist. Auch bei anderen Arten, deren Pollen

konsistenter ist, wird Autogamie dadurch ermöglicht, daß der etwas zurückgebogene obere Rand der Narbe mit den Pollinien in Berührung kommt. Wieder in anderen Fällen endlich wird die Narbe durch eine Drehung ihrer Ränder der Einwirkung des Pollens ausgesetzt. Als autogam werden genannt *Thelymitra carnea* Fitzg., *Th. circumsepta* Fitzg., *Th. longifolia* Forst., *Th. nuda* Ridl., *Th. pauciflora* Ridl.; die zuerst genannte soll fast ganz kleistogam sein (4a, 108; 10, I; 54, 285).

Orthoceras strictum R. Br. (10).

Calochilus R. Br. Unter den drei australischen Arten befinden sich zwei autogame (10).

Chiloglottis cornuta Hook. f. (53, 424; 54, 285).

Chiloglottis diphylla R. Br. Beim Welken der Blüten wird, wenn Insektenbesuch ausgeblieben ist, die Lippe aufwärts bewegt, ihre Schwielen heften sich an die Pollinien, ziehen sie aus der Anthere heraus und reiben sie schließlich gegen die Narbe (43).

Von der ganzen Gruppe der *Chloraeae* (den Gattungen *Asarca*, *Bipinnula* und *Chloraea*) nimmt Kränzlin (22, 9) an, daß Selbstbestäubung jedesmal eintritt, wenn innerhalb einer bestimmten kurzen Zeit Kreuzbefruchtung ausgeblieben ist. „Die Einrichtungen, um den blütenbesuchenden Insekten den Pollen anzuheften, sind sehr mangelhaft. Die Anthere ist groß und steht direkt am oberen Ende der Säule, sie öffnet ihre vier undeutlich geteilten Fächer weit und läßt die vier großen Pollenmassen weit nach vorn fallen. Die Tetraden hängen an langen Fäden so lose zusammen, daß der Ausdruck „Blütenstaub“ fast zu Ehren kommt; jedenfalls ist der Pollen staubähnlicher als selbst bei den *Ophrydeen*. Zwischen diesem Magazin von Pollen und der großen, sehr klebrigen Narbenfläche liegt wie eine ganz schmale Leiste das Rostellum, welches, ganz abgesehen davon, daß es nicht nur keinerlei Einrichtungen zum Anheften des Pollens bietet, nicht einmal eine wirksame Scheidewand zwischen Anthere und Narbenhöhle bildet. Die unmittelbare Folge ist, daß bei einer noch so leichten Bewegung der Pollen nach vorn, also auf die Narbenhöhle fallen, und Selbstbestäubung in sehr vielen Fällen stattfinden muß.“ — Auch Reiche sagt von den Gattungen *Asarca*, *Bipinnula* und *Chloraea*, ihre großen Blüten seien zwar xenogam, schlossen sich aber beim Verwelken und dabei könne Autogamie eintreten (38, 81). In jedem Falle scheine die von Insekten besorgte Fremdbefruchtung unter den chilenischen Arten dieser Gattungen von geringerer Bedeutung zu sein als die

Autogamie (38, 83). Im einzelnen wird über die *Chloraea* angegeben:

Asarca araucana Ph. und *A. Commersonii* Hook. f. haben fast ganz geschlossene Blüten mit Neigung zur Kleistogamie. Bei *A. Commersonii* öffnet sich das Perigon so wenig, daß Xenogamie sogleich ausgeschlossen bleibt (38, 15, 16, 81).

Bipinnula Comm. Die großen Blüten sind xenogam, schließen sich aber beim Verwelken, und dabei kann Autogamie eintreten (38, 81).

Chloraea Fonckii Ph. Die Blüten bleiben fast geschlossen und sind sicher autogam, sogar kleistogam (38, 37).

Chloraea Philippi Rchb. f. Die kleinen Blüten scheinen autogam zu sein (38, 43).

Chloraea falklandica Kränzl. Bei den (im getrockneten Zustand) untersuchten Exemplaren war die Lippe sehr fest gegen die Säule gepreßt und hielt den Pollen auf der Narbe fest (23, 5).

Chloraea inconspicua Ph. Die fast geschlossen bleibenden Blüten sind autogam; der ganze Pollen der Anthere liegt auf der Narbe und ist in die Narbenfläche hineingewachsen (22, 84).

Cryptostylis arachnites Bl. besitzt Einrichtungen zur Sicherung der Selbstbestäubung (11, 547).

Pogonia Lessonii Rchb. f. Beim Welken der Blüte tritt Autogamie ein (38, 83).

Epipactis gigantea Dougl. scheint autogam zu sein (24).

Epipogon nutans Rchb. f. Nur in der Knospe findet man die Pollinien in der Anthere; in der geöffneten Blüte liegen sie unmittelbar auf der Narbe und werden von ihr aufgesaugt, wenn die Blüte alt wird (17, 253).

Pantlingia paradoxa Prain. Die vier Pollinien besitzen weder Caudicula noch Klebdrüse und sind mit ihren Basen an das riemenförmige Rostellum angeheftet; sie scheinen die Narbe durch allmähliches Auflösen und Verschwinden des Rostellums zu befruchten (17, 258).

Spiranthes australis Lindl. (10, II; 5, 98; 43).

Spiranthes diuretica Lindl. Beim Ausbleiben von Fremdbestäubung tritt durch Anpressen der Säule gegen die Lippe Autogamie ein (38, 83).

Goodyera procera Lindl. Die Pollinien treiben Pollenschläuche, indem der klebrige Narbenschleim anschwillt und die Pollenmassen erreicht (11, 547; 12, 102).

Goodyera carnea Schltr. ist kleistogam (44, 56).

Von dieser Verwandtschaft sagt Pantling: „Die meisten Arten der *Goodyereae* (von Sikkim) sind, ungeachtet die Pollinienanhänge in dieser Tribus zur Entfernung durch Insektenhilfe geeignet erscheinen, auch selbstfertil“ (17, III).

Cystorchis aphylla Ridl. Die Narbe ist dreilappig, ihr mittleres Läppchen nicht zu einem Rostellum umgewandelt, sondern bestäubungsfähig; bei den frisch untersuchten Blüten blieben die Pollinien an ihrer Stelle, und es fand stets Selbstbefruchtung statt (51, 12).

Thuniinae.

Arundina speciosa Bl. Schon in der Knospe erfolgt in den meisten Blüten dadurch Selbstbestäubung, daß die Anthere sich nach vorwärts gegen die Narbe biegt und das Rostellum sich in den Griffelkanal abwärts krümmt, so daß die Pollinien auf die Narbenfläche gelangen. Nachher öffnet sich die Blüte nur für wenige Stunden. In den seltenen Fällen, wenn die Einkrümmung des Rostellums unterbleibt, fällt die Blüte unbefruchtet ab (11, 543; 12, 97).

Collabiinae.

Chrysoglossum sp. Blüten kleistogam und in hohem Grade selbstfruchtbar (11, 545; 12, 102).

Liparidinae.

Liparis caespitosa Lindl. bildet auf Sumatra in gewissen Höhenregionen kleistogame Blüten, einige hundert Meter tiefer normale chasmogame (46, II).

Liparis cleistogama J. J. Smith. Die Blüten öffneten sich nie, scheinen aber keine Frucht anzusetzen (50, 33).

Liparis longipes Lindl. Die in den Gewächshäusern unserer botanischen Gärten häufig kultivierte Art erregte (in Erlangen) meine Aufmerksamkeit dadurch, daß die unscheinbaren Blütenstände sehr reichlich Kapseln ansetzten. Es stellte sich heraus, daß in den welkenden Blüten regelmäßig spontane Selbstbestäubung dadurch eintritt, daß das ursprünglich die Pollinien von der Narbe trennende Rostellum zusammenschrumpft, so daß die Pollinien auf die Narbe herabrutschen können. Das wird, trotz der invertierten Stellung der Blüte dadurch ermöglicht, daß die Säule mit ihrem Vorderende aufwärts gebogen ist und die ihr dicht anliegende Lippenbasis ein Herabfallen der Pollinien unter die Narbe verhindert. In solchen

welk gewordenen Blüten ziehen sich ungeheure Massen von Pollenschläuchen in den anschwellenden Fruchtknoten, dessen Samenanlagen indessen jetzt noch nicht ausgebildet sind, sondern ein noch kurzes Integument besitzen. Nach reichlich drei Monaten waren die Früchte gereift und enthielten fast ausnahmslos gut entwickelte Samen; nur etwa 5 % von diesen (der Schätzung nach) enthielten keinen Embryo.

Microstylis histionantha Barb. Rodr. Die Anthere ist nach Barbosa Rodriguez mit einer Bewegung begabt, wodurch sie umgewendet wird und die Pollinien auf die Narbe auswirft; sonach müssen die Blüten sich selbst befruchten (43).

Microstylis Maximowicziana King und Pantl. Der häutige Boden des Klinandriums wird durch die Narbenflüssigkeit aufgelöst, so daß die Pollinien mit der Narbe in Berührung kommen und Autogamie erfolgt (17, 21).

Microstylis nephroglossa Schltr. ist kleistogam (46, 140).

Oberonia cleistogama Schltr., ebenso (46, 170).

Polystachyinae.

Polystachya zeylanica Lindl. hat Knospenbefruchtung (29).

Polystachya luteola Hook. entwickelt neben offenen auch kleistogame Blüten (7, 57).

Podochilinae.

Appendicula Bl. In der Gattung kommen pelorische Ausbildungen der Blüten häufig vor, bei denen der Säulenfuß reduziert oder ganz unterdrückt, das Rostellum verschwunden und Autogamie unausbleiblich ist. Unter Berücksichtigung dieser Merkmale sind als autogam anzusehen: *A. torricelliana* Schltr., *A. carinifera* Schltr., *A. kaniensis* Schltr., *A. biumbonata* Schltr., *A. djamuensis* Schltr. nebst var. *isoglossa* Schltr., *A. concava* Schltr., *A. pseudopendula* Schltr. var. *cryptostigma* Schltr., *A. lutea* Schltr., *A. flaccida* Schltr. var. *lobogyne* Schltr., *A. oblonga* Schltr., *A. bracteosa* Rehb. f.; *A. cleistogama* Schltr. wurde nur kleistogam gefunden (46, IL, 337—341).

Cyphochilus sp. ist kleistogam (46, 362).

Glomerinae.

Agrostophyllum Bl. Auch in dieser Gattung sind Formen mit pelorialen Blüten nicht selten beobachtet; bei ihnen sondert die Narbenfläche auffallend viel Schleim ab, der bald über ihre Ränder quillt, die nicht durch ein Rostellum geschützten Pollinien erreicht

und sie zum Austreiben von Pollenschläuchen in die Narbe veranlaßt (46, IL). Sonach sind autogam: *A. stenophyllum* Schltr. (46, 258), *A. pelorioides* Schltr. (46, 267), *A. compressum* Schltr. (46, 274), *A. torricellense* Schltr. (46, 260), *A. dichorense* Schltr. (46, 260), *A. montanum* Schltr. (46, 265), *A. graminifolium* Schltr. (46, 266), *A. crassicaule* Schltr. (46, 270), *A. verruciferum* Schltr. (46, 276), *A. superpositum* Schltr. (46, 278).

Pleurothallidinae.

Pleurothallis ruscifolia R. Br. Die Pflanzen des Münchener botanischen Gartens setzen regelmäßig Früchte an, die sich infolge von spontaner Selbstbestäubung bilden. Beim Verwelken der Blüten lockert sich nämlich die Anthere, reißt ab und fällt abwärts, wobei sie öfters die Narbe trifft und auf ihr die Pollinien hängen läßt. Innerhalb von etwa 2 Monaten reifen die hierdurch entstandenen Kapseln, die neben vereinzelt tauben lauter wohl entwickelte Samen besaßen.

Physosiphon Loddigesii Lindl. Die im Münchener botanischen Garten gezogenen Pflanzen setzten regelmäßig vereinzelt Früchte an, nach einigen Zählungen ungefähr 5% der Blüten. Wie bei der vorigen Art reißt beim Verwelken der Blüten die Anthere ab und kommt bisweilen, aber seltener als bei *Pleurothallis ruscifolia*, auf die Narbe zu liegen, auf der dann die Pollenschläuche ausgetrieben werden. Die Untersuchung der nach etwa 2 Monaten reif gewordenen, anscheinend normalen Kapseln ergab, daß alle in ihnen enthaltenen Samen taub waren.

Laeliinae.

Cattleya Lindl. In dieser Gattung kommt Knospenbefruchtung vor (28), und bei einer nicht näher bezeichneten, auf Trinidad wachsenden Art wurde beobachtet, daß sich ihre Blüten selten öffnen und im geschlossenen Zustande sich selbst befruchten (3, 129).

Laelia cinnabarina Batem. Die Angabe Darwins (4a, 126) über Selbstbefruchtung läßt es zweifelhaft, ob diese spontan oder künstlich herbeigeführt war.

Laelia crispa Rchb. f. (= *Cattleya crispa* Lindl.). Die Blüten entfalten sich zuweilen nicht gehörig, bringen aber trotzdem Kapseln (mit fast lauter tauben Samen) hervor (4a, 126).

Schomburgkia sp. verhielt sich auf Trinidad wie die erwähnte *Cattleya* sp. (3, 139).

Epidendrum L. Bei der Gattung ist Knospenbefruchtung beobachtet (28).

Eine Art auf Trinidad öffnet selten ihre Blüten, sie werden aber, wenn sie sich nicht öffnen, stets befruchtet (3, 129).

Epidendrum sp. in Südbrasilien, mit zwei seitlichen Antheren außer der normalen, befruchtet sich mit deren Hilfe selbst (32).

Epidendrum variegatum Hook. Von dieser Art gibt J. H. Hart (16) an, daß sie sich regelmäßig und mit bestem Erfolge selbst befruchte. Die Lippe liegt so dicht auf der Säule, daß sie auf deren Unterseite einen Druck ausüben kann, die Anthere bleibt in ihrer Lage, ihre Pollenmassen vergrößern sich, werden von der Lippe gegen die Säule gequetscht und dehnen sich seitwärts so aus, daß sie mit der Narbe in Berührung kommen; die Elastizität der Lippe ist so groß, daß es selbst für ein sehr kräftiges Insekt unmöglich wäre, sie von der Säule zu entfernen und zu den Pollinien zu gelangen. Auf die im Münchener botanischen Garten gezogenen Exemplare von *Epidendrum variegatum* trifft diese Schilderung insofern nicht zu, als an ihnen niemals spontane Selbstbestäubung von mir beobachtet werden konnte; vielmehr fielen die Blüten nach langer Blütezeit immer ab, ohne eine Frucht anzusetzen. Das dichte Anliegen der Säulenspitze an der Lippe kommt auch noch bei einer ganzen Anzahl anderer *Epidendrum*-Arten vor, die sich trotzdem nicht selbst bestäuben können, z. B. *E. cochleatum* L., *E. fragrans* Lindl., *E. Rueckerae* Rehb. f., *E. vitellinum* Lindl.

Phajinae.

Phajus Blumei Lindl. Die sehr großen, ansehnlichen, duftenden, meist aber nektarlosen Blüten bestäuben sich regelmäßig und ausnahmslos selbst, wie zuerst Forbes (11, 540; 12, 92—95) feststellte und später P. Knuth (19, III 1, 205) in der Hauptsache bestätigte, ohne in allen Einzelheiten mit den Beobachtungen von Forbes übereinzustimmen.

Phajus amboinensis Bl. und *Ph. albescens* (?) stimmen nach Forbes (11, 542) in dem Vorgange der Autogamie mit *Ph. Blumei* überein.

Phajus maculatus Bl. Beim Schütteln der Blüten können die Pollinien auf die Narbe gleiten und bleiben dann an ihr haften (43).

Calanthe R. Br. Nicht selten ist das Rostellum nicht ausgebildet, der von der Narbe reichlich ausgesonderte Schleim kommt mit den Pollenmassen, die dann weder Stielchen noch Klebdrüsen besitzen, in Berührung und veranlaßt sie zum Austreiben von Pollenschläuchen

in die Narbe. Bisweilen keimen die Pollinien schon bevor sie mit der Narbenflüssigkeit in Berührung treten aus (46, 48).

Calanthe inaperta Moore (= *Phajus villosus* Bl.) hat Knospenbefruchtung (29).

Calanthe Mannii Hook. f. Autogam und selbstfertil (17, 167).

Calanthe veratrifolia R. Br. var. *cleistogama* Schltr. unterscheidet sich von der typischen Form durch geschlossen bleibende Blüten (46, 380).

Tainia penangiana Hook. f. Während aus Singapore stammende Pflanzen regelmäßig sich öffnende Blüten mit gut ausgebildetem Rostellum entwickelten, blieben sich solche von Ambon und Java stets halb geschlossen, besaßen kein Rostellum und befruchteten sich selbst (50, 17).

Chysis laevis Lindl. Die im Münchener botanischen Garten gezogenen Pflanzen entwickelten Blüten, die sich nur unvollkommen oder fast gar nicht öffneten und sich selbst befruchteten. Die Säule hatte kein Rostellum — das sonst bei der Gattung *Chysis* gut entwickelt ist —, die Antheren hatten eine verkümmerte Wandung, die sich schon im Knospenzustand so zusammenzog, daß die Pollinien herausgedrückt wurden. Sie gelangen so auf die Narbe und keimen dort.

Plocoglottis glaucescens Schltr. besitzt eine kleistogame Varietät (46, 409).

Spathoglottis Bl. Pelorische Umbildungen der Blüten treten in der Gattung in Verbindung mit Selbstbefruchtung auf; diese findet dadurch statt, daß die Pollinien durch Schrumpfung der Anthere herausgedrückt werden und auf die Narbe geraten (46, XLVIII).

Spathoglottis plicata Bl. Die regelmäßig eintretende Selbstbefruchtung der Blüten ist von Forbes (11, 542; 12, 96) ausführlich beschrieben worden. Ich konnte sie durch Untersuchung der im Münchener botanischen Garten kultivierten Exemplare bestätigen: auch hier bestäubten sich die ansehnlichen Blüten ausnahmslos selbst und setzten reichliche Kapseln an, deren Samen der Mehrzahl nach vollkommen ausgebildet waren.

Spathoglottis Paulinae Fitzg. Die Pollinien krümmen sich auf die Narbe und bestäuben sie (43).

Dendrobiinae.

Dendrobium Sw. Bei der Sektion *Grastidium* ist in Neu-Guinea Kleistogamie sehr verbreitet (46, IL).

- Dendrobium cretaceum* Lindl. besitzt Knospenbefruchtung (28), und manchmal entfalten sich seine Blüten nicht, setzen aber doch gute Kapseln an (4a, 121).
- Dendrobium chrysanthum* Wall. kann sich bei Ausbleiben von Insektenbesuch selbst befruchten (4a, 118).
- Dendrobium chryseum* Rolfe ist kleistogam; das Rostellum ist sehr reduziert, so daß es die Narbe vor den herabgleitenden Pollinien nicht schützt (43).
- Dendrobium crepidatum* Lindl. Gewöhnlich sind die Blüten ziemlich ansehnlich, bleiben 5 Tage lang geöffnet und können sich nicht selbst befruchten. Eine in Sikkim einheimische Form, aber mit unscheinbareren Blüten, bestäubt sich regelmäßig selbst, bevor die Knospen sich geöffnet haben (17, 48).
- Dendrobium polycarpum* Rehb. f. befruchtet sich nach den Beobachtungen von Reichenbach selbst (20, 149).
- Dendrobium Giulianettii* Bail. Bailey fand am natürlichen Standort alle untersuchten Exemplare autogam; schon vor der Anthese lagen die Pollinien aufgequollen auf der Narbe (20, 150).
- Dendrobium triviale* Kränzl. wurde stets autogam gefunden (20, 11).
- Dendrobium Mastersianum* F. Müll. Alle untersuchten Blüten hatten auf die Narbe herabgeglittene und dort durch Pollenschläuche befestigte Pollinien (20, 38).
- Dendrobium densiflorum* Wall. Außer den gut ausgebildeten Blüten, die aber steril sind, hat die Art solche mit verkümmerter Lippe, in denen Autogamie stattfindet und die zur Kleistogamie neigen (20, 11, 66).
- Dendrobium Brymerianum* Rehb. f. Die var. *histrionicum* Rehb. f. soll nach Berkeley stets autogam sein und sich vor der Anthese befruchten (20, 11, 42).
- Dendrobium cleistogamum* Schltr. hat kleine, immer geschlossen bleibende Blüten, die sich selbst befruchten, und scheint die kleistogame Form einer nicht näher bekannten Art zu sein (20, 11, 299).
- Dendrobium aqueum* Lindl. zeigt gelegentliche Autogamie (20, 11, 12).
- Dendrobium obcuneatum* Bail. ist die kleistogame Form irgend einer Art (20, 300).
- Dendrobium clausum* Schltr. hat fast immer kleistogame Blüten (46, 607).
- Eria albotomentosa* Lindl. Schon ehe die Blüte sich öffnet, findet regelmäßig Selbstbestäubung statt (11, 544; 12, 100).

Eria sp., verwandt mit *E. javensis* Zoll. et Mor. Es findet in den Blüten regelmäßig Selbstbestäubung durch Herabbiegen einiger Pollinien auf die Narbe statt (11, 545; 12, 101).

Eria clausa King u. Pantl. In vielen Fällen öffnen sich die Blüten gar nicht, befruchten sich aber dadurch, daß das Rostellum aus seiner normalen Lage gegen die Hinterseite des Klinandriums gedrückt wird und so die Pollinien auf die Narbe gelangen können. Die Art ist vielleicht eine kleistogame Form von *E. vittata* Lindl. (17, 121).

Eria excavata Lindl. Die Pflanzen von Sikkim sind selbstfertil; ihre Blüten öffnen sich kaum und ihre Farbe ist unansehnlicher als bei den anderwärts wachsenden Pflanzen, deren Blüten sich völlig öffnen und sich nicht selbst befruchten. Vielleicht ist *E. excavata* nur eine kleistogame Form von *E. alba* Lindl. (17, 124).

Eria inamoena Schltr. ist kleistogam (45, 36).

Bolbophyllinae.

Bolbophyllum dischidiifolium J. J. Smith ist kleistogam und bringt regelmäßig Früchte hervor (52, 140).

Bolbophyllum aphanopetalum Schltr. An lebenden Pflanzen hing die Anthere in die tiefe Narbenfläche hinein; ob dies ein normales Stadium war, konnte nicht festgestellt werden (45, 82).

Bolbophyllum verruciferum Schltr. Die var. *carinatisepalum* Schltr. ist kleistogam (46, 750).

Bolbophyllum dasyphyllum Schltr. bildet gewöhnlich nur kleistogame Blüten (46, 834).

Thelasinae.

Unter den Arten dieser Gruppe in Neu-Guinea ist Kleistogamie unter Umbildung der Blütenblätter, besonders des inneren Kreises, sehr verbreitet (46, IL). Zu ihnen gehört wahrscheinlich:

Thelasis compacta Schltr., deren Säule kein Rostellum besitzt (46, 907).

Oxyanthera papuana Schltr. entwickelt ganz besonders häufig kleistogame Blüten, in denen das Rostellum fehlt; auch in geöffneten Blüten findet Autogamie statt (46, 905).

Oxyanthera abbreviata Schltr. blüht ebenfalls meist kleistogam und verhält sich wie *O. papuana* (46, 905, 906).

Phreatia Lindl. In der Gattung sind Fälle von Selbstbestäubung nicht selten; sie kommt dadurch zustande, daß das Rostellum nicht ausgebildet ist und die Pollinien, denen Stielchen und Klebdrüse der

- normalen Formen fehlt, von der Narbenflüssigkeit überflutet und zum Austreiben der Pollenschläuche veranlaßt werden (46, XLVIII). *Phreatia trilobulata* Schltr. ist nur kleistogam bekannt (46, 912). *Phreatia oreogena* Schltr. ist die kleistogame Form einer sonst nicht bekannten Art (46, 921). *Phreatia gracilis* Schltr. besitzt kein Rostellum (46, 925). *Phreatia coelonychia* Schltr. ist kleistogam, mit einer Säule ohne Rostellum (46, 943). *Phreatia densiflora* Lindl. hat offene, aber dennoch autogame Blüten (21, 2).

Maxillariinae.

- Maxillaria rufescens* Lindl. hat Knospenbefruchtung (39). *Eulophidium maculatum* Pfitz. (= *Oeceoclades maculata* Lindl.). Die unscheinbaren, duft- und nektarlosen Blüten befruchten sich regelmäßig selbst durch Herabbiegen der Pollinien auf die Narbe, und setzen reichlich Früchte und Samen an (43).

Oncidiinae.

- Trizeuxis falcata* Lindl. An einem aus drei Blüten bestehenden Blütenstande einer im Münchener botanischen Garten gezogenen Pflanze waren die beiden oberen Blüten noch unbefruchtet, an der untersten hatte sich infolge von spontaner Selbstbestäubung eine junge Frucht gebildet. Das Pollinariumstielchen, welches bei dieser Gattung verhältnismäßig sehr lang ist, hatte sich, während es mit seinem unteren Ende an der Klebdrüse festhaftete, im oberen Teile bogenförmig so weit abwärts gekrümmt, daß das eine Pollinium auf die Narbe geraten war und hier Pollenschläuche getrieben hatte. *Trichopilia fragrans* Lindl. Eine kultivierte Form besaß Blüten, die sich nie öffneten, duftlos waren und sich immer dadurch selbst befruchteten, daß schon frühzeitig die Antherenwand abfiel und die Pollinien sich über das Rostellum zur Narbe herabkrümmten (43).

Sarcanthinae.

- Aërides longicornu* Hook. f. scheint in großer Ausdehnung selbstfertil zu sein. Bei Entfernung der Pollinien durch Wind od. ähnl. aus der Anthere hängen sie wie an einem Faden vor der Narbenhöhle und können sehr leicht die Narbe berühren und sie bestäuben (17, 211). *Mystacidium inapertum* Ridl. Die Blüten scheinen sich nicht zu öffnen und werden vielleicht selbstbefruchtet (41).

Thrixspermum Lour. Bei der Gattung kommt im malayischen Archipel Kleistogamie vor (46, IL).

Sarcanthus Parishii Hook. produzierte in Kultur spontan Früchte (4a, 121).

Aus dieser Zusammenstellung, die gewiß noch nicht vollständig ist, ergibt sich, daß die Zahl der außereuropäischen autogamen Orchideenarten recht ansehnlich ist, und wenn sie auch im Vergleich zu der großen Anzahl der bekannten Arten nur einen geringen Bruchteil von diesen ausmachen, so ist doch zu berücksichtigen, daß nur verhältnismäßig wenige Arten überhaupt auf ihre Blüteneinrichtungen genau untersucht sind. Jedenfalls wird sich die Ansicht, daß die Familie der Orchideen in besonders eindringlicher Weise das Gesetz der vermiedenen Selbstbestäubung bestätige, nicht aufrecht halten lassen.

Autogame Orchideenarten kommen in den verschiedensten Gegenden des Verbreitungsbezirkes der Familie vor, nur aus Afrika sind bis jetzt erst wenige bekannt. Sie finden sich in den verschiedensten Gruppen des Systemes und keineswegs nur bei unscheinbaren, sondern auch bei sehr ansehnlichen Blüten. Ein Einfluß der Umgebung auf die Herausbildung der Autogamie läßt sich nicht erkennen; nur für die Kleistogamie scheint die Feuchtigkeit der Umgebung bisweilen bestimmend zu sein. Aber während Eggers (7, 57) für die westindische *Polystachya luteola* angibt, daß in trocknen Perioden kleistogame, in feuchten chasmogame Blüten zur Ausbildung kommen, wird Schlechter (46, IL) durch seine Beobachtungen in Neu-Guinea zu dem entgegengesetzten Schluß geführt. Er konnte feststellen, daß die Zahl der kleistogamen Orchideen besonders in den niederschlagreichen Nebelwäldern zunahm und sich in den niederschlagreichsten Monaten häufte. Er glaubt annehmen zu dürfen, daß Kleistogamie durch sehr große und anhaltende Feuchtigkeit hervorgerufen werden kann, d. h. also wenn die klimatischen Bedingungen für die Entwicklung der Pflanze sonst befruchtenden Insektes ungünstig sind. Daß aber noch andere Ursachen die Kleistogamie hervorrufen können, beweise das Auftreten von kleistogamen Arten in der Nähe der Küste, wie *Oberonia cleistogama* Schltr. und *Appendicula cleistogama* Schltr., zu deren Speziescharakter sogar die Kleistogamie gehöre.

II. Vollzug der Autogamie.

Trotz der Übereinstimmung des Baues und der Lage der Bestäubungsorgane bei allen Orchideen mit Ausnahme der *Cypripedilinae*,

bei denen aber kein Fall von Autogamie bekannt ist, kann sich der Vorgang der spontanen Selbstbestäubung auf recht mannigfaltige Weise vollziehen, und selbst nahe miteinander verwandte Arten können sich in dieser Hinsicht unterscheiden. Schon Ridley (43) hat versucht, vier Typen der Autogamie aufzustellen, doch müssen diese nach unseren jetzigen Kenntnissen noch vermehrt werden. Die Vorgänge, welche zum Belegen der Narbe mit dem Pollen derselben Blüte führen, können in der Hauptsache entweder vom männlichen oder vom weiblichen Organ ausgehen, wenn auch ein gleichsinniges Zusammenwirken beider insofern oft stattfindet, als die Schranke, welche in der normalen Orchideenblüte Pollinien und Narbe voneinander trennt, das Rostellum, beseitigt wird.

Bei der Kleistogamie ist vielfach die nähere Art, in der die Selbstbestäubung vollzogen wird, nicht genau bekannt; im ganzen sind im ersten Abschnitt dieses Aufsatzes 37 Arten als habituell oder gelegentlich kleistogam angeführt. Im übrigen lassen sich folgende Typen, in denen die Autogamie vollzogen wird, unterscheiden.

1. Die Belegung der Narbe geschieht durch Abbröckeln oder Hervorquellen lockerer Pollenmassen aus den höher stehenden Antheren: *Neotinea intacta*, *Gymnadeniopsis clavellata*, *Epipactis latifolia* var. *viridiflora*, *E. microphylla*, *E. palustris*, *Listera ovata*, *Neottia nidus avis*, *Serapias parviflora*, *Limodorum abortivum*, *Thelymitra nuda*, *Th. pauciflora*, *Spiranthes australis* (indische Form), *Epidendrum variegatum*, *Chysis laevis*.

2. Die Pollinien als Ganzes fallen oder gleiten auf die Narbe: *Coralliorrhiza innata*, *Disa macrantha*, *Thelymitra carnea*, *Epipogon nutans*, *Microstylis histionantha* (unter plötzlicher Ausschleuderung durch die Anthere), *Phajus maculatus*, *Spathoglottis* sp., *Dendrobium chrysanthum*, *D. chryseum*, *D. crepidatum*, *D. Giulianettii*, *D. Mastersianum*, *Oxyanthera papuana*, *O. abbreviata*.

3. Die Pollinien biegen sich, indem sie mit dem einen Ende an ihrer Stelle bleiben, mit dem anderen so weit gegen die Narbe herab, daß sie diese berühren. Diese Bewegung wird ausgeführt

a) durch das Stielchen bei *Eulophidium maculatum*, *Trizeuxis falcata*, *Trichopilia fragrans* var., *Aërides longicornu*.

b) Durch die Caudicula bei *Ophrys apifera*, *O. Botteroni*, *O. fuciflora* var. *pseudoscolopax*, *Platanthera hyperborea*.

c) Durch die Pollenmasse selbst bei *Cephalanthera alba*, *Pogonia Lessonii* (während des Verwelkens), *Spiranthes diuretica* (unter Streckung der Pollinien), *Arundina speciosa*, *Spathoglottis Paulinae*, *Eria* sp. der javensis verwandt, *Bolbophyllum aphanopetalum*.

4. Die Pollinien wachsen, ohne ihre Lage zu verändern, in Pollenschläuche aus, welche die Narbe erreichen: *Goodyera procera*, *Calanthe* sp.

5. Die ganze Anthere reißt ab und fällt dabei gelegentlich so auf die Narbe, daß die Pollinien auf dieser haften bleiben: *Pleurothallis ruscifolia*, *Physosiphon Loddigesii*.

6. Die Narbe scheidet eine so große Menge von Narbenflüssigkeit aus, daß diese bis zu den Pollinien emporsteigt, dadurch werden die Pollinien zum Austreiben der Pollenschläuche veranlaßt, die bis in die Narbe hineinwachsen: *Thelymitra circumsepta*, *Orthoceras strictum*, 2 Arten von *Calochilus*, *Spiranthes australis* (australische Form), *Chrysoglossum* sp. (zugleich kleistogam), 12 Arten von *Appendicula*, 10 Arten von *Agrostophyllum*, *Cattleya* sp., *Schomburgkia* sp., *Epidendrum* sp., *Phajus Blumei*, *Ph. amboinensis*, *Ph. albescens* (?), *Calanthe inaperta*, *Spathoglottis plicata*, *Dendrobium aqueum*, *Eria albotomentosa*, *Phreatia densiflora*.

7. Durch Rollungen der Narbenränder werden Teile der Narbe mit den Pollinien in Berührung gebracht und mit Pollen belegt: *Thelymitra longifolia*, *Arundina speciosa* (unter gleichzeitigem Herabbiegen der Pollinien).

8. Durch Auflösung des Androklinium-Bodens gelangen die Pollinien auf die Narbe: *Microstylis Maximowiczii*, *Calanthe Mannii*, *Pantlingia paradoxa* (wo sich das Rostellum auflösen soll).

9. Der mittlere, sonst zum Rostellum umgebildete Narbenlappen behält die Beschaffenheit eines Narbenlappens und wird vom Pollinium befruchtet: *Cystorchis aphylla*.

10. Beim Welken der Blüte treten solche Verkrümmungen der Blütenteile ein, daß durch sie die Pollinien auf die Narbe geraten oder gedrückt werden: *Herminium monorchis*, *Chiloglottis diphylla*, die Arten der Gattungen *Asarca*, *Bipinnula* und *Chlorea*, *Liparis longipes*.

Bemerkenswert ist schließlich noch, daß nach den Angaben von Ridley (43) von der in den Tropen sehr verbreiteten *Spiranthes*

australis zwei Formen vorkommen, die zwar beide autogam sind, bei denen aber der Vorgang der Selbstbestäubung in verschiedener Weise stattfindet. Die eine, in Australien und auf Timor einheimische Form besitzt, wie Fitzgerald (10) beschrieben hat, kein Rostellum und befruchtet sich infolge der Überflutung der Pollinien durch die Narbenflüssigkeit; die andere, die in Indien, Java usw. vorkommt, hat ein ausgebildetes Rostellum und befruchtet sich selbst durch Abbröckeln von Pollen. Vielleicht handelt es sich hier um verschiedene Varietäten oder sogar einander nahestehende Arten, die noch nicht genau auseinandergehalten sind.

III. Die Folgen der Selbstbestäubung.

In der großen Mehrzahl der untersuchten Fälle ist die Selbstbestäubung bei den Orchideen von gutem Erfolg, d. h. sie führt zur Ausbildung normaler reifer Kapseln mit sehr zahlreichen Samen, von denen ein verschieden großer Prozentsatz vollkommen entwickelt ist, während die übrigen nur aus einer leeren Samenschale mit zusammengefallenen Resten des Nucellus und ohne Spur eines Embryo bestehen. Die guten Samen pflegen sich von den tauben durch dunklere Färbung zu unterscheiden. Diese Erfahrung gilt sowohl für die spontane Selbstbestäubung, auf welche die Beobachter häufig gerade durch den reichen Frucht- und Samenansatz der autogamen Pflanzen aufmerksam geworden sind, wie auch für die künstlich vorgenommene. Im gärtnerischen Betrieb wurden und werden künstliche Selbstbestäubungen von Orchideenblüten sehr häufig ausgeführt. In besonders großem Maßstab ist das durch J. G. Beer (1) geschehen, dem es darauf ankam, Kapseln und Samen von möglichst vielen Arten für systematische Zwecke zu erzielen. Er führte die Bestäubungen nach seiner eigenen Angabe (S. VI) „mit dem Pollen der Blüte desselben Individuums“ aus, vermutlich also mit dem Pollen derselben Blüte, so daß man die von ihm erzielten Erfolge als solche von Selbstbestäubungen ansehen darf. Er stellte seine Versuche an 27 Gattungen an und bildet die Kapseln von 158 Arten, die Samen von 150 Arten ab, von denen er die meisten durch seine Befruchtungen erhalten hat. Diese waren fast immer von Erfolg, nur bei *Lycaste*, *Maxillaria* und vielen Arten von *Oncidium* blieb er aus; Beer machte die eigentümliche Beobachtung, daß „Blüten von mehr oder minder gelber Grundfarbe sich fast durchgängig zur künstlichen Befruchtung nicht eignen“.

Darwin hat den ihm bekannt gewordenen Fällen, in denen die Selbstbestäubung erfolglos war, große Bedeutung beigelegt, weil es ihm ja darauf ankam, die Notwendigkeit der Fremdbestäubung nachzuweisen (5, II, 153). Sie beziehen sich auf mehrere Arten von *Oncidium* (*O. crispum* Lodd., *O. divaricatum* Lindl., *O. flexuosum* Sims., *O. microchilum* Batem., *O. micropogon* Rchb. f., *O. sphacelatum* Lindl., *O. unicolorne* Lindl.) und auf die Gattungen *Notylia*, *Gomeza*, *Sigmatostalix* und *Rodriguezia*. Zum Teil gehen sie auf die Berichte von Fritz Müller (30) zurück, der seine Beobachtungen in Süd-Brasilien anstellte, und dessen Äußerung, daß bei diesen Arten „Staubmassen und Narbenflächen desselben Stockes als tödliches Gift aufeinander wirken“, viel zitiert worden ist. Diese Beobachtungen beziehen sich aber auf so wenige Fälle, daß diese als Ausnahmen von der Regel erscheinen, auch wenn sie sich noch um einige vermehren lassen.

Bei den sehr zahlreichen künstlichen Selbstbestäubungen, die ich in den Orchideenhäusern des Münchener botanischen Gartens ausführte, konnte ich überwiegend einen günstigen Erfolg hinsichtlich der Frucht- und Samenbildung feststellen. Der Prozentsatz der gut ausgebildeten gegenüber den tauben embrylosen Samen war wechselnd; es wurden z. B. sehr wenig taube Samen beobachtet bei *Trichosma suavis* Lindl., *Pleurothallis ruscifolia* R. Br. (bei spontaner Autogamie), *Spathoglottis plicata* Bl. (ebenso), *Oncidium excavatum* Lindl., *Cymbidium Traceyanum* Rolfe, 10–15 % taube Samen bei *Dendrobium nobile* Lindl. und *Vanda suavis* Lindl.; die Mehrzahl der Samen war vollkommen ausgebildet bei *Paphiopedilum insigne* Pfitz. und *Euanthe Sanderiana* Schltr., mehr als die Hälfte taub bei *Oncidium papilio* Lindl., und nur 20–25 % gute Samen hatten sich bei *Epidendrum Rueckerae* Rchb. f., nur 20 % bei *Pleione lagenaria* Lindl. entwickelt. Für *Oncidium sphacelatum* und *O. microchilum* konnte ich bestätigen, daß der Pollen auf die Narbe der eigenen Blüte keinerlei befruchtende Wirkung ausübt. Außerdem fand ich Erfolglosigkeit der Selbstbestäubung bei *Acampe Loheriana* Kränzl. und *Aërides quinquevulnerum* Lindl. (hier auch bei Nachbarbestäubung) (*Sarcanthinae*), *Brassia verrucosa* Lindl. (*Oncidiinae*), *Coelogyne cristata* Lindl., *C. fimbriata* Lindl., *C. Massangeana* Rchb. f. (*Coelogyninae*), *Lycaste aromatica* Lindl. (*Lycastinae*), *Maxillaria lepidota* Lindl. und *M. luteoalba* Lindl. (*Maxillariinae*). *Odontoglossum bicktoniense* Lindl., *O. triumphans* Rchb. f. und *Oncidium tig-*

rinum Llave et Lex. (Oncidiinae), *Phalaenopsis amabilis* Bl. (Sarcanthinae). Daß bei weiter fortgesetzten Versuchen die eine oder andere dieser Arten sich doch noch als selbstfertil erweisen könnte, geht daraus hervor, daß Beer (1) bei *Odontoglossum bicktoniense* Früchte erzielt hat.

Die Selbststerilität der Blüten gibt sich äußerlich daran zu erkennen, daß längere oder kürzere Zeit nach der Bestäubung die Blütenhüllen welken und vertrocknen, der Fruchtknoten gelblich oder bräunlich wird, anstatt grün zu bleiben, und schließlich die ganze Blüte abfällt. Vorher kann die Säule eine Vergrößerung und auch die charakteristische Verschwellung der Narbe zeigen, die auch bei erfolgreicher Bestäubung oft eintritt, so z. B. bei *Oncidium microchilum* und *Maxillaria lepidota*. Bisweilen entwickeln sich auch die sonstigen Postflorationserscheinungen (vgl. 8; 9) in derselben Weise weiter wie bei erfolgreichen Bestäubungen; ja bei *Phalaenopsis amabilis* und *Aërides quinquevulnerum* bildeten sich sogar gesund aussehende Kapseln aus, die aufsprangen und weißliche Samen entließen, so daß es den Anschein hatte, als habe die künstliche Selbstbestäubung zu guter Fruchtbarkeit geführt. Aber die nähere Untersuchung lehrte, daß alle Samen taub, d. h. embryolos waren. Dieselbe Erfahrung machte ich an den Kapseln von *Physosiphon Loddigesii*, die sich, wie früher erwähnt, nach spontaner Selbstbestäubung entwickelten: sie enthielten lauter taube Samen. Wahrscheinlich verhält es sich ebenso bei *Dendrochilum filiforme* Lindl., welches in den Münchener Gewächshäusern ab und zu Kapseln mit tauben Samen ansetzt, doch ist es nicht sicher, ob es sich bei dieser Art nicht vielleicht um Parthenokarpie handelt. Daß bei den Orchideen solche vorkommt, ist schon von C. F. Gärtner (Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung der vollkommeneren Gewächse, Stuttgart 1844, S. 562) angegeben worden. Ein ausgezeichnetes Beispiel davon hatte ich Gelegenheit an der im Münchener botanischen Garten gezogenen *Spiranthes elata* Rich. näher zu untersuchen. Die grünlichen, nach Nelken duftenden Blüten dieser im tropischen Amerika einheimischen Pflanze bilden lange allseitswendige Ähren und setzten regelmäßig sehr reichliche Kapseln an, die sich öffneten und große Mengen von hellbraunen Samen ausfallen ließen. Ich vermutete zuerst, einen Fall von erfolgreicher Selbstbestäubung vor mir zu haben, fand aber bald, daß die Samen ausnahmslos taub waren; sie bestanden aus einer einschichtigen Samenschale aus Zellen mit blaßbraun gefärbten Wänden und braunen Zellkernen, darin lag, dem Chalazaende genähert, der Rest des Nucellus als längliche Masse von brauner Farbe. Die

Untersuchung der vertrockneten Blüten ergab, daß eine spontane Selbstbestäubung nicht stattgefunden hatte, denn die Pollinien befanden sich immer noch an Ort und Stelle, und die Pollenkörner waren nicht ausgekeimt. Bemerkenswert ist, daß bei dieser Art die Samenanlagen im Fruchtknoten, die sich bei den Orchideen in der Regel erst infolge der Bestäubung ausbilden, schon sehr frühzeitig entwickelt sind; an der jungen, eben aufgegangenen Blüte sind sie bereits völlig ausgebildet, ihr Integument fertig herangewachsen, so daß ihre Befruchtung alsbald stattfinden könnte, wenn eine Bestäubung erfolgte.

Diese Möglichkeit von Parthenokarpie muß bei Untersuchungen über die Folgen der Bestäubung bei den Orchideen wohl beachtet werden, wie ja überhaupt die Feststellung der Beschaffenheit der Samen für die Beurteilung dieser Folgen unumgänglich notwendig ist.

In den Fällen von Selbststerilität fand ich ähnliche Erscheinungen des Absterbens von Pollen und Narbe vor, wie sie von F. Müller (30; 5 II, 153) geschildert und als Selbstvergiftung aufgefaßt worden sind. Er gibt an, daß bei *Oncidium*-Arten (*flexuosum*, *micropogon*, *unicorn*e u. a.) und bei verschiedenen Arten von *Notylia*, *Gomeza*, *Sigmatostalix* und *Burlingtonia* (= *Rodriguezia*) Staubmassen und Narben wie Gift aufeinander wirken, am raschesten bei *Notylia*, wo gar keine Schlauchbildung eintrete und schon nach etwa 2 Tagen die Staubmassen durch und durch schwarz seien und ebenso die Narben, und bald darauf die Blüten abfielen; bei anderen Arten beginne erst nach 7—8 Tagen, nachdem schon lange Schläuche vorhanden, eine Bräunung der Grenze zwischen Blütenstaub und Narbe einzutreten. Staubmassen einer fremden Art schienen nie, auch wenn sie nicht befruchtend wirken, eine ähnliche giftige Wirkung zu haben. — Daß der eigene Pollen auf der Narbe gar nicht keimt, beobachtete ich bei *Acampe Loheriana*, *Coelogyne Massangeana* und *Oncidium tigrinum*. Die künstlich selbstbestäubten Blüten der erstgenannten Art fielen 46 Tage nach der Bestäubung ab, die ungekeimten Pollinien waren auf der Narbe noch erkennbar. Die Blüten von *Coelogyne Massangeana* fielen schon nach 14 Tagen ab, an der gebränten, nicht vergrößerten Säule hatte die Narbenfläche eine dunkelbraune Farbe bekommen und die Pollenmasse war dunkelbraun und schmierig geworden. Bei *Oncidium tigrinum* waren die Blüten nach 49 Tagen vertrocknet, die Säule hatte sich vergrößert, die Narbe war durch Verschwellung geschlossen, ihre Oberfläche durch dunkelbraune Verfärbung der Inhalte einiger Zellschichten geschwärzt, die Pollinien gebräunt. Bei *Oncidium sphacelatum* war an den nach 15 Tage abgefallenen

Blüten die Säule vertrocknet und gebräunt, von den auf der Narbe liegenden Pollinien hatten nur sehr vereinzelte Pollenkörner kurze Anfänge von Schläuchen getrieben. Auch die nach 23 Tagen abgefallenen Blüten von *Maxillaria lepidota*, deren Säule sich verlängert und verdickt hatte, fleischig und gebräunt war, wiesen nur wenig ausgekeimte Pollenschläuche auf, die aber in die Narbe eingedrungen waren. Die Blüten von *Coelogyne cristata* fielen nach 15—23 Tagen ab, an ihnen hatten die Pollenkörner nur an denjenigen Stellen, wo die Pollinien der Narbenfläche auflagen, ausgekeimt und die Pollenschläuche waren nur zum Teil in die Narbe eingedrungen. Bei *Coelogyne fimbriata*, deren Blüten nach 20 Tagen abfielen, und bei *Maxillaria luteoalba*, wo dies nach 27 Tagen eintrat, fanden sich massenhafte Pollenschläuche auf der Narbe, sie waren aber in das Narbengewebe nicht hineingewachsen. Endlich bei *Oncidium microchilum*, dessen Säule an den nach 11 Tagen abgefallenen Blüten die schon erwähnten Wachstums- und Verschwellungserscheinungen zeigte, waren die in großen Massen entwickelten Pollenschläuche ins Narbengewebe eingedrungen. Das Verhalten dieser Art leitet also zu den Fällen über, in denen die Autogamie bis zur Bildung von reifenden Kapseln mit tauben Samen führte, die dann ihrerseits den Übergang zur erfolgreichen Selbstbestäubung bilden.

Ob die von F. Müller und mir beobachtenden Erscheinungen des Absterbens von Pollen und Narbe nach fruchtloser Selbstbestäubung als eine Art von Selbstvergiftung aufzufassen sind, oder lediglich als Anzeichen des fortschreitenden Erschlaffens und der Erschöpfung der Blüten infolge des Ausbleibens des von der Befruchtung ausgehenden Reizes zur Weiterentwicklung, müßte Sache weiterer Untersuchungen sein.

Benutzte Literatur.

- 1) Beer, J. G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen. Wien 1863.
- 2) Bolus, H., Icones Orchidearum austro-africanarum extra-tropicarum. 3 Bände. London 1893—1913.
- 3) Crüger, H., A few Notes on the Fecundation of Orchids and their Morphology. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. VIII, 1865, p. 127—135.
- 4) Darwin, Ch., On various Contrivances by which British and foreign Orchids are fertilised by Insects. London 1862. — Aus dem Englischen übersetzt von H. G. Bronn. Stuttgart 1862.
- 4a) — Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. 2 Aufl. Stuttgart. 1877.

- 5) Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Deutsche Übersetzung. 4. Ausg. 2 Bde. Stuttgart.
- 6) Delpino, F., Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della Soc. Ital. delle Sci. Nat. in Milano. 1868—1875.
- 7) Eggers, Baron E., Kleistogamie einiger westindischer Pflanzen. Botan. Centralblatt, Bd. VIII, 1881, p. 57—59.
- 8) Fitting, G., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Botanik, 1. Jahrgang, 1909, p. 1—86.
- 9) — Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. Dasselbst, 2. Jahrg., 1910, p. 225—267.
- 10) Fitzgerald, Australian Orchids, drawn from Nature. 2 Vol. Sidney 1875 bis 1888.
- 11) Forbes, H. O., On the Contrivances for ensuring Self-fertilization in some tropical Orchids. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. XXI, 1884, p. 538—550.
- 12) — Wanderungen eines Naturforschers im Malayischen Archipel von 1878 bis 1883. Aus dem Englischen von R. Teuscher. 2 Bde. Jena 1886.
- 13) Freyhold, E. von, Über Bestäubung und das Auftreten mehrerer Antheren bei *Limodorum abortivum* Sw. Verh. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1877, p. XXIII—XXVIII.
- 14) Gray, Asa, Fertilisation of Orchids through the Agency of Insects. Americ. Journ. of Sci. and Arts, Vol. XXXIV, 1862, p. 420—429.
- 15) — Structure and Fertilization of certain Orchids. Dasselbst, Vol. XXXVI, 1863, p. 292—294.
- 16) Hart, J. H., Self-fertilisation of *Epidendrum variegatum* Hook. Gardeners Chronicle, N. S., Vol. XXVI, 1886, p. 11.
- 17) King and Pantling, The Orchids of the Sikkim-Himalaya. London 1898.
- 18) Kirchner, O., Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, 1900, p. 348—384.
- 19) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. 3 Bde. Leipzig 1898—1905.
- 20) Kränzlin, F., Dendrobieae I in Englers Pflanzenreich, Heft 45, Leipzig 1910.
- 21) — Dendrobieae II. Thelasinae. Dasselbst, Heft 50, Leipzig 1911.
- 22) — Orchidearum genera et species. Chloraeae. Berlin 1897—1903.
- 23) — Englers bot. Jahrbücher, Bd. XLIV, 1910, Beiblatt Nr. 101.
- 24) Merritt, A. J., Notes on the Pollination of some Californian mountain Flowers. Erythea. Vol. V, 1897.
- 25) Moggridge, J. T., Observations on some Orchids of the South of France. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. VIII, 1865, p. 256—228.
- 26) — Flora of Mentone. 1867.
- 27) — Über *Ophrys insectifera* L. Verh. d. Kais. Leop. Carol.-Ak. d. d. Naturf. (Nova Acta), Bd. XXXV, 1866.
- 28) Moore, S., Bud-fertilisation in Orchids. Journ. of Botany, Vol. XV, 1877.
- 29) — Mascarene Orchidology. Journ. of Botany, N. S., Vol. V, 1876, p. 289—292.
- 30) Müller, Fritz, Notizen über Geschlechtsverhältnisse brasilianischer Pflanzen. Botan. Zeitung, Bd. XXVI, 1868, p. 113.
- 31) — Über einige Befruchtungserscheinungen. Dasselbst, Bd. XXVII, 1869, p. 224—226.
- 32) — Triandrische Varietät eines monandrischen *Epidendrum*. Dasselbst, Bd. XXVIII, 1870, p. 152—153.

- 33) Müller, Hermann, Beobachtungen an westfälischen Orchideen. Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande u. Westf. 1868, p. 1—62.
 - 34) — Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.
 - 35) Nicotra, L., Dell'impollinazione in qualche specie di Serapias. Malpighia. Bd. I, 1898, p. 460—463.
 - 36) Pedicino, N., Sul processo d'impollinazione e su qualche altro fatto nel *Limodorum abortivum*. Rendic. R. Accad. della sci. fis. e natur. di Napoli. 1874.
 - 37) Porter, E., Note on the Pollination of *Epipactis viridiflora* Rchb. Bull. Buffalo Bot. Soc. 1896. Auszug in Botan. Gazette, Vol. XXII, 1896, p. 250.
 - 38) Reiche, C., Orchidaceae Chilenses. Ann. mus. nac. Chile, II. Sect. Bot. Vol. XVIII, 1910, p. 1—84.
 - 39) Reichenbach, G., H. f. Bud-fertilisation in Orchids. Journ. of Botany, Vol. XV, 1877, p. 85.
 - 40) Resvoll, Th. R., Sidt om blomstens bygning og bestøvning hos *Neottia nidus avis*. Biol. Arbejder tilegnede Eug. Warming. Kopenhagen 1911, p. 159—165.
 - 41) Ridley, H. N., The Orchids of Madagascar. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. XXI, 1885.
 - 42) — A Revision of the Genera *Microstylis* and *Malaxis*. Daselbst, Bd. XXIV, 1888, p. 308—351.
 - 43) — Notes on Self-fertilization and Cleistogamy in Orchids. Daselbst, Bd. XXIV, 1888, p. 389—395.
 - 44) Schlechter, R. in Englers Jahrb., Bd. XXXIX, 1907, p. 56.
 - 45) — Daselbst, Bd. XLV, 1911, Beiblatt Nr. 104, p. 36.
 - 46) — Die Orchidaceen von Deutsch-Neu-Guinea. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, herausg. von F. Fedde. Beihefte, Bd. I, Dahlem 1914.
 - 47) Schulze, Max, Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Gera-Untermhaus 1894.
 - 48) Scott, J., On the individual Sterility and Cross-impregnation of certain Species of *Oncidium*. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. VIII, 1865, p. 162—167.
 - 49) Silén, F., Blombiologiska iagttagelser i södra Finland. Medd. Soc. pro Fauna et Flora Fennica, Bd. XXXII, 1906, p. 120—134.
 - 50) Smith, J. J., Die Orchideen von Ambon. Batavia 1905.
 - 51) — Die Orchideen von Java. Erster Nachtrag. Bull. du Dep. de l'Agricult. aux Indes Néerlandaises, Nr. XIII, Buitenzorg 1907.
 - 52) — Nova Guinea, Bd. VIII, 1.
 - 53) Thomson, G. M., On the Means of Fertilisation among some New-Zealand Orchids. Transact. and Proc. New-Zealand Inst., Vol. XI, 1878.
 - 54) — Fertilisation of New-Zealand flowering Plants. Daselbst, Bd. XIII, 1880.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Kirchner Oskar

Artikel/Article: [Über Selbstbestäubung bei den Orchideen 103-129](#)