

19. Otto Porsch: Der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* C. A. Mey.

(Eingegangen am 22. März 1916.)

Als ich im Juli 1910 in Salona für *Ephedra campylopoda* zum erstenmal die Insektenbestäubung und deren Anpassungen nachwies (22), standen mir am natürlichen Standorte die für die Prüfung des Zuckergehaltes des Honigtropfens nötigen Reagentien nicht zur Verfügung. Ich mußte daher damals diese Frage offen lassen. Übrigens war für mich damals der Nachweis des Zuckergehaltes im Nektartropfen angesichts der Sicherstellung der Entomophilie um so mehr eine Nebenfrage, als derselbe schon indirekt aus der Tätigkeit der bestäubenden Insekten hervorging. Denn in phylogenetisch-ökologischer Beziehung waren vor allem folgende Tatsachen ausschlaggebend: 1. Die Ausbildung einer flüssigen Insektenlockspeise in den weiblichen Blüten der zwitterigen und rein weiblichen Blütenstände. 2. Die Stellung der weiblichen Blüten in den zwitterigen Blütenständen. 3. Die Beschaffenheit des Pollens. 4. Die Art der Pollenentleerung. Der Zuckergehalt des Nektartropfens war überdies schon deshalb als sicher anzunehmen, weil die Bestäubung auch durch Insekten erfolgt, welche sonst in den Blüten anderer von ihnen besuchter Pflanzen nur Honig suchen. Ferner wäre ein geringer Zuckergehalt auch bei typischer Windblütigkeit keineswegs auffallend, da die reichliche, von der Befruchtung unabhängige Stärkebildung im Prothallium ein Zuströmen von Zucker in die Samenanlage voraussetzt. Ja, ein gewisser Zuckergehalt im Bestäubungstropfen der windblütigen Vorfahren ist geradezu eine phylogenetische Voraussetzung für das in den entomophilen Gnetales verwirklichte Endstadium.

Im Spätsommer 1913 hatte ich Gelegenheit, noch unmittelbar vor Abschluß der Blütezeit im Wiener botanischen Garten einige zwitterige und rein weibliche Blütenstände unserer Art zu untersuchen. Die geringe Menge des Materiales gestattete mir zwar, bloß einige Reaktionen vorzunehmen. Aber schon diese ergaben ein derart überraschend günstiges Ergebnis, daß es sich lohnt, hievon kurz zu berichten¹⁾.

1) Zum ersten Male bloß angedeutet in meiner Arbeit über die Abstammung der Monokotylen etc. (23 S. 587).

Um mit der geringen Menge des zur Verfügung stehenden Materiales möglichst sicher zu gehen, hielt ich mich vorwiegend an die mikrochemisch wohl unzweideutige Phenylhydrazinreaktion von E. FISCHER (8), und zwar nach der von SENFT (26) vorgeschlagenen Modifikation. Die Ausführung derselben ist im vorliegenden Falle ebenso einfach als rasch erledigt. Man nimmt einen Objektträger und berührt mit ihm die Spitze einer gerade sezernierenden Integumentröhre. Es genügt die geringste Spur des Tropfens, um die lebhafteste Zuckerreaktion zu bekommen. Setzt man diesem Tropfen je einen Tropfen von salzsaurem Phenylhydrazin und Natriumazetat, beide in Glycerin, beide im Verhältnis von 1:10 zu, vermischt dieselben, deckt mit dem Deckglas zu und erwärmt über dem Wasserbade, so ist bereits nach einviertelstündigem Erwärmen die Flüssigkeit im Umkreise des Nektartropfens intensiv zitronengelb gefärbt. Die mikroskopische Untersuchung ergibt unmittelbar nach dem Erkalten noch keine Osazonkristalle. Nach $2\frac{3}{4}$ Stunden fand ich dagegen das ganze Gesichtsfeld von zahllosen Osazonsphaeriten dicht erfüllt. Die Ausscheidung der Kristalle erfolgte aber jedenfalls schon früher, denn ich kam nur aus äußeren Gründen erst nach Ablauf dieser Zeit dazu, die Untersuchung vorzunehmen. Nachmittags vorher nur kalt behandelte Objektträger ergaben am nächsten Morgen ebenfalls massenhaft reichliche Osazonausscheidung. Wendet man statt des SENFTschen Reagens FEHLINGsche Lösung an, so ist beim Erwärmen schon nach wenigen Sekunden die ganze Flüssigkeit von dem reichlichen Niederschlag von Kupferoxydul schmutzig ziegelrot gefärbt. Die erwähnten Reaktionen fallen gleich lebhaft aus ohne Rücksicht darauf, ob man den Tropfen der weiblichen Blüte eines zwitterigen oder eines rein weiblichen Blütenstandes entnimmt. Die Intensität der Reaktionen ist derart auffallend, daß der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* ein geradezu ideales Praktikumobjekt für die Vornahme der Zuckerreaktionen abgeben würde, wenn er leichter zu beschaffen wäre.

Infolge der Eindeutigkeit der Osazonprobe (Vgl. CZAPEK 7, TUNMANN 31, MOLISCH 19) qualifiziert sich demnach der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* durch seinen auffallenden Zuckerreichtum als unzweideutige Insektenlockspeise. Die Entomophilie der *Ephedra* „Blume“ findet mithin auch im Chemismus der weiblichen Blüte ihre Parallele. Die chemische Anpassung liegt hier nicht im Zuckergehalt überhaupt, sondern im Zuckerreichtum des Nektartropfens. Denn wie oben erwähnt, ist auch im Bestäubungstropfen

der rein windblütigen Vorfahren ein gewisser Zuckergehalt zu erwarten. Erst die durch das Insekt als Selektionsfaktor bedingte Steigerung des Zuckergehaltes dürfte Hand in Hand mit den übrigen morphologischen Veränderungen zu dem nunmehr vorliegenden Endstadium geführt haben, das wir gegenwärtig mit Recht als Anpassung bezeichnen dürfen.

Angesichts dessen entsteht die Frage: Wie verhalten sich bezüglich des Zuckergehaltes des Mikropylartropfens die übrigen Gnetales und wie verhalten sich im Gegensatz hiezu die typisch windblütigen Gymnospermen? Obwohl die Gymnospermen im letzten Dezennium in anatomischer, zytologischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung sehr eingehend untersucht wurden, finden sich über die chemische Natur des Bestäubungstropfens leider nur sehr spärliche Angaben vor. Denn die Mehrzahl der Untersuchungen stützt sich ausschließlich auf fixiertes Material.

Ephedra: JACCARD (11 S. 28) fand bei *E. helvetica* überhaupt nur sehr ausnahmsweise einen Bestäubungstropfen. Dagegen gibt er an, daß die Blütenknospen an der Spitze ihrer Brakteen zuckerhaltige Flüssigkeit ausscheiden, welche Insekten anlockt, die aber mit der Bestäubung nichts zu tun haben. Diese Angabe bedarf übrigens dringend kritischer Nachuntersuchung. STRASBURGER (28 S. 270) und KIRCHNER (14 S. 341, 342) beschränken sich auf die Mitteilung, daß der Tropfen farblos sei; letzterer hält aber auf Grund der Pollenbeschaffenheit die Windblütigkeit nicht für wahrscheinlich. In seiner jüngst erschienenen Arbeit über dieselbe Art berichtet SIGRIANSKI (27 S. 47), daß sich die Pollenkammer vor der Bestäubung mit einem Schleim füllt, welcher mit dem Schleim übereinstimmt, der die Zwischenräume zwischen den Halszellen der Archegonien ausfüllt. Ebenso geben THODAY (SYKES) und BERRIDGE (29 S. 964, 968) an, daß bei *E. distachya* und *E. altissima* kurz vor Befruchtung in der Integumentröhre ein Schleim auftritt, der später zu einer soliden Masse erhärtet, welche die Spitze der Integumentröhre verschließt und die Röhre innen nach abwärts als dicker Schleimbelag auskleidet. BERRIDGE und SANDAY (2 S. 131) halten *E. distachya* für windblütig, wenn auch gelegentlich eine Bestäubung der Samenanlagen durch Insekten erfolgt. Innerhalb der Gattung *Ephedra* wurde also bis jetzt bloß für die regelmäßig zwittrblütige und entomophile *E. campylopoda* nicht nur Zuckergehalt, sondern auffallender Zuckerreichtum im Mikropylartropfen nachgewiesen¹⁾.

1) Die Arbeit von F. CAVARA und G. ROGASI (5) stand mir leider nicht zur Verfügung.

Gnetum: Für die von ihm untersuchten *Gnetum*-Arten gab bereits KARSTEN (12 S. 213) an, daß der Bestäubungstropfen stark zuckerhältig sei „wie der Geschmack und der überaus reichliche Ameisenbesuch beweisen“. Er vermutete auch schon, daß die Pollenübertragung eher durch Insekten als durch den Wind erfolge. In seiner zweiten Arbeit (13 S. 349) wiederholt er für *G. gnemon* die Angaben über den Zuckerreichtum des Mikropylartropfens, welcher sowohl an den fertilen als an den sterilen weiblichen Blüten der zwittrigen Infloreszenzen zur Ausscheidung gelangt. Ihrer Funktion nach hält er die Tröpfchen bereits für „Nektarien“. Er vermutet überdies, daß die normalen Bestäuber fliegende Insekten seien, da nach seiner Ansicht die die Tropfen begierig aufleckenden Ameisen zur Bestäubung wenig geeignet seien. Diese Befunde KARSTENS sind für unsere Frage um so wichtiger, als, obwohl sich der Autor auf keine mikrochemischen Reaktionen stützt, aus ihnen nicht nur der Zuckergehalt, sondern aus ihnen auch der Zuckerreichtum des Tropfens hervorgeht. Denn bei der Kleinheit des Tröpfchens setzt die Empfindung des Zuckers durch die menschliche Zunge schon einen relativ hohen perzentuellen Zuckergehalt voraus. Hierfür spricht überdies das Verhalten der zuckerlüsternen Ameisen.

BECCARI (1 S. 93, 94) und LOTSY (17 S. 94) beschränken sich auf die Angabe der Tropfenausscheidung. Beide halten den Tropfen für eine Einrichtung, welche im Dienste der Windblütigkeit steht, obwohl LOTSY zugibt, daß bei der Bestäubung auch Insekten eine Rolle spielen dürften. Innerhalb der Gattung *Gnetum* erscheint mithin der Zuckerreichtum des Bestäubungstropfens vor allem für eine zwittrblütige Art unzweideutig erbracht.

Welwitschia: Besser steht es mit den Angaben über *Welwitschia*. Während noch STRASBURGER (28 S. 271, 273) die Pflanze für windblütig hielt, vermutete schon HOOKER (10 S. 31), daß die Bestäubung durch Insekten erfolge. Erst die Untersuchungen PEARSONS haben ihre Entomophilie über jeden Zweifel erhoben, obwohl PEARSON den Vorgang der Pollenübertragung selbst nicht direkt beobachten konnte. Im Dienste der Entomophilie steht nach PEARSON nicht nur der Gesamtbau der Infloreszenzen und die Farbe der Brakteen, sondern vor allem die auffallende Klebrigkeit des Pollens, welche jede Übertragung desselben durch den Wind ausschließt. Der Pollen ist so klebrig, daß er sehr leicht auf dem Finger oder einem Bleistift bei Berührung haften bleibt. Überdies ist der Eingang in die Mikropyle derart eng, daß auch schon dadurch Windbestäubung äußerst erschwert wäre. Gegen diese spricht überdies die außerordentlich große Zahl von Pollenkörnern, welche

an der Spitze des Nuzellus und in der Integumentröhre zur Zeit der Bestäubung angetroffen werden. Um diese Zeit werden die Blütenstände beider Geschlechter von ganzen Schwärmen kleiner, geflügelter Insekten umschwärmt, welche PEARSON leider nicht einzufangen gelang, um ihre systematische Stellung zu bestimmen. Wahrscheinlich handelt es sich um kleine Fliegen oder eventuell kleine Apiden. Ersteres halte ich für wahrscheinlicher. Auf jeden Fall dürften diese die eigentlichen Bestäuber darstellen, keineswegs jedoch die auf der Pflanze häufige Wanze *Odontopus sexpunctulatus*. Mit Recht betont PEARSON in seiner ersten Mitteilung, daß dieses Insekt die Pflanze bloß als Parasit verwüstet, mit ihrer Bestäubung aber nichts zu tun hat. Auch die mikroskopische Untersuchung der Wanze ergab keinen anhaftenden Pollen. In seiner zweiten Mitteilung (21 S. 343) finden sich bezüglich des Nektartropfens folgende Angaben vor. Die Sekretion erfolgt in den Zellen der innersten Integumentschicht und der Mikropyle sowie jenen der äußersten Schichten der Nuzellusspitze. Die erwähnten Zellschichten zeichnen sich durch besondere Zellgröße aus und geben mit FEHLINGScher Lösung selbst bei trockenem Materiale eine auffallend reiche Rohrzuckerreaktion. Aber auch tiefere Zellschichten des Nuzellus dürften nach PEARSON (21 Fußn. S. 343) an der Zuckerreaktion beteiligt sein. Dabei geht die Abscheidung von Zucker Hand in Hand mit der Entleerung der Stärke in den hypodermalen Zellschichten des Nuzellus. Die Ausscheidung des Tropfens beginnt nach Sonnenaufgang und hört bald nach, wenn nicht noch vor Sonnenuntergang auf. Wie lange die Samenanlage den Nektartropfen ausscheiden kann, konnte er nicht feststellen; doch dauert die Ausscheidung nach ihm sicherlich zwei bis drei Tage an. Merkwürdigerweise gibt PEARSON in seiner zweiten Mitteilung (21 S. 343) ohne jede Begründung im Gegensatz zu seiner ersten Mitteilung *Odontopus sexpunctulatus* als Bestäuber an, eine Ansicht, welche überdies viel früher schon von SCHINZ (24 S. 8) vermutungsweise geäußert wurde. (Dasselbst weitere Literatur.)

Die auf unsere Frage bezüglichen Ergebnisse über die Gnetales lassen sich mithin kurz dahin zusammenfassen: In vollem Einklange mit den übrigen entomophilen Anpassungen der Gnetales findet sich bei zwittrblütigen Vertretern sämtlicher drei Gattungen auffallender Zuckerreichtum in dem dadurch zum Nektartropfen gewordenen Bestäubungstropfen vor. Auch der mikrochemische Befund spricht mithin zugunsten der ökologischen Voraussetzungen für den WETTSTEINschen Gedankengang der Entstehung der Angiospermenblüte (32 S. 478 ff.). Nur liefert hier die in die männliche Infloreszenz hineinverlegte weibliche Blüte selbst schon das Nektarium.

Ein Schritt in der Richtung zur Zwitterblüte der Angiospermen ist getan, aber damit zugleich eine Problemlösung gegeben, welche nur eine Sackgasse darstellt. Denn der von den Gnetales selbst in ihren bestangepaßten bekannten entomophilen Vertretern, *Ephedra campylopoda* und *Welwitschia* betretene Weg ist keiner Weiterentwicklung fähig, solange der ehemalige Bestäubungstropfen als Nektarquelle herangezogen wird. Es lohnt sich, diesen Gedanken näher klar zu legen, weil er, wie ich glaube, zum ökologischen Verständnis der Gattungen *Ephedra* und *Gnetum* beiträgt.

Die Nektarausscheidung auf der Spitze der zentralen weiblichen Blüte, also im höchsten Mittelpunkte der „Blume“, bedingt noch keine gesetzmäßige Pollenübertragung auf eine bestimmte Körperregion des Bestäubers. Dies um so mehr, als dem gemischten Besucherkreise entsprechend, Tiere verschiedenster Körpergröße als Bestäuber in Betracht kommen. Die Pollenübertragung ist daher häufig nur ein Wahrscheinlichkeitseffekt, der allerdings bei reichlichem Insektenbesuch gesichert ist. Hierbei spielt nicht nur die Individuenzahl, sondern auch die Artenzahl der hierbei beteiligten Insekten des betreffenden Gebietes eine entscheidende Rolle. Nur selten dürfte die Konstellation der entomophilen Anpassungen so günstig gewesen sein, wie bei *Ephedra campylopoda* in dem insektenreichen Gebiete ihres Vorkommens in Dalmatien. Auch die Augenfälligkeit der gelben Infloreszenzen wird hier durch die Rotfärbung der Brakteen noch erhöht, so daß die Blütenstände auf die Entfernung jenen von *Cornus mas* sehr ähnlich sehen. Die Blattlosigkeit der Pflanze trägt zu dieser Ähnlichkeit noch bei. Daß die Entomophilie von *Ephedra campylopoda* geschichtlich weiter zurückreicht, geht überdies schon daraus hervor, daß die weiblichen Blüten der zwitterigen Blütenstände ihre Fruchtbarkeit vollkommen eingebüßt haben und bereits ausschließlich zu Nektarien geworden sind. Wie ich mich durch cytologische Untersuchung überzeugen konnte, spricht sich dies auch im Bau der Archegonien aus.

Die blütenökologische Unvollkommenheit der Gnetales „Blume“ ist phylogenetisch bedingt durch die auf den Bereich der Mikropyle beschränkte Ausscheidung des Bestäubungstropfens, der als geschichtlich ältestes Nektarium verwertet wurde. Erst die Verlegung der Nektarabscheidung in den Grund der „Blume“ sichert bei entsprechender Lage des Empfängnisorganes eine gesetzmäßige Pollenübertragung auf bestimmte Körperpartien des Bestäubers. Dies war aber erst nach Entwicklung eines Fruchtknotens möglich. Denn die als Nektarien heranziehenden Hochblätter der weiblichen Blüte waren ihrer Herkunft nach noch zu sehr Schutzorgane.

Ich bin daher fest überzeugt, daß innerhalb der Gattungen

Ephedra und *Gnetum* im Laufe ihrer geschichtlichen Entwicklung schon öfter ein Anlauf zur Entomophilie unternommen wurde, sich aber in manchen Fällen nicht bewährte. Für dieses Mißlingen war die jeweilige Insektenfauna des Gebietes entscheidend. Die Folge davon war Rückkehr zur Anemophilie oder eventuell teilweise Apogamie. Letztere wird übrigens für *Gnetum Ula* von LOTSY (18, S. 396) angegeben. Der eben vorgetragene Gedankengang erfährt eine anatomische Bekräftigung durch den von BERRIDGE (3) erbrachten Nachweis, daß sich bei *Gnetum Gnemon* im Bereiche der weiblichen Blüten konstant ein Kreis von Gefäßbündelresten vorfindet, welcher nach Ansicht der Verfasserin nur als Rest eines ehemaligen Quirls männlicher Blüten der Vorfahren dieser Art verständlich ist. Die Vorfahren waren demnach zwittrblütig und die weiblichen Infloreszenzstände bestanden aus Quirlen weiblicher Blüten, welche je von einem Kranz männlicher Blüten umgeben waren. Überdies dürfte nach Ansicht der Verfasserin die Einzelinfloreszenz noch von einer gemeinsamen Hülle (Perianth) umgeben gewesen sein.

Es ist daher keineswegs ausgeschlossen, daß sich unter den gegenwärtig windblütigen *Ephedra*- und *Gnetum*-Arten einige finden, deren Windblütigkeit geschichtlich sekundär ist. Dafür spricht nicht nur das gelegentliche Auftreten zwittrblütiger Infloreszenzen bei sonst typisch diözischen Arten ohne Gesetzmäßigkeit der Lage des anderen Geschlechtes, so bei *Ephedra trifurca* (LAND 16, Taf. I, Abb. 1), sondern vor allem die Skulpturierung der Exine im Pollen heute windblütiger Arten (KIRCHNER 14, S. 34, CAVARA 4, S. 5). Schließlich sei noch an die auffallende quantitative Reduktion des Androezeums erinnert, welche in krassem Gegensatze zum leitenden Bauprinzip der Windblütigen steht, das sich in Massenproduktion ausspricht.

Die Cycadinae werden im allgemeinen wohl mit Recht als windblütig bezeichnet, obwohl ältere Autoren den bei manchen Arten zur Blütezeit auftretenden intensiven Geruch und die starke Temperaturerhöhung der Zapfen mit Insektenbestäubung in Zusammenhang brachten. Eine Zusammenfassung der älteren diesbezüglichen Angaben findet sich bei KNUTH (15). Die auf fixiertes Material gegründeten, eingehenden, entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von IKENO, WEBBER, CHAMBERLAIN, CALDWELL (Literaturzitate bei CHAMBERLAIN 6, S. 18) geben über diese Frage keine Auskunft. Geruch und Erwärmung, die sich übrigens keineswegs bei allen Arten finden, brauchen zur Bestäubung in keiner Beziehung zu stehen. Infolge der strengen Dioezie würden übrigens

im Falle der Entomophilie die Bestäuber an den beiden Stöcken derselben Art in verschiedener Weise verköstigt werden, was die Sicherheit der Pollenübertragung sehr in Frage stellen würde. Damit steht aber die hervorragende Fruchtbarkeit in Widerspruch. Überdies sprechen die Dioezie und die Massenproduktion des Pollens deutlich für Windbestäubung. Über den chemischen Inhalt des Bestäubungstropfens fand ich keine Angaben.

Wenn der auffallende Zuckerreichtum der entomophilen Gnetales eine Anpassung im Dienste der Bestäubung darstellt, so steht zu erwarten, daß sich der Bestäubungstropfen der typisch windblütigen Koniferen seinem chemischen Verhalten nach zu ihm in Gegensatz stellt. Wie bereits oben erwähnt, braucht der Gegensatz sich nicht im vollständigen Fehlen des Zuckers auszusprechen. Denn ein geringer Zuckergehalt kann aus naheliegenden Gründen auch bei einer typisch windblütigen Blume durch den physiologischen Eigenhaushalt der Pflanze bedingt sein.

Unsere Kenntnisse in dieser Frage stützen sich hauptsächlich auf die Untersuchungen SCHUMANNs (25, S. 27, 28) und FUJIIs (9, S. 213 ff.). Ersterer untersuchte ausschließlich, letzterer vorwiegend den Bestäubungstropfen von *Taxus baccata*. Doch gibt FUJII am Schlusse seiner Arbeit an (9, S. 216), daß er auch die Bestäubungstropfen anderer Gymnospermen untersuchte, deren Namen er leider nicht angibt, die aber in ihrem chemischen Verhalten mit jenem von *Taxus* übereinstimmen.

Die neuere, sich auf zahlreiche Gattungen erstreckende Arbeit TISONs (30) enthält zwar wertvolle Angaben über den Zeitpunkt des Erscheinens, die Dauer und den Ursprung des Bestäubungstropfens, aber fast gar nichts über dessen chemische Beschaffenheit. Diesbezüglich beschränkt sich TISON (l. c. S. 54, 56) auf die Angabe, daß der Tropfen aus einem Schleim besteht, welcher reich an Wasser ist und sich im kontrahierten Zustande mit Eosin und Orange schwach, mit Lichtgrün dagegen intensiv färbt. Die sonstige, auf den Befruchtungsvorgang der Koniferen bezügliche, sehr umfangreiche Literatur stützt sich fast ausschließlich auf fixiertes Material und beschränkt sich in der Regel auf die Mitteilung der Existenz des Bestäubungstropfens, wofern er überhaupt erwähnt wird. Ich verzichte daher auf namentliche Anführung der einzelnen Autoren.

SCHUMANN macht über *Taxus* folgende Angaben (l. c. S. 27, 28). Der Tropfen ist für die menschliche Zunge von fadem, nichtssagendem Geschmack, gibt mit FEHLINGscher Lösung auch nach Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure kein Resultat und

rötet neutrales Lakmuspapier. Er enthält also jedenfalls eine freie Säure, und zwar vermutet SCHUMANN Apfelsäure, während er nach seiner Angabe weder Zucker, noch Ameisensäure enthält. Er hält den Tropfen für einen Pflanzenschleim, welcher Kohlehydrate enthält, wofür die Violettfärbung mit Naphthol-Schwefelsäure spricht. FUJII findet bei *Taxus* sicher Calcium und eine Phosphormolybdänsäure in der Kälte reduzierende Substanz. Letztere findet sich auch in den Bestäubungstropfen der übrigen von ihm untersuchten, nicht näher genannten Gymnospermen. Die Anwesenheit von Ameisensäure und Glykose hält er für möglich. Die Reaktionen auf Eiweißstoffe fielen negativ aus.

Wie zu erwarten, stehen demnach die typisch windblütigen Koniferen zu den insektenblütigen Gnetales in scharfem Gegensatze, indem für ihren Bestäubungstropfen zwar die Möglichkeit der Anwesenheit von Zucker, auf keinen Fall aber Zuckerreichtum angegeben wird. Auch dieser Gegensatz bestätigt die Auffassung des Nektartropfens von *Ephedra campylopoda* als entomophiler Anpassung. Eine vergleichend mikrochemische Untersuchung der Bestäubungstropfen sämtlicher Gymnospermen wäre demnach in ökologischer und phylogenetischer Beziehung eine dankbare Aufgabe mikrochemischer Forschung.

Ich fasse kurz zusammen:

1. Der auffallende Zuckerreichtum im Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* ist ein weiteres Glied in der Kette entomophiler Anpassungen dieser Art.

2. Er findet seine Parallele bei den bisher daraufhin untersuchten, ebenfalls entomophilen zwittrblütigen Gnetales. Wie zu erwarten, ergeben die bisherigen Befunde über den Inhalt des Bestäubungstropfens der typisch anemophilen Koniferen das entgegengesetzte Verhalten.

3. Der bei den zwittrblütigen Gnetales unternommene Versuch, auf dem Umwege der Infloreszenz unter Verwertung des Bestäubungstropfens zu entomophilen Anpassungen zu gelangen, schließt bei der Unsicherheit der Bestäubungsgarantie eine Weiterentwicklung in derselben Richtung aus. Wahrscheinlich wurde dieser Versuch im Laufe der geschichtlichen Entwicklung der Gattungen *Ephedra* und *Gnetum* mehrfach unternommen, aber wieder verlassen.

4. Es ist daher wahrscheinlich, daß innerhalb beider Gattungen Arten sekundär wieder zur Anemophilie zurückkehrten. Dafür spricht außer der weitgehenden quantitativen Reduktion des Androzeums die Pollenbeschaffenheit gewisser windblütiger Arten.

5. Der kürzlich von BERRIDGE für *Gnetum gnemon* erbrachte Nachweis von Gefäßbündelresten männlicher Blüten im Umkreise der weiblichen Blüten rein weiblicher Infloreszenzstände steht mit dieser Auffassung in vollem Einklange.

Literatur.

1. BECCARI, O., Della organogenia dei fiori feminei del *Gnetum gnemon*. Nuovo giorn. botan. ital. IX, 1877, S. 93, 94.
2. BERRIDGE, E. M. and SANDAY, E., Oogenesis and embryogeny in *Ephedra distachya*. New Phytologist X., 1911, S. 131.
3. BERRIDGE, E., The structure of the female strobilus in *Gnetum gnemon*. Ann. of Botany XXVI, 1912, S. 987 ff.
4. CAVARA, F., Sulla germinazione del polline nelle *Ephedra*. Boll. d. sed. d. accad. Giojenia d. sc. natur. Catania 1904, Fascic. LXXXI, S. 5.
5. CAVARA, F. e ROGASI, G., Ricerche sulla fecondazione ed embriogenia dell' *Ephedra campylopoda*. Rendic. d. Congresso nazion. d. Palermo. 1902, S. 67—69.
6. CHAMBERLAIN, CH. J., Morphology of *Ceratozamia*. Botan. Gaz. LIII, 1912, S. 18.
7. CZAPEK, FR., Biochemie der Pflanzen, 1. Aufl., Jena 1905, I., S. 204, 205, 2. Aufl. 1913, S. 261, 262.
8. FISCHER, E. J., Die Synthesen in der Zuckergruppe. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch., XXIII., 1890, S. 2114 ff.
9. FUJII, K., Über die Bestäubungstropfen der Gymnospermen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., XXI, 1903, S. 211 ff.
10. HOOKER, J. D., On *Welwitschia*, a new genus of Gnetaceae. Transact. of the Linn. Soc. London, XXIV, 1863, S. 31.
11. JACCARD, P., Recherches embryologiques sur l. *Ephedra helvetica*. Dissert. Lausanne 1894.
12. KARSTEN, G., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten. Bot. Zeit., 1892, S. 208, 213.
13. —, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. COHNS Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, VI., 1893, S. 349.
14. KIRCHNER, O., LOEW, E., SCHRÖTER, C., Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart 1906. Gattung *Ephedra*. Bearb. v. KIRCHNER, S. 341, 342.
15. KNUTH, P., Handbuch der Blütenbiologie, III., I. Teil Leipzig 1904, S. 37, 38.
16. LAND, W. J. G., Spermatogenesis a. oogenesis in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., XXXVIII., 1904, S. 2, Taf. I, Fig. 1.
17. LOTSY, J. P., Contributions to the life-history of the genus *Gnetum*. Ann. d. jard. bot. d. Buitenzorg. XVI, 1899, S. 56, 94.
18. —, Parthenogenesis bei *Gnetum Ula* Brogn. Flora 1903, S. 396 ff.
19. MOLISCH, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913, S. 117, 120.
20. PEARSON, H. H. W., Some observations on *Welwitschia mirabilis*. Transact. of the Royal Soc. Lond. Bot. Vol. 198, 1906, S. 273—6.
21. —, Further observations on *Welwitschia mirabilis*. Dasselbst Vol. 200, 1909, S. 343—4.

22. PORSCH, O., *Ephedra campylopoda* C. A. MEY, eine entomophile Gymnosperme. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft XXVIII, 1910, S. 404 ff
23. —, Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. Dasselbst XXXI., 1914, S. 587.
24. SCHINZ, H., Die Pflanzenwelt Deutsch-Ostafrikas. Bull de l'herb. Boissier. IV, 1896, Appendix III, S. 8.
25. SCHUMANN, K., Über die weiblichen Blüten der Koniferen. Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, XLIV, 1902, S. 27—8.
26. SENFT, E., Über den mikrochemischen Zuckernachweis durch essigsäures Phenylhydrazin. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Mathematisch naturwiss. Kl. Bd. 113, 1904, Abteil. I, S. 3 ff.
27. SIGRIANSKI, A., Quelques observations sur l' *Ephedra helvetica* Mey. Thèse. Genève 1913, S. 47.
28. STRASBURGER, E., Die Koniferen und Gnetazeen. Jena 1872, S. 270.
29. SYKES (THODAY) a. BERRIDGE, E. M., The anatomy and morphology of the inflorescences a flowers of *Ephedra*. Ann. of Bot. XXVI, 1912, S. 964, 968.
30. TISON, A., Remarques sur les gouttelettes collectrices des ovules des Coniferes. Mem. d. l. soc. Linn. d. Normandie. Caen XXIV, 1911, S. 51 ff.
31. TUNMANN, O. Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913, S. 188—91.
32. WETTSTEIN, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., Wien 1911, S. 478 ff.

20. Karl Müller: Zur geographischen Verbreitung der europäischen Lebermoose und ihrer Verwertung für die allgemeine Pflanzengeographie.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 26. März 1916.)

Pflanzengeographische Arbeiten beschränken sich meistens auf die Blütenpflanzen, vereinzelt werden auch die Pteridophyten berücksichtigt, so gut wie gar nicht aber im System weiter abwärts folgende Pflanzen. Der Grund dafür liegt in der bisher zu geringen systematischen und floristischen Durcharbeitung dieser Gruppen.

Vielfach ist auch die Ansicht vorhanden, die sog. Kryptogamen eignen sich infolge ihrer großen Verbreitungsmöglichkeit überhaupt nicht für pflanzengeographische Zwecke.

Für die Lebermoose habe ich die verwandschaftlichen Beziehungen der einzelnen europäischen Arten, ihren systematischen Wert und ihre Verbreitung in meiner Bearbeitung der europäischen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Porsch Otto

Artikel/Article: [Der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* C. A. Mey. 201-212](#)