

- Fig. 5. *Sparattosperma vernicosum* (Cham.) Bur. et K. Schum. (Brasilien: GLAZIOU n. 4731).
- Fig. 6. *Delostoma roseum* (Karst. et Tr.) K. Schum. (Ecuador: SPRUCE n. 5975)
- Fig. 7. *Tynnanthus cognatus* (Cham.) Miers (Brasilien: SELLOW n. 166).
- Fig. 8. *Martinella obovata* (H. B. K.) Bur. et K. Schum. (Trinidad: BROADWAY n. 2649).
- Fig. 9. *Pyrostegia venusta* (Ker) Miers (cult. in Martinique: DUSS n. 333).
- Fig. 10. *Dolichandrone heterophylla* (R. Br.) F. v. Müll (Australien: R. BROWN).
- Fig. 11. *Incarvillea variabilis* Batalin (cult. in horto Berol.).
- Fig. 12. *Argylia radiata* (L.) D. Don (Peru: PAVON).
- Fig. 13. *Amphilophium molle* Cham. et Schlecht. (Martinique: DUSS n. 1238 b).
- Fig. 14. *Chilopsis linearis* (Cav.) P. DC. (ex herb. A. GRAY).
- Fig. 15, 16. *Saldanhaea confertiflora* Bur. (Brasilien: POHL n. 1779).
- Fig. 17. *Catalpa bignonioides* Walt. (cult.).
- Fig. 18. *Catalpa Bungei* C. A. Mey. (China: WILSON n. 976).

69. L. Diels: Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen.

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 18. November 1916.)

Bei der unbestrittenen Bedeutung der Ranales (Polycarpicae) für die Stammesgeschichte der Angiospermen ist es ein fühlbarer Mißstand, daß wir von vielen Vertretern dieser Reihe noch wenig über ihre Blütenbiologie wissen. Um ein paar dieser Lücken zu beseitigen, möchte ich einige blütenbiologische Wahrnehmungen an *Eupomatia* und *Calycanthus* mitteilen und sie in weiterem Zusammenhang besprechen.

I. *Eupomatia*.

In mancher Hinsicht am eingehendsten konnte ich mich mit *Eupomatia* befassen, nachdem ich von ihr, auf meine Bitte, durch die Liebenswürdigkeit von Herrn J. H. MAIDEN in Sydney gutes Blütenmaterial in Alkohol erhalten hatte. Dies war mir um so mehr erwünscht, als es sich bei diesem Genus um eine sehr isoliert stehende Gattung handelt, die man am besten als besondere monotypische Familie betrachtet¹⁾.

1) DIELS: Über primitive Ranales der australischen Flora Bot. Jahrb. XLVIII, Beib. 107 (1912), 12. *Himantandra* ist allerdings, wie sich inzwischen herausgestellt hat, auszuschneiden. Vgl. DIELS in Bot. Jahrb. LV (1917).

In der Literatur kennt man *Eupomatia* seit 1814; es war ROBERT BROWN, der sie damals als neue Gattung der Anonaceae beschrieb¹⁾, und von F. BAUER auf einer großen Tafel abbilden ließ. Unter den wichtigen Merkmalen der Blüte hebt er klar hervor die randständige Insertion der zahlreichen, azyklisch angeordneten Staubblätter, die petaloiden inneren „Staminodien“, das zerklüftete Nährgewebe. Dagegen verkennt er das Wesen der Hülle, welche in der Knospe die Blüte nach außen verschließt, und gibt auch von der Narbe eine irrtümliche Beschreibung. Doch blieb seine Darstellung lange Zeit die maßgebende; erst 1868 brachte BAILLON einen Fortschritt, als er bei *Eupomatia Bennettii* an lebendem Material, das in Paris kultiviert war, die Blüte näher untersuchen konnte. Er erkannte die Hülle als umgewandeltes Hochblatt, und faßte den Bau des Gynaeciums richtig auf. R. BROWN hatte der Blüte ein „stigma sessile planiusculum integrum areolis subrotundis numero loculorum notatum“ zugeschrieben; BAILLON zeigte²⁾, daß es sich um ein polymeres Gynaecium handelt, daß die Narben der einzelnen Karpelle von einander unabhängig sind, und daß jene gefelderte Fläche größtenteils zusammengesetzt ist aus den oberen Dorsalhälften der Fruchtblätter, die miteinander verschmelzen.

Mit diesen Feststellungen war der gröbere Bau der Blüte aufgeklärt. Aber von der feineren Struktur blieben mehrere Eigenschaften unbekannt, die für das Verständnis der Blüte wesentlich sind und für die Beurteilung der sonderbaren Gattung ins Gewicht fallen.

1. Innen-Staminodien von *Eupomatia*.

Solche Mängel bot zunächst die Kenntnis der sogen. „Innen-Staminodien“. Schon R. BROWN bezeichnet sie als ein eigenartiges Element im Bau der Blüte von *Eupomatia laurina*; er bemerkt bereits, infolge ihrer großen Zahl und ihrer Lage versperren sie vollständig jeden Weg zwischen Antheren und Narben. Eine nähere Beschreibung aber haben auch die Späteren davon nicht gegeben. Es sind über 30 fleischige Blätter, die in spiraliger Folge, die Staubblätter fortsetzend, dem Rande der schüsselförmig vertieften Achse und sogar dem oberen Teile ihrer Innenfläche entspringen. Die äußersten sind etwa eiförmig, hart zugespitzt, und sehen aus, als entsprächen sie dem sterilen Basalteil der fruchtbaren Staubblätter. Weiter einwärts werden sie größer, stumpfer, petaloid und

1) General Remarks on the Botany of Terra Australis. Appendix zu FLINDERS Voyage to Terra Australis, p. 597, Tab. 2 (1814).

2) Adansonia IX, 22—28, pl. II (1868).

erinnern in der Textur an manche Anonaceen-Petala; sie bilden ein wagerechtes oder gar etwas vertieftes Dach über der Scheitelfläche des Gynaeciums (Abb. 1). Die inneren verkürzen sich wieder, bei den innersten ist sozusagen nur noch der dicke Basalteil entwickelt. Am Rande sind diese Gebilde mit einem hellfarbigen Saume versehen. Dieser Besatz ist bisher von niemandem erwähnt, obwohl die oben genannte Zeichnung FRANZ BAUERS ihn durch eine feine Linie bereits andeutet. Er wird gebildet von zahlreichen

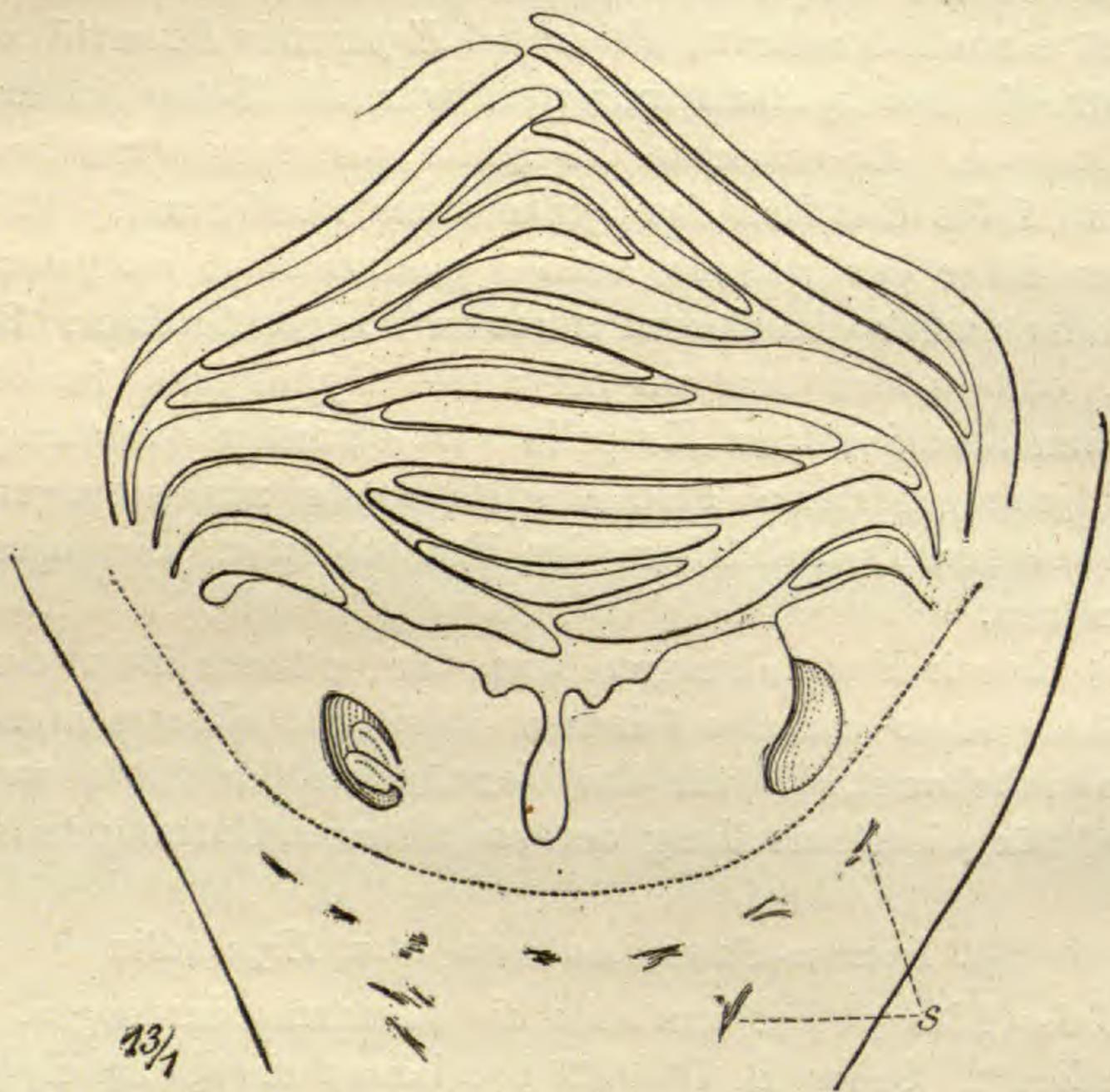


Abb. 1. *Eupomatia laurina* R. Br. Längsschnitt durch die Blüte vor der Anthese. Perianth- und Staubblätter sind entfernt. Die Innen-Staminodien decken den Scheitel des Ovariums. S Sekretschläuche in der Achse.

dicht gedrängten Trichomen (Abb. 2 A); sie entspringen einem zartwandigen Gewebe am Rande der „Staminodien“, sind einzellig, nur 6–8 μ breit, werden aber 10–12 mal so lang; im Inneren enthalten sie Eiweißstoffe und Fett; ihre Wandung scheint, soweit dies bei dem in verdünntem Alkohol konservierten Material sichtbar ist, gummiartig zu verschleimen. Äußerlich erinnert dieser zarte Filzsaum etwas an manche Narbengewebe, z. B. an das von *Paeonia*; nur daß die Haare länger, dünner und noch dichter zu-

sammengedrängt sind als bei der *Paeonia*-Narbe. Auffallend stark ist der Gegensatz dieser Randsäume zu den völlig glatten Flächen der Staminodien, die eine kräftige, mit starker cuticularisierter Außenwand versehene Epidermis besitzen. Doch muß erwähnt werden, daß mitunter auch auf den Flächen inselförmige Stellen mit jenem Filze bedeckt sind; eine Regel für das Auftreten solcher Filzinseln habe ich nicht wahrgenommen.

Ihren histologischen Merkmalen und dem Wesen ihrer Inhaltsstoffe nach sind es Futterhaare, die jene Randsäume bilden

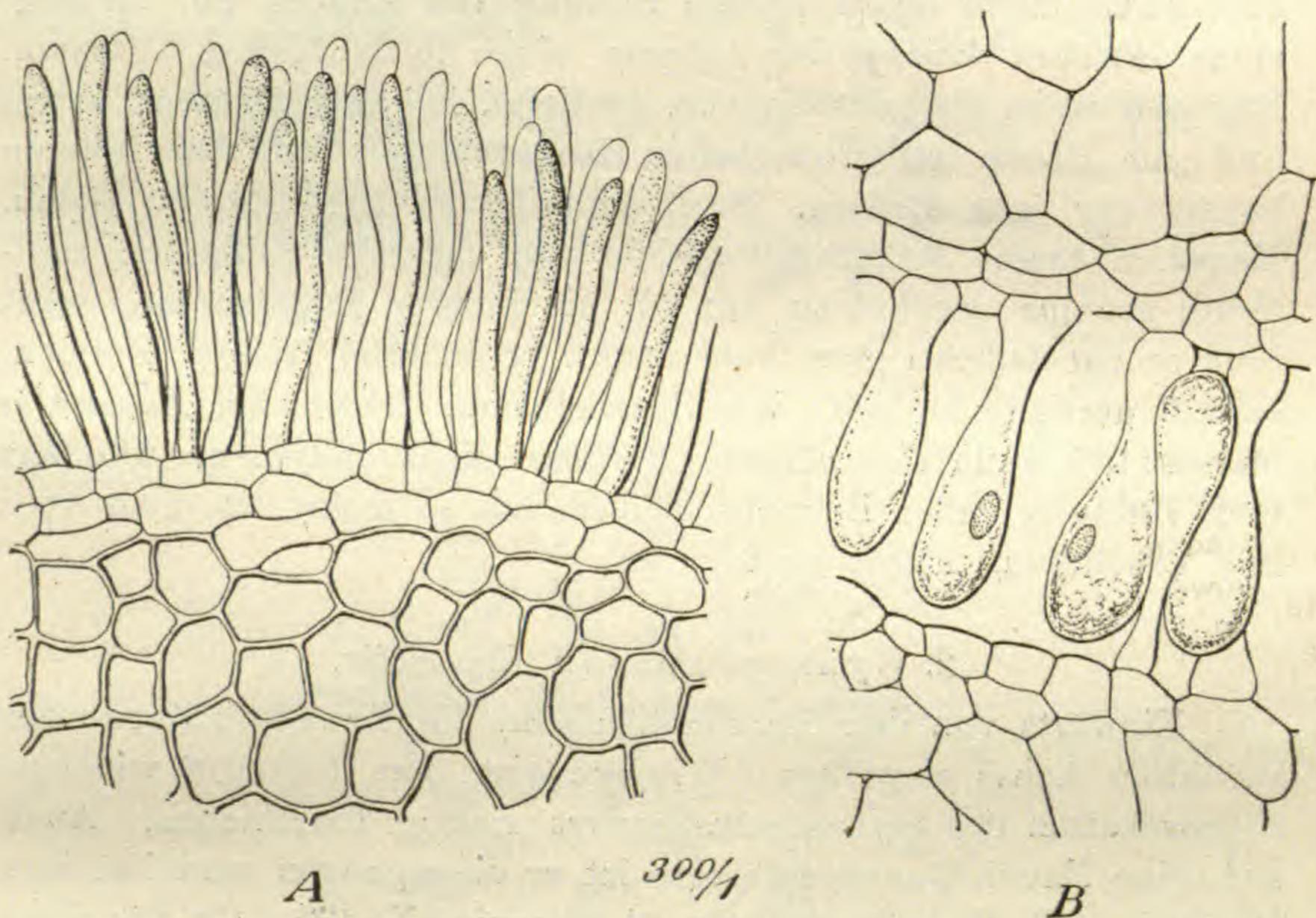


Abb. 2. *Eupomatia laurina* R. Br. A Teil des Randes eines Innen-Staminodiums mit Futterhaaren. B Stück des Narbengewebes.

Sie entsprechen den von PORSCH¹⁾ beschriebenen Haaren des Callus am Labellum der *Maxillaria rufescens* Lindl. Doch sind sie davon verschieden durch die Zusammensetzung und die Einheitlichkeit ihrer Wandung; eine Membranverdickung am Grunde fehlt ihnen, sie brechen daher nicht wie die *Maxillaria*haare leicht ab, sondern bleiben vielmehr mit dem Staminodiumkörper in festem Verband. Ihre Rolle in der Oekologie der Blüte ist eine andere. Sie bilden nicht die hauptsächliche Beute der besuchenden Insekten,

1) Österr. bot. Zeitschr. LV (1905), 168—173.

sondern bieten ihnen nur gewissermaßen die Vorspeise; zugleich öffnen sie einen bequemen Zugang zu den inneren Geweben der Staminodien. Daß dieser häufig benutzt wird, geht schon aus ROBERT BROWNS Bemerkung hervor, daß „gewisse kleine Insekten“ die „petaloiden Filamente“ verzehren, während sie die echten Staubblätter unberührt lassen. Näheres lehren die blütenbiologischen Beobachtungen von HAMILTON, die weiter unten zu besprechen sind.

Die zweite Art, *Eupomatia Bennettii* F. v. M., die mir nur aus Abbildung und Beschreibung bekannt ist, besitzt gleichfalls jene Staminodien. Sie sind sogar größer und lebhafter gefärbt, weichen aber anscheinend durch andere Bildung des Randes ab. Wenigstens erwähnt keiner der Autoren einen fortlaufenden Filzsaum. Dagegen sollen sie „ansehnliche, gestielte, kugelige Drüsen“ haben und „am Rande mit gebüschelten Haaren“ besetzt sein; die inneren hätten nur jene Drüsen. So beschreibt es HOOKER in Botan. Magaz. t. 4848. BAILLON¹⁾ spricht von „glandes saillantes, capitées“; aber er erwähnt sie nur für die inneren Staminodien, während er die äußeren ganz kahl nennt. Solcherlei Trichom-Formen, sowohl gestielte Drüsen, wie Büschelhaare, fehlen bei *Eupomatia laurina*; ich kann also näheres darüber nicht mitteilen. Die Art muß vorläufig außer Betracht bleiben, um so mehr, als man über ihre Bestäubung nichts weiß.

2. Gynaecium von *Eupomatia*.

Einwärts von den Staminodien sind die Fruchtblätter der vertieften Achse eingefügt. Wie erwähnt, hat BAILLON wichtige Eigenschaften des Gynaeciums zuerst richtig beschrieben. Auch auf seine Entwicklungsgeschichte ist er eingegangen und hat ihre Phasen an *E. Bennettii* verfolgt (Adansonia IX, 23). Ob für diese Art seine Schilderung in allem zutrifft, kann ich nicht nachprüfen, sie macht aber einen etwas schematisierten Eindruck. Bei *E. laurina* jedenfalls verhält sich einiges anders. Vom jungen Fruchtblatt der *E. Bennettii* heißt es bei BAILLON a. a. O.: „puis son sommet s'atténue en dedans et constitue un style court dont l'extrémité se renfle et se recouvre de papilles stigmatiques“. Bei *E. laurina* sieht man nichts von einem solchen Vorgang. Wie bei ihr die Entwicklung des Gynaeciums vor sich geht, erläutert Abb. 3 an 3 Stadien. Die Fruchtblätter entfalten sich in spiraliger Folge an der schüsselförmigen Achse und zeigen stark gefördertes Wachstum an der Dorsalseite; dies hat BAILLON zutreffend geschildert,

1) Hist. des Plantes I. 251 f. (1867—69).

doch ohne etwas abzubilden. Einen Griffel aber gibt es nicht. Die Spitze des Karpells, die infolge des gesteigerten dorsalen Wachstums etwas einwärts rückt, schwillt nicht an, sie ist auf der Ventralseite gefurcht und trägt an den Rändern dieser Furche die Narbenpapillen. Später, wenn das dorsale Wachstum in der von BAILLON richtig beschriebenen Weise weiter fortgeschritten ist, stellt jene Furche einen engen Spalt dar, den die Fruchtblattränder

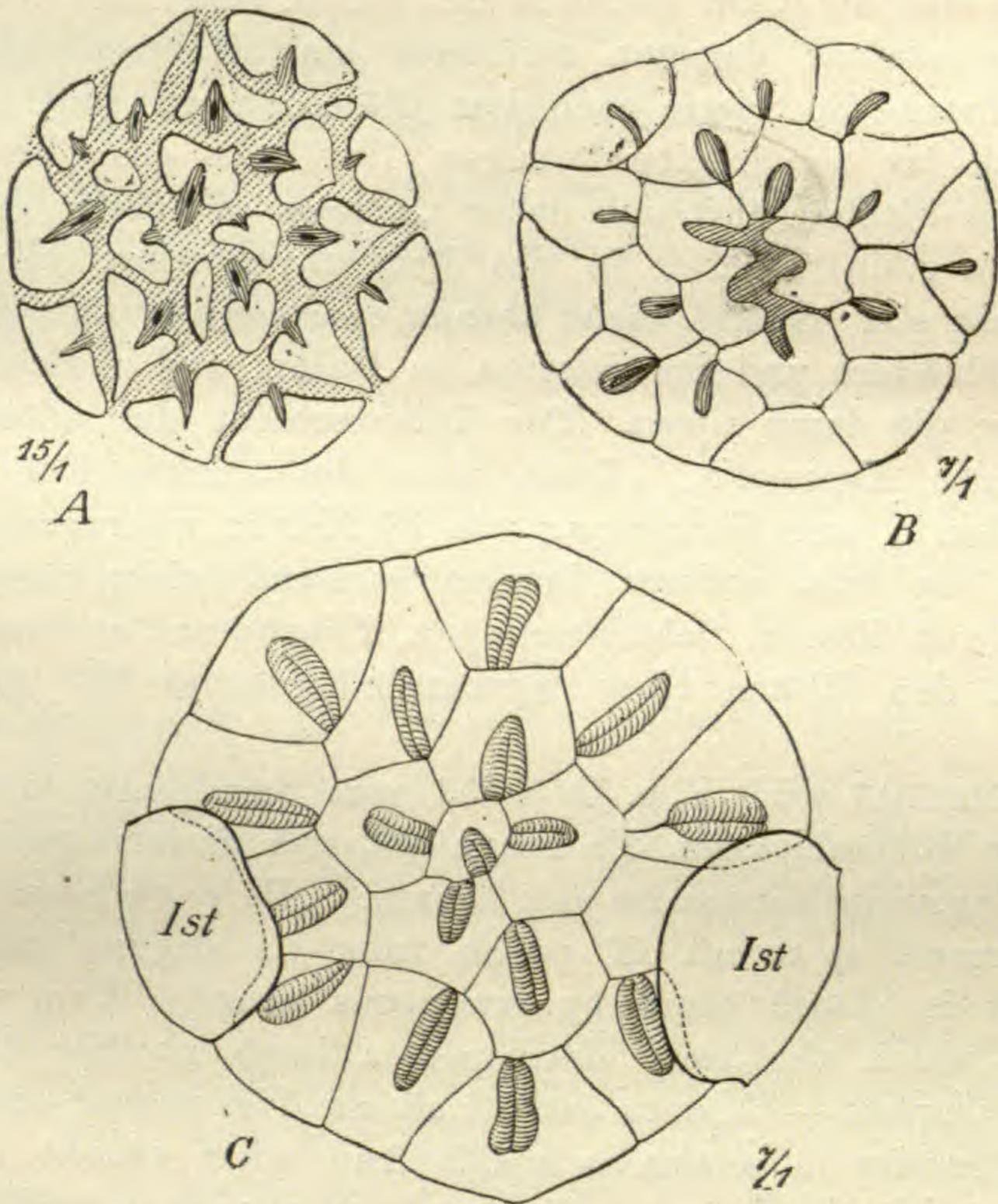


Abb. 3. *Eupomatia laurina* R. Br. Aufsicht auf das Gynaecium. A von einer 12 mm langen Knospe. B von einer 15 mm langen Knospe. C von einer blühreifen Knospe. Ist die beiden innersten Innen-Staminodien.

lippenartig umschließen. Die „Narbe“ steht also noch auf einer sehr niedrigen Stufe der Organisationshöhe, indem der stigmatöse Teil des Fruchtblatts, von den Papillen abgesehen, keinerlei morphologische Differenzierung erfahren hat. Phyletisch wäre also, was die Narbe angeht, *E. Bennettii* als progressiv zu betrachten, wenn BAILLONS Angaben über sie zutreffend sind.

3. Bestäubung von *Eupomatia*.

Die Bestäubung von *Eupomatia laurina* ist von ALEX. G. HAMILTON¹⁾ untersucht und ausführlich beschrieben worden. Die wichtigsten Tatsachen sind folgende. Die Blüte öffnet sich morgens und gibt einen sehr durchdringenden Duft von sich. Sie erhält regelmäßig massenweisen Besuch des Käfers *Elleschodes* (*Curlionidae*): HAMILTON schildert die geöffnete Blüte als „covered with a crawling mass of beetles“. An den Gliedmaßen und Haaren bepudern sich die Käfer reichlich mit Pollen. Sie lassen die Staubblätter unversehrt; dagegen zerfressen sie die Staminodien, beseitigen damit die Sperre nach dem Blüteninneren und gelangen schließlich bis zur scheibenförmigen Oberfläche des Gynaeceums. Auf dieser Fläche häuft sich daher „a mass of débris, excrement and pollen grains“. Aber in das Gynaeceum selbst dringen die Tiere nicht ein. Später, meist abends oder nachts, fällt der Ring von Staubblättern und Staminodien zu Boden, und zugleich damit die Käfer, die daran sitzen. Der Käfer scheint der alleinige Bestäuber der *Eupomatia*. „Denn trotz des starken Geruchs der Blüten, der in einer Entfernung von 18 Metern wahrnehmbar war, besuchte sie kein anderes Insekt, während nicht weit davon hunderte von Bienen, Schmetterlingen, Fliegen und anderen Käferarten an den Blüten eines Myrtaceen-Strauches bei der Arbeit waren.“

HAMILTON wirft a. a. O. S. 53 vom Standpunkt des darwinistischen Blütenbiologen die Frage auf, wie diese ungewöhnliche Bestäubungsweise entstanden sein könnte. „Here we have a flower so constructed as to cut off pollen from its stigmas completely unless it is placed there by extraneous means. What were the steps by which the plant developed a large number of sterile stamens adapted — first to cut off access of its pollen; and second to be attractive to beetles as food? And what caused first the beetles to visit the flower and so undo the self-imposed sterility of the plant? To these questions I am unable to offer any reply.“ Die nächstliegende Hauptfrage ist beantwortet durch den Nachweis der Futtersäume an jenen Staminodien: diese nahrhaften Gewebe machen sie „anziehend“ für die Käfer. Die tiefer gehende Frage, nach der Entstehung jenes Gewebes, kehrt wieder bei den Nektarien und allen übrigen für die Bestäubung wirksamen Blüten teilen. Näher darauf einzugehen, ist also hier nicht der Ort. So

1) Proc. Linn. Soc. New South Wales for 1897, vol. XXII, Sydney 1898, S. 50—54.

viel ist klar, daß man gegenwärtig, wo die rein selectionistische Betrachtung der Blüte nicht mehr allein herrscht wie zurzeit der großen Blütenbiologen, ältere entwicklungsphysiologische Vorstellungen unbefangener und wohlwollender überlegen wird, als es damals üblich war.

II. *Calycanthus*.

Daß *Eupomatia* ausschließlich von Käfern bestäubt wird, wie es HAMILTON nachgewiesen hat, war bereits von DELPINO¹⁾ vermutet worden, teils nach der Struktur der Blüte, teils nach der kurzen Angabe ROBERT BROWNS, gewisse kleine Insekten verzehrten die Staminodien, l. c. S. 598. DELPINO vergleicht sie zunächst mit *Calycanthus*, der er gleichfalls eine Käferblume zuschreibt.

Allerdings leiten ihn dabei nur die offen zutage liegenden Analogien in Blütenform, Farbe und Geruch.

1. Innen-Staminodien von *Calycanthus*.

Ich war durch meine Erfahrungen bei *Eupomatia* veranlaßt, den Ähnlichkeiten etwas gründlicher nachzugehen und besonders die Innen-Staminodien ins Auge zu fassen. Sie sind viel schmaler als die von *Eupomatia*, aber das wesentliche haben sie damit gemein: sie lassen gleichfalls eine Differenzierung in zwei verschiedene Stücke wahrnehmen. Bei *Calycanthus occidentalis* Hook. et Arn. sieht man die erste Andeutung davon bei den innersten Blättern der Blütenhülle vorn an der Spitze: im Gegensatz zu der dunkelroten Fläche erscheint sie weiß gefärbt. Umfangreicher dann bildet sich dies besondere Gewebe aus an der Spitze der Staubblätter; da stellt es einen stumpf-kegeligen Aufsatz dar, der sich ebenfalls schon durch seine weißliche Farbe von dem Dunkelrot des Konnektivs abhebt. Sehr deutlich endlich tritt es hervor bei den Innen-Staminodien (Abb. 4). Diese dick zungenförmige Gebilde sind ebenfalls dunkelrot gefärbt und besetzt mit anliegenden, einzelligen, ziemlich starkwandigen, spitzen und starren Haaren, die ja *Calycanthus* kennzeichnen. In ihrem vorderen Teile aber schwindet die Behaarung, der Saft der Epidermis hat keinen Farbstoff mehr, die zarten kleinen Zellen enthalten fettes Oel und sehr reichlich Proteinstoffe. Wenn man sie mit Sudan behandelt, so erscheint die Spitzenkuppe kräftig orangerot. Chemisch ist also das kleine Organ ein Seitenstück zu dem Futtersaum der *Eupomatia*-Staminodien.

1) Ulter. osservaz. sulla dicogamia S. 237 (Atti Soc. Ital. Sc. nat. Milano. XVI, XVII [1873, 1874]).

2. Bestäubung von *Calycanthus*.

Über seine Rolle bei der Bestäubung ist bisher nichts bekannt. Überhaupt sind über die Pollination bei *Calycanthus* meines Wissens keine Beobachtungen veröffentlicht. Ich habe die Literatur vergeblich darnach durchgesehen; auch die amerikanischen Schriften, soweit sie mir zugänglich sind, enthalten nichts derart. Darum habe ich versucht, wenigstens an kultivierten Pflanzen des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem die Bestäubungsart festzustellen und zu ermitteln, ob und wie weit sie an *Eupomatia* erinnert. Völlig

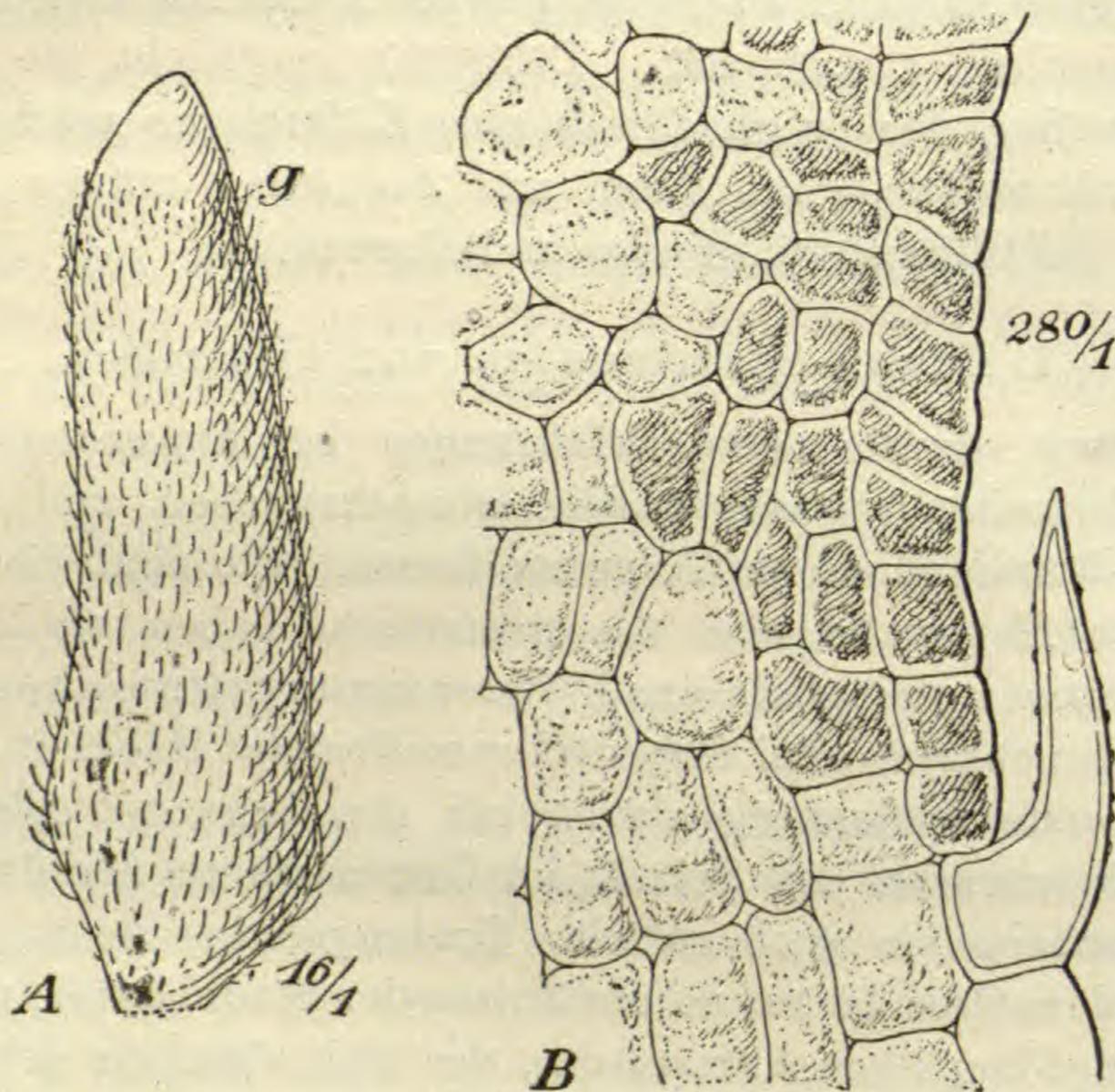


Abb. 4. *Calycanthus occidentalis* Hook. et Arn. Innen-Staminodium. A Gesamtansicht. B Stück aus dem Basalteil des Futtergewebes und der angrenzenden Partie (bei *g* in A).

befriedigende Aufschlüsse ließen sich dabei allerdings nicht erwarten. Denn die *Calycanthus*-Arten setzen in Norddeutschland oft keine Frucht an, normale Bestäubung wird also wohl häufig nicht stattfinden. In dem ungewöhnlich wärmearmen Sommer 1916 lagen die Dinge offenbar besonders ungünstig, denn selbst bei *Calycanthus occidentalis*, die in anderen Jahren noch am besten fruchtet, kamen zwar viele Blüten zur Entfaltung, doch der Insektenbesuch war spärlich und der Fruchtansatz sehr gering. Trotzdem gelang es mir, an dieser Spezies einige blütenbiologisch

wesentliche Tatsachen zu ermitteln. Die Blüte ist bei uns ausgesprochen protogyn. Wenn die Antheren noch fest geschlossen sind, stehen die Innen-Staminodien schräg auswärts und die langen fädigen Griffel ragen in voller Reife aus der Tiefe der Blüte hervor. Dann schrumpfen sie und sind bereits vertrocknet, bevor der Pollen aus den Fächern frei wird. Wenn die Anthere stäubt, neigen die Staminodien schräger einwärts und schließen die Achsenhöhle. Autogamie scheint also in der Regel nicht möglich. Es war also geboten, an den *Calycanthus*-Sträuchern nach regelmäßigen Gästen ihrer Blüten zu suchen. Bei der kühlen Witterung blieb dies den Juni über ergebnislos: außer einzelnen Individuen einer Podanuriden-Art, die dort ein Versteck fanden, war kein Insekt an den Blüten zu erblicken. Erst Ende Juli fand ich wiederholt *Soronia grisea* (Nitidulidae)¹⁾ in den Blüten, und Anfang August, als für einige Zeit normales Sommerwetter herrschte, stellte ich mit diesen Käfern mehrfach wiederholte Fütterungsversuche an. In einer kleinen Glasdose, die sich mit der Lupe bequem überblicken ließ, reichte ich den Käfern einzelne noch nicht ganz erschlossene *Calycanthus*blüten, an denen das Perianth und die äußeren Staubblätter abgeschnitten waren, um die inneren Teile der Blüte sichtbar zu machen. Die Tiere wandten sich alsbald den Blüten zu, ließen die Stümpfe und Narben der abgeschnittenen Organe, ebenso die (ungeöffneten) Antheren und die roten Abschnitte der Konnektive und Innen-Staminodien unberührt, fraßen aber bald eifrig an den weißen Spitzen. Damit erwies sich diese Spitzenregion tatsächlich als Futterkörper. Mit dem Ausstäuben der Anthere vertrocknet ihr Gewebe; die Käfer werden also, um frisches Futter zu finden, in die jüngeren Blüten übergehen. Zugleich müssen sie beim Herumkriechen den mitgebrachten Pollen am Ende der fädigen Griffel an den Narben abstreifen. Auf diese Weise wird also die Fremd-Bestäubung der Blüte gesichert. Welche Insektenart diese Vermittelung in der Heimat besorgt, ist mir nicht bekannt; ich habe, wie schon erwähnt, darüber keinen Nachweis in der Literatur gefunden. Doch braucht man wohl nicht zu zweifeln, daß sie auch dort in der beschriebenen Weise durch irgendeine Käferart vollzogen wird.

Jedenfalls berechtigen uns meine Wahrnehmungen, die Blüten von *Calycanthus* zu den „Kantharophilen“ im Sinne DELPINOs zu rechnen.

1) Für die Bestimmung bin ich Herrn Dr. ZACHER dankbar verpflichtet.

III. Weitere käferblütige Ranales.

In der Klasse der Blüten mit „apparecchio a ricovero“ stellt DELPINO¹⁾ *Eupomatia* und *Calycanthus* zum „Magnolien-Typus“, dem er außer ihnen noch *Magnolia*, Nymphaeaceen und *Paeonia* einfügt, und dem er Kantharophilie zuschreibt²⁾. Dieser Einordnung widerspricht das Ergebnis unserer näheren Untersuchung. Es bestätigt sich vielmehr, daß der Typus nicht so einheitlich ist, wie DELPINO annahm. Darauf deuteten übrigens schon frühere Angaben hin. *Nymphaea tuberosa* wird nach CH. ROBERTSON³⁾ vorwiegend von pollensammelnden Andreniden bestäubt. Für *Nuphar* bezweifelt derselbe Autor die Anpassung an Käfer; „the beetles which occur“, sagt er, „I regard as worse than useles“. Auch bei *Nelumbo*, wo nach DELPINO⁴⁾ das Karpophor „wahrscheinlich“ den Bestäubern die Lockspeise liefere, hat ROBERTSON⁵⁾ wenigstens bei *N. lutea* niemals etwas davon wahrgenommen.

Dagegen findet bei *Victoria regia* tatsächlich starker Käferbesuch statt, wie mehrfach bezeugt ist. SCHOMBURGK, der dies zuerst erwähnt, sagt: „a beetle (*Trichius*) infests the flowers to their great injury often completely destroying the inner part of the disc; we counted sometimes from 20–30 of these insects in one flower.“ Für das volle Verständnis der Blütenbiologie reicht diese Angabe leider nicht aus: man weiß nicht, was mit „inner part of the disc“ gemeint ist. Möglicherweise sind es, entsprechend dem *Eupomatia*-Fall, die „inneren Staminodien“ (= „Schließzapfen“), die von den Käfern verzehrt werden. Wir wissen durch KNOCH⁶⁾, daß diese Organe nährstoffreich sind und namentlich einen fettartigen Körper enthalten, der bald nach dem Aufblühen noch eine auffallende Zunahme erfährt. Sie böten also eine geeignete „Lockspeise“. Ob sie es wirklich tun, muß in der Heimat der *Victoria* festgestellt werden. Jedenfalls scheint mir diese ökologische Bedeutung näher zu liegen, als die Vermutung von KNOCH, der sie dem „Heizapparat“ der Blüte zurechnet, weil er bei Staubblättern, Schließzapfen und Karpellanhängseln eine starke Erwärmung während der Anthese festgestellt hat. Unter der Annahme, daß diese Wärmeproduktion in der Heimat ebenso verläuft wie bei uns im

1) Ulter. osserv. S. 236.

2) Ebendort S. 230, 234, auch 214 f.

3) Bot. Gaz. XIV (1889) 123–125.

4) Ulter. osserv. S. 235.

5) Bot. Gaz. XIV (1889) 297.

6) E. KNOCH, Untersuch. über die Morphologie, Biologie und Physiologie der Blüte von *Victoria regia*. Bibl. Botan. 47. (Stuttgart 1899) S. 45–46.

Warmhaus, bleibt es doch sehr zweifelhaft, ob in den heißen Äquatorialgegenden solche Erwärmung, eine warme „Herberge“ wie DELPINO sich ausdrückt, den vorausgesetzten Anreiz für die Bestäuber bildet, ja, ob sie überhaupt ökologisch wirksam ist. Auch bei *Eupomatia* spielt ja die „Herberge“ keine Rolle, weil die Käfer das schützende Dach zerstören, ehe sie hineinkommen.

Von den übrigbleibenden Vertretern des kanthrarophilen „Magnolientypus“ ist keiner genauer auf die Bestäubung untersucht. Wenn für *Paeonia Moutan* DELPINO von Cetonien spricht: „intente a rodere il disco carnosso rosso che avvolge il pistillo nella regione ovariana“, so ist das offenbar nicht beobachtet, sondern vermutet. Ich habe an *Paeonia albiflora* keine Käfer in der Blüte wahrgenommen, dagegen sehr zahlreiche pollensammelnde Bienen.

IV. Käferblumen und Phylogenie der Angiospermen.

Die Käferblütigkeit bei Angiospermen gewinnt heute einen besonderen Wert für die phyletische Beurteilung anthobiologischer Tatsachen. Denn vor kurzem ist gerade diese Form der Entomogamie bei den Cycadaceen sicher gestellt worden. Wir wissen jetzt, daß südafrikanische *Encephalartos* durch Käfer bestäubt werden: RATTRAY¹⁾ hat *Antliarhinus zamiae* zahlreich sowohl auf den ♂, wie den ♀ Zapfen dieser Gattung beobachtet; das Tier legt seine Eier in die Ovula und zerstört dadurch viele, ist aber offenbar zugleich unentbehrlich für erfolgreiche Bestäubung. Wie MARLOTH²⁾ sagt, liegt der Fall ganz ähnlich dem der Yucca-Motte.

Diese Feststellungen lehren, daß unter den Gymnospermen nicht nur die für progressiv gehaltenen Gnetales entomogame Züge entwickelt haben³⁾, sondern daß auch unter den Cycadaceen Entomogamie vorkommt. Wie wichtig dies ist, liegt auf der Hand. Denn die neue Erfahrung erschüttert die stärkste Grundlage der Ansicht, die Entomogamen hätten sich allgemein aus Anemogamen entwickelt. Es fallen damit auch die von H. MÜLLER gezogenen Folgerungen⁴⁾, die ersten Anpassungen an Insektenbesuch hätten sich an Anemophilen vollzogen, und es seien „zuerst Windblüten von Insekten besucht worden“. Heute erscheinen uns Entomogamie und Anemogamie als zwei Bestäubungsweisen, die schon bei den

1) G. RATTRAY: Notes on the Pollination of some S. A. Cycads. — Trans. Roy. Soc. South Africa III, 259 (1913).

2) The Flora of South Africa I, 263 (1913).

3) Vgl. O. PORSCH in Ber. D. Bot. Ges. XXVIII (1910) 404—412.

4) Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873. S. 430.

Gymnospermen nebeneinander bestanden, die also wohl auch bei den Angiospermen als phyletisch gleichwertig zu betrachten sind. Man kann oekologisch nicht sagen, Windbestäubung sei unvollkommener als Insektenbestäubung; denn beide Wege sind durchaus divergent. Bisher glaubte man, phylogenetisch lasse sich die eine von der andern ableiten; jetzt wissen wir, daß auch dies nicht möglich ist. Wir gewinnen damit eine freiere Stellung zu den Fragen nach der Stammesgeschichte der Angiospermen und ihrer phylogenetischen Gliederung.

Das Interesse an diesen Fragen, das ja in den letzten 10 Jahren wieder besonders lebhaft geworden ist, hat dazu geführt, neben den altbekannten Merkmalgruppen auch neu erschlossene Gebiete der morphologischen Forschung für die Stammesgeschichte nutzbar zu machen. Am stärksten sind die Bemühungen auf embryologischem Gebiete gewesen; doch haben sie in jener Hinsicht keine großen Erfolge erzielt. Gruppen, die man morphologisch als primitiv betrachtet, zeigen ganz normalen Embryosack, wie etwa *Drimys*¹⁾, oder die Anonaceen²⁾ oder *Magnolia*³⁾, deren Bearbeiter zu dem Schlusse kommt (p. 11): „It would seem then that if the problem of the origin of angiosperms is to be solved this must come about principally as a result of investigations of other features than the embryosac.“ Die Variationen des embryologischen Bildes bei den Angiospermen stammesgeschichtlich zu verwerten, ist nicht gelungen, und konnte nicht gelingen. Denn der Bau des Embryosacks ist bei ihnen gefestigt und im ganzen einheitlich, systematisch begrenzte Sondertypen gibt es wenige. Da sind phyletische Erträge also nicht zu erwarten.

Bessere Aussichten verheißt das Gebiet der Blütenbiologie. Hier herrscht Mannigfaltigkeit und Wechsel; viele Typen sind bestimmten Verwandtschaftsgruppen eigen; es bieten sich zahlreiche Verbindungen, Fortschritte, Rückschritte. Diese Aufschlüsse müssen die morphologische Bewertung des Blütenbaues erleichtern und fördernd wirken, wenn es sich um phyletische Fragen handelt.

In diesem Zusammenhang sind die oben besprochenen käferblütigen Gattungen noch mit einigen phylogenetischen Bemerkungen zu versehen.

1) STRASBURGER, Die Samenanlage von *Drimys Winteri*. In Flora 1905, Erg., Bd., S. 215.

2) A. OES in Verhandl. Naturf. Ges. Basel XXV. (1914.) 168—177.

3) W. E. MANEVAL, The Development of *Magnolia* and *Liriodendron*, including a Discussion of the Primitiveness of Magnoliaceae. Bot. Gaz. LVII, 1—31 (1914), pl. I—III.

Als Gattungen der Ranales mit spiraligem polymeren Androeceum und Gynaeceum gehören sie zu denjenigen Angiospermen, die von der Mehrzahl der Autoren als unsprünglichere betrachtet werden. Auch wegen der terminalen Einzelblüten und der Ausbildung des Staubblattes, mit kurzem Filament, langer Anthere und steriler Spitze, würden sie als primitive Typen gelten. In diesem Sinne sind ja alle diese Strukturen oft besprochen und bewertet worden, und z. B. in ARBER und PARKINs bekanntem Aufsatz über den Ursprung der Angiospermen¹⁾ erscheinen sie unter den Merkmalen, die die Blüte, der „Eu-Anthostrobilus“, bei den unmittelbaren Vorfahren der Angiospermen gehabt hätte. Neben ihnen sind dort noch weitere „Urformen“ der Organe für diese Vorläufer gefordert, aber zugleich wird zugestanden, daß keine Angiosperme zu finden sei, die diese als primitiv aufgefaßten Blütenmerkmale sämtlich vereinigte, ja daß man nicht einmal anzunehmen brauche, es hätte eine solche Blüte jemals gegeben. Um so wichtiger seien Typen, welche wenigstens mehrere solcher primitiver Charaktere erhalten hätten, wie die Magnoliaceae, Ranunculaceae, Nymphaeaceae und Calycanthaceae unter den Dikotylen, die Alismataceae, Butomaceae und Palmae unter den Monokotylen. Vergleicht man *Eupomatia* mit diesen „altertümlichen“ Gruppen, so trifft man im Perianth und im Gynaeceum auf Unterschiede, die es verdienen, phyletisch etwas allgemeiner betrachtet zu werden.

Ein Perianth fehlt bei *Eupomatia* — und *Himantandra* —, die Blüte wird umhüllt von 1 bzw. 2 umgestalteten Hochblättern. Nach der gewöhnlichen Auffassung wäre dieser Modus abgeleitet. ARBER und PARKIN weisen darauf hin, daß perianthlose Blüten meist bei dichtblütigen Pflanzen vorkämen, und daß einzelstehende nackte Blüten mit vielen Staub- und Fruchtblättern uns „beinahe unbekannt wären.“ Im Hinblick auf diese beiden Tatsachen glauben sie, daß alle rezenten Angiospermen von Formen mit augenfälligem Perianth abstammen; wo ein solches fehle, habe Abort stattgefunden. Sie sind also geneigt, ein ursprüngliches Perianth anzunehmen, das einerseits den Sporophyllen und andererseits den Laubblättern gegenüber schon vollständig differenziert war, bevor die rezenten Angiospermen in Erscheinung traten. Unsere Gattungen ebenso wie die Magnoliaceen bestätigen diese Schlüsse nicht. Bei *Calycanthus* findet bekanntlich ein ganz allmählicher Übergang von bracteoiden Hochblättern über petaloide Gebilde zu Staubblättern

1) Journ. Linn. Soc. Bot. XXXVIII (1907) 29—80.

und inneren Staminodien statt; hier ist ganz klar, daß zwischen allen diesen Gebilden kein Wesensunterschied besteht. Die Blüte von *Calycanthus* entspricht vielmehr einem Typus, den HALLIER nur als theoretisches Gebilde längst vergangener Zeiten kennt, wenn er sagt¹⁾: „Comme la feuille des fougères inférieures a encore servi à la fois pour les deux fonctions de la nutrition et de la reproduction, et que ce n'est que progressivement qu'il s'est établi une différenciation en trophophylles et sporophylles, il doit avoir existé primitivement des formes de transition entre les bractées et les sporophylles, mais cette période de transition graduelle des bractées en sporophylles est très reculée, contemporaine de Cycadophytes éteintes, peut-être même des Ptéridospermes ou des fougères, chez lesquelles il ne pouvait pas encore être question d'étamines.“ Im Sinne dieser Vorstellung wäre *Calycanthus* also ein lebender Zeuge jener „weit zurückliegenden Periode“. Doch wenn wir bedenken, daß sie stammverwandt ist mit Formen wie *Eupomatia*, *Himantandra* und verschiedenen Monimiaceen, so müssen wir schließen, daß es nicht ankommt auf den schrittweisen Übergang von Bracteen zu Sporophyllen. Sehen wir doch an diesen, daß durch Umbildung der obersten rein vegetativen Hochblätter auch ein scharfer Gegensatz zwischen beiden Sphären ausgeprägt sein kann. Wichtig aber ist, daß auch bei ihnen die Fertilität der Mikrosporophylle allmählich abklingt und dadurch ein mehr oder weniger steril bleibender Abschnitt zwischen Mikro- und Makrosporophylle eingeschaltet wird. Denn darin liegt ein Unterschied von der Norm der Angiospermen, den man für phyletisch wichtig halten muß, weil er eben diejenige Sphäre des Organismus betrifft, in der sich die phyletische Entwicklung der Angiospermen vorzugsweise vollzogen hat.

Diese eigentümliche Ausbildung kennzeichnet sich oekologisch als eine der Bestäubung dienstbare Organisation, als eine Einrichtung, die Futtergewebe tiefer in die Blüte zu legen und damit die besuchenden Insekten außen mit dem Blütenstaub, innen mit den Narben in Berührung zu bringen. Sie entspricht der Lebensweise und den Gewohnheiten der Käfer und bietet zugleich eine gewisse Sicherheit dafür, daß sie den Pollen selbst verschonen.

Wenn es gerade die Käfer sind, denen jene Besonderheiten des Blütenbaues angemessen erscheinen, so liegt auch darin ein phyletisch beachtenswerter Umstand. Einmal deshalb, weil bei den Gymnospermen fortgeschrittene Kantharogamie vorkommt.

1) Arch. Néerland. Sc. Exact. et Nat., Sér. III B, Tome I, S. 187 (1912).

Aber auch im Hinblick auf die Angiospermen selbst. Heute besteht ja zwischen den Angiospermengruppen und den zugehörigen Insekten-Ordnungen annähernd ein Verhältnis direkter Proportionalität, was Häufigkeit und Formenfülle anlangt. Es erscheint das nächstliegende, für die Vergangenheit ein gleiches anzunehmen. Nun reichen nach HANDLIRSCH¹⁾ die Coleoptera zeitlich höher hinauf als die übrigen blumenbesuchenden Insektenklassen; sie sind vor allem in der Kreide viel stärker entwickelt, als die Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren, die alle drei erst im Tertiär einen größeren Aufschwung nehmen. Die Curculionidae im besonderen sind eine alte Käferfamilie, die schon im frühen Tertiär reich an Formen ist²⁾.

Nach solchen phyletischen Daten über die Blumen-Bestäuber würde man also zu vermuten haben, daß unter den entomogamen Blütenpflanzen die Gruppen mit Käferblumen am frühesten zu stärkerer Entfaltung gelangt wären. Für die käferblütigen Ranales steht diese Annahme in gutem Einklang zu ihrem morphologischen Wesen.

Hier ist wichtig in ihren Vegetationsorganen die Mannigfaltigkeit des anatomischen Baues, in der Blütensphäre das allmähliche Auftreten der Mikrosporangien und ihr abgestuftes Zurücktreten vor der Ausprägung der Makrosporophylle. Diese schrittweise Fertilisierung der Anlagen in der Blüte bildet innerhalb der Ranales das gemeinsame bei unseren Gattungen. *Eupomatia*, *Calycanthus*, *Himantandra*, *Hortonia*, *Victoria* sind zwar deshalb nicht nächst verwandt; ihre Beziehungen zu den Magnoliaceen bzw. Anonaceen sind jedenfalls engere. Aber sie haben in ihren Blüten einen Zustand festgehalten, der bei den Vorfahren der heute lebenden Ranales vermutlich weiter verbreitet gewesen ist. Nach unseren Befunden an *Eupomatia* und *Calycanthus* entspricht jene Blüteneinrichtung der Bestäubung durch Käfer, und diese dürfen wir als eine primitive Form der Pollination betrachten. Morphologie und Anthobiologie der beiden Gattungen stimmen überein in ihren Ergebnissen und bringen gemeinsam neue Beiträge zu der Summe von primitiven Merkmalen, durch die die Ranales eine theoretisch so wichtige Reihe werden.

Ergebnisse.

1. Die Innen-Staminodien von *Eupomatia laurina* überdachen das Gynaecium und schließen es nach außen völlig ab. Doch be-

1) Die fossilen Insekten (1908), Stammbaum IX, S. 1291.

2) HANDLIRSCH l. c. Stammbaum VII, S. 1279.

sitzen sie am Rande einen Saum dünnwandiger Haare mit nahrhaftem Inhalt. Diese Futterhaare bilden höchst wahrscheinlich die Lockspeise für den nach HAMILTON als Bestäuber wirkenden Käfer. Dadurch dringen die Tiere vor bis zur Scheitelfläche des Gynaeceums und laden dort den Pollen auf die Narben ab.

2. Die Innen-Staminodien von *Eupomatia Bennettii* bedürfen noch näherer Untersuchung.

3. Die Fruchtblätter von *Eupomatia laurina* haben keinen Griffel. Sie tragen die Narbenpapillen an den Rändern ihrer Spitzenregion, die sonst keinerlei Umbildung dabei erfährt.

4. Bei *Calycanthus occidentalis* sind die Innen-Staminodien (wie auch die Staubblätter) in ihrer Spitzenregion als ein Futterorgan entwickelt.

5. Dessen Gewebe wird bei Fütterungsversuchen von dem Käfer *Soronia grisea* abgefressen, der an Berliner Kulturpflanzen die Blüten besucht. Durch diesen Käfer kann somit bei den protogynen *Calycanthus* der Pollen zur Narbe übertragen werden. Wie die Bestäubung in der Heimat vollzogen wird, bleibt dort zu untersuchen.

6. Der „Magnolien-Typus“ der kantharophilen Pflanzen DELPINOs ist nicht einheitlich. Viele Nymphaeaceen sind nicht kantharogam. Bestätigt ist starker Käferbesuch nur noch für *Victoria regia*; es bleibt zu ermitteln, ob auch hier die eiweißreichen Innen-Staminodien die bestäubenden Käfer anlocken und ihnen zur Nahrung dienen.

7. Phylogenetisch ist die Käferblütigkeit mehrerer morphologisch primitiv erscheinender Ranales bedeutsam

a) wegen der frühen Entfaltung der Käfer in der Erdgeschichte,

b) wegen der Fälle von Käferblütigkeit bei Cycadaceen.

8. Damit wird eine neue Stütze gewonnen für die Anschauung, daß der Ast, dem die Ranales angehören, der älteste unter den zur Gegenwart gelangten Angiospermenästen ist.

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): Diels Friedrich Ludwig Emil

Artikel/Article: [Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. 758-774](#)