© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

10. E. Heinricher: Einiges zur Kenntnis der Blüten von Dimorphotheca pluvialis (L.) Mnch.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 4. Oktober 1922. Vorgetragen in der Januarsitzung 1923.)

Von den Blüten und Blütenständen dieser schönen, den Calenduleae angehörigen Komposite sind mehrere Besonderheiten in der Literatur hervorgehoben. Diese sind: 1. Nach CASSINI[1]) und den späteren Angaben anderer Autoren wäre die Infloreszenz von *Dimorphotheca* aus weiblichen Strahlblüten und aktinomorphen Scheibenblüten aufgebaut, von denen die peripheren zwitterig, die zentralen aber männlich sein sollen. Ich werde zeigen, daß letztere Angabe nicht zutrifft und irrig ist. 2. Ist *Dimorphotheca* durch die völlige gestaltliche Verschiedenheit der aus den weiblichen Blüten hervorgehenden Früchte von jener der Zwitterblüten bekannt. 3. Zeigen die Blütenkörbchen periodische Schlafbewegungen, die in die Gruppe jener gehören, welche LINNÉ als meteorische bezeichnet hat. Über die Schlafbewegungen will ich in einer eigenen Abhandlung eine Reihe durchgeführter Versuche schildern, hier aber nur hervorheben, daß sich die Bewegungen deutlich als thermonastische erwiesen.

Nicht beachtet scheint aber bisher das ganz eigenartige Austreten des Pollens aus der Antherenröhre bei *Dimorphotheca* geblieben zu sein, und will ich zunächst darüber berichten. HILDEBRAND hätte in seiner ausführlichen schönen Studie „Über die Geschlechtsverhältnisse bei den Kompositen"[2]) sicher die Verhältnisse erwähnt, wenn sie ihm bei einer Komposite begegnet wären. Er, allerdings, hat *Dimorphotheca* nicht untersucht, geht aber auf sie, wie später auszuführen sein wird, auf Grund der Angaben von CASSINI ein und würde dieser Art der Pollenentleerung auch sicher Erwähnung getan haben, wenn bei CASSINI darüber etwas gesagt wäre. HILDEBRAND berichtet über die Pollenentleerung der Kompositen

1) „Opuscules phytologiques" I u. II, Paris 1826—34. Trotz mehrfacher Bemühung konnte ich die Originalabhandlung CASSINIS nicht einsehen und kann mich deshalb nur an die Angaben halten, die, *Dimorphotheca* betreffend, HILDEBRAND a. a. O. bringt.

2) Verh. d. kais. Leop.-Carol. d. Akad. d. Naturforscher, Dresden 1870, 35. Bd. (104 S., 6 Taf.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allgemein mit folgenden Worten: „Beim Öffnen der Blüte verlängert sich der Griffel und fegt den Pollen aus den Antherenröhren hinaus, diesen Pollen entweder in wurmförmigen Massen aus dem oberen Loche der Antherenröhre vor sich herstoßend oder ihn zwischen den fegenden Haaren auffangend."

Auch bei *Dimorphotheca* stellt der Griffel den Fegeapparat dar. Das Besondere aber ist, daß der Pollen in fünf

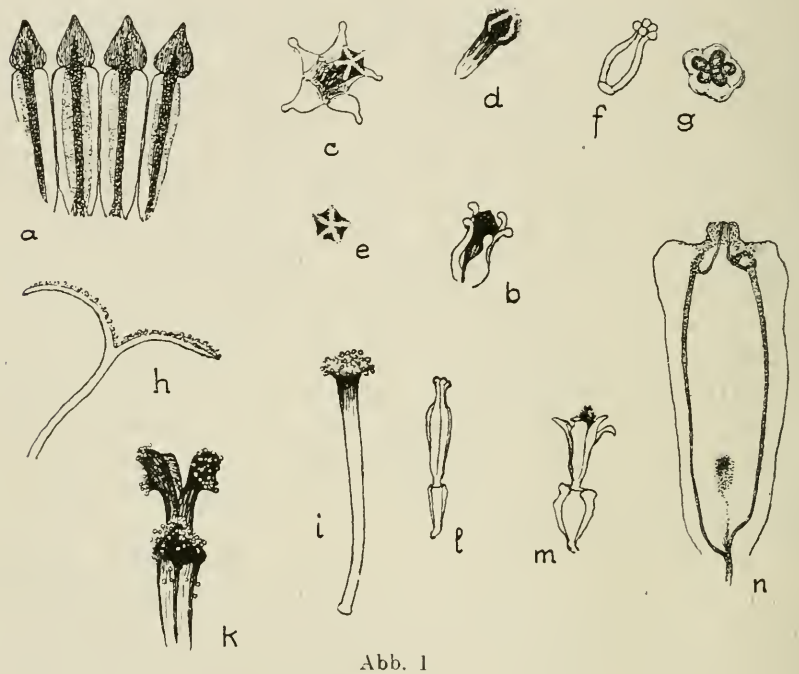

Abb. 1

radialen, mit den Antheren alternierenden Streifen hervortritt. Das kommt dadurch zustande, daß die Konnektivanhängsel, die den Kompositen-Antheren allgemein eigen, bei *Dimorphotheca* besonders groß sind (vgl. Abb. 1, a, Vergr. 10), und zunächst in der geöffneten Blüte die Antherenröhre oben vollständig überdachen (Abb. 1, b). Die Antherenkeule und diese Decke erscheinen ob des reichen Anthokyangehaltes im Zusammenwirken mit den in den Zellen reichlich vorhandenen gelben Chromoplastiden dunkelbraun oder schwarzviolett, und hebt sich dann der die Anhängseldecke lüftende, durch den Fegeapparat hervorgestoßene Pollen infolge seiner leuchtendgelben Farbe in wunder-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

voller Weise von dem dunkeln Untergrunde ab. Die Skizzen Abb. 1, c (Blick in eine Zwitterblüte), d (die Antherenkeule seitlich gesehen), e (Aufsicht auf die Antherenkeule), alle bei 3—4facher Vergrößerung gezeichnet, versuchen das wiederzugeben. Die Plastik dieser hervorquellenden Pollenmassen ist so groß, daß eine große Ähnlichkeit mit einer fünfstrahligen Narbe besteht[1]). Mit der Verlängerung des Griffels mehrt sich die Pollenmasse, doch bleibt die regelmäßige Anordnung meist erhalten, geht aber durch den sehr regen Insektenbesuch auch häufig verloren. Außer den vielen Hymenopteren und Dipteren, welche die Blüten besuchen, wimmelt es in den Blütenkörbchen von Blasenfüßern.

Der Pollenvorrat der Blüte wird so bei *Dimorphotheca* mit der sukzessiven Verlängerung des Griffels allmählich entleert; man könnte von einer ökonomischen Preisgabe desselben sprechen, wenn die Überfülle an Pollen eine solche Ökonomie notwendig erscheinen ließe. Ich wende mich nun zur Frage:

Sind die Blüten eines Körbchens wirklich trimorph, sind die zentralen tatsächlich männlich?

Eine solche Angabe scheint zunächst auf CASSINI zurückzureichen, doch für eine andere *Dimorphotheca*-Art, *D. fruticosa*, behauptet worden zu sein. HILDEBRAND sagt a. a. O. S. 89: „Leider war, wie schon einmal bedauert, keine Gelegenheit vorhanden, die von CASSINI beschriebene *Calendula fruticosa*[2]) zu untersuchen, sonst würde sich vielleicht ein Fall haben konstatieren lassen, wo die Randblüten des Köpfchens weiblich, die zentralen männlich und die dazwischen liegenden zwitterig sind; das Aufsuchen eines solchen höchst interessanten Falles wäre sehr wünschenswert.“

---

1) HILDEBRAND sagt S. 7: „In seltenen Ausnahmen ist die Griffelspitze (bei *Taraxacum*) auch dreischenkelig, was CASSINI auch von *Scorzonera* und *Tragopogon pratense* anführt und wodurch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Griffel der Campanulaceen hervorgebracht wird.“ Ihm waren mehr als dreiteilige Griffelendigungen sohin nicht bekannt. Hingegen findet sich in der Bearbeitung der Kompositen HOFFMANNS (ENGLER, Pflanzenfam., IV. Th., Abt 4 u. 5. Leipzig 1897) auf S. 106: „Der Gr. ist meist mehr oder weniger tief in 2 Schenkel gespalten, abnorm nicht selten in 3, sehr selten (nach BAILLON) in 4 oder 5, welche dann mit den Stb. abwechseln.“ Ich konnte die betreffende Angabe B.s nicht finden. Wäre sie auf *Dimorphotheca* bezogen, könnte man auf eine Verwechslung mit den 5 austretenden Pollenstreifen denken. Dem steht aber entgegen, daß nach PENZIG (Pflanzenteratologie, I. Aufl., II. Bd., S. 56) „relativ häufig und in allen Tribus der Kompositen, Blüten mit 3—5 Narben gefunden worden sind“. 5 Griffelschenkel finden sich für Arten der Gattungen *Eupatorium*, *Pulicaria*, *Spilanthes*, *Leontodon* angegeben.

2) *Calendula fruticosa* = *Dimorphotheca fruticosa*, *C. pluvialis* = *D. pluvialis*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aus einer anderen Stelle (HILDEBRAND S. 83): „Interessant ist in gleicher Weise das Verhältnis, wie es CASSINI von *Calendula pluvialis* angibt, wo die den weiblichen Randblüten zunächststehenden männlichen einen ausgebildeten Fruchtknoten mit einer Samenknospe haben sollen, während die mehr im Zentrum stehenden einen viel kleineren Fruchtknoten ohne Samenknospe besitzen", geht hervor, daß CASSINI alle Scheibenblüten der *D. pluvialis* als männlich[1]), mit abgestufter Rückbildung der weiblichen Organe angesehen hat. Ich glaube aber bei HILDEBRAND einigen Zweifel an den Angaben CASSINIs bezüglich der *D. fruticosa* herauszufühlen, wofür auch seine Äußerung auf S. 82 spricht: „da bei keiner Komposite, so viel mir bekannt, wo männliche Blüten sich finden, auch zwitterige zur Vergleichung vorkommen".

Eine den Angaben CASSINIs für *D. fruticosa* teilweise entsprechende für *D. pluvialis* liegt aber aus neuerer Zeit vor. C. CORRENS sagt in seiner Abhandlung „Ein Vererbungsversuch mit *Dimorphotheca pluvialis*"[2]): „*D. pluv.* ist also eigentlich gar nicht gynomonöcisch, sondern trimonöcisch" und gibt das folgende Schema eines radialen Schnittes durch das Köpfchen: ♀ ☿ ♂ ☿ ♀[3]).

Es ist bekannt, daß in allen männlichen Blüten der Kompositen der weibliche Apparat nie vollständig verschwunden ist, sondern zum mindesten der Griffel als tauglicher Fegeapparat, der den Pollen aus der Antherenröhre herauszustoßen hat, für diese Funktion tauglich erhalten bleibt. Es konnte also meine ursprünglich den Angaben folgende Auffassung der zentralen Blüten als dem Geschlecht nach männlich, dadurch nicht erschüttert werden, daß ich den aus einer zentralen Blüte der

---

1) Was für die peripheren Scheibenblüten schon längst als nicht zutreffend erkannt ist.

2) Ber. d. D. Botan. Ges., 1906, Bd. 24, S. 164.

3) In der Fußnote 2 S. 164 heißt es: „Die beiden wichtigsten neueren Arbeiten über die Geschlechterverteilung der Kompositen, jene von HILDEBRAND und von UEXKÜLL-GYLLENBRAND, behandeln unsere Gattung nicht; die Blütenverhältnisse sind aber in der systematischen Literatur richtig angegeben." Es stimmt, daß HILDEBRAND *Dimorphotheca* selbst nicht untersucht hat, daß er aber auf sie mit Bezug auf die Angaben CASSINIs eingeht, lehren die von mir gebrachten Zitate.

O. HOFFMANN, in seiner Bearbeitung der Kompositen in ENGLERS „Pflanzenfamilien" (IV. Th., 1897, S. 306), sagt in der Diagnose der Gattung *Dimorphotheca:* „Scheibenbl. . . . . die äußeren oder seltener alle fruchtbar, seltener sämtlich unfruchtbar." Auf Grund der Ergebnisse, welche meine nachfolgend mitgeteilten Untersuchungen von *D. pluv.* zeitigten, wird eine neuerliche Prüfung der *Dimorphotheca*-Arten wünschenswert erscheinen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Antherenröhre entnommenen Griffel sehr kräftig entwickelt fand (vgl. Abb. 1, i, Vergr. 10f.). Zum Vergleich sind in h auch der Griffel einer Randblüte und in i der aus der Antherenröhre hervorgetretene Griffel einer peripheren Scheibenblüte im weiblichen Stadium bei gleicher Vergrößerung wiedergegeben.

Zweifel an dem männlichen Charakter der zentralen Blüten kamen mir erst, als ich, besonders im Anfang der Blütezeit — (die Pflanzen standen dicht in einem Beete von etwa gut ½ □m Fläche) —, auch bei den zentralen, also allen, Blüten den Griffel mit zweischenkliger Teilung durchgewachsen sah. Auf der andern Seite allerdings ist es häufiger, daß sich die zentralen Blüten überhaupt nicht öffnen. Die Endigungen der Perianth-Zipfel gehen in eine röhrige knöpfchenförmige Anschwellung aus, die bei geschlossener Korolle wie ein Krönchen erscheint (Abb. 1, f, Vergr. 3—4f.). In den zentralen Blüten ist das Krönchen oft Anthokyan führend, im Zusammenwirken mit gelben Plastiden in den Zellen kommt eine braunviolette Tönung zustande, und der Luftgehalt im Innern der Knöpfchenhöhlung führt zum Erscheinen von Glanzlichtern, was Abb. 1, g, in Aufsicht auf das Krönchen zur Anschauung zu bringen sucht (Vergr. 10f.).

Wenn diese Blüten sich nicht öffnen, so kommt natürlich auch ihr Pollenvorrat nicht zur Funktion. Mir kam der Gedanke, es könnte sich bei ihnen auch um Zwitterblüten handeln, die unter Konkurrenz der vielen Scheibenblüten nicht mehr die nötige Kraft zum Aufblühen erlangen, zumal 1. die peripheren, früh befruchteten Blüten, in die Ausbildung der Frucht eingetreten, Baustoffe in hohem Maße beanspruchen werden, 2. die zentralen Blüten, als die letztangelegten, also jüngsten der Infloreszenz, an sich naturgemäß in der Entwicklungsstufe zurückstehend, sich solcher Konkurrenz gegenüber in ungünstiger Lage befinden müssen.

Dieser Gedankengang fand dann einige Stütze durch die Untersuchung des Fruchtansatzes. Ich will da ein paar Beispiele anführen. Im erstgeprüften Fruchtstand ergaben die Randblüten 11 gute, 4 geschrumpfte Früchte, die Scheibenblüten 25 gute, 20 fehlgeschlagene. Die letzteren fanden sich gehäuft im Zentrum, aber durchaus nicht nur dort. Von der Gesamtzahl der Blüten ergaben demnach 40 % sterile Samen, davon entfielen 26,6 auf die Randblüten und 80 % auf die Scheibenblüten, wenn diese Blütengruppen für sich allein genommen werden. Die Tatsache, daß auch unter den Randblüten versagende Fruchtknoten vorkommen, und die Erwägung, daß unter den 45 Scheibenblüten, von denen 20 versagt hatten, sicherlich nicht alle diese mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geschwächten Samenanlagen von vornherein ausgestattet waren, ließ wieder auf einen Konkurrenzkampf zwischen den Fruchtknoten eines Fruchtstandes schließen. Es lag nahe, zu bedenken, daß die zentralen, am spätesten angelegten Blüten, selbst dann, wenn sie sich geöffnet und das weibliche Stadium erreicht haben, immerhin sehr verspätet befruchtet werden und so von vornherein im erwähnten Konkurrenzkampfe beträchtlich im Nachteil sind. Ein zweiter untersuchter Fruchtstand wies, aus den Randblüten hervorgegangen, 15 gute und 1 verkümmerte Frucht auf. Von den Scheibenblüten waren 28 Samen voll, 27 steril; von letzteren aber saßen im eigentlichen Zentrum nur 4. Es war auch leicht zu beobachten, daß sowohl zwischen den vollen Früchten wie zwischen den verkümmerten Übergänge in der Größe leicht feststellbar sind.

All das regte mich an, die Fruchtknoten der zentralen Blüten daraufhin zu untersuchen, ob sie überhaupt eine Samenanlage enthalten oder nicht. Beachtet man die in wechselnder Zahl (2—10) im Zentrum meist vorhandenen nicht offenen Blüten (daß besonders in den erst entwickelten alle geöffnet werden und auch die Griffelschenkel hervortreten, wurde schon vorher erwähnt) an älteren Infloreszenzen und vergleicht sie mit offenen, so tritt eine merkliche Schwäche des Fruchtknotens an ersteren gegenüber den letzteren hervor (vgl. Abb. 1, l mit m; Vergr. 2—3f.). Es sind aber alle Teile, die der Fruchtknoten der offenen Blüten aufweist, auch an dem der geschlossenen zentralen vorhanden, nur gewissermaßen noch weniger entwickelt. Tatsächlich ließ die Aufhellung mit KHO in allen solchen Fruchtknoten auch eine Samenanlage nachweisen, allem Anschein nach völlig normal, nur schwankend in der Größe, wie es dem Altersunterschied der verschiedenen Blüten entspricht (Abb. 1, n der aufgehellte Fruchtknoten von l, mit der durchschimmernden Samenanlage; Vergr. 20f.).

HILDEBRAND schildert in seiner schönen Abhandlung ausführlich die Rückbildung, die das weibliche Organ in den männlichen Blüten erfahren hat. Der Griffel als Fegeapparat bleibt stets erhalten, der Fruchtknoten aber obliteriert mehr oder minder; wo er scheinbar vorhanden ist, fehlt ihm stets eine Samenanlage. Weiters sind auch die Griffelendigungen in den Kompositen, die männliche Blüten besitzen, abgestuft rückgebildet, vor allem fehlt an ihnen stets die Narbenzone. So fehlt den männlichen Blüten doch stets, mögen sie äußerlich — wie bei *Xeranthemum annuum* — den Besitz eines weiblichen Organs durch Fruchtknoten und Griffel vortäuschen — das wesentlichste: die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Samenknospe und eine Narbenfläche. Es blieb nun noch zu prüfen, ob der Griffel zentraler, nicht aufgegangener Blüten einer Infloreszenz mit Narbenpapillen und einer Narbenfläche ausgestattet ist.

Zu dem Zwecke wurde am Ende der Blühperiode, wo Rückbildungen infolge Schwächung der Pflanze am ehesten zu erwarten standen, am 12. IX. eine der schon spärlich vorhandenen Infloreszenzen der Kultur entnommen. Im Zentrum fanden sich 7 nicht offene Blüten, die im übrigen aber kräftig aussahen. Die

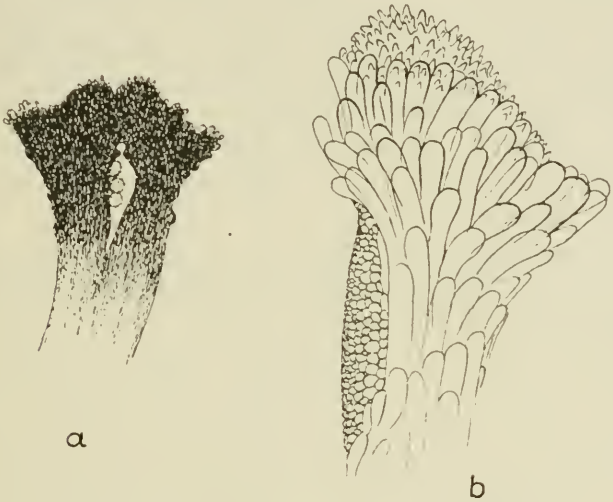

Abb. 2.

zentralst gelegene wurde zur Prüfung herangezogen, die in der Antherenröhre geborgene Griffelendigung herauspräpariert. Nach dem frischen Präparat ist ihr Aussehen in Abb. 2, a, wiedergegeben (Zeiß Obj. A, Ok. II)[1]). Man sieht, daß der Griffel in 2 kurze Schenkel gespalten ist, diese Schenkel nach oben eine keulige Anschwellung haben, die durch einen buckelartigen Auswuchs zustande kommt. Zentral geht jeder Schenkel in einen kegelartigen Höcker über, der mit spitzen Papillen besetzt ist. Die keulige Verdickung wirkt als Fegeapparat und wird als solcher durch Fegehaare unterstützt, welche die keulige An-

1) Die Zeichnungen verdanke ich Frl. MARIE BUCEK, der wissenschaftlichen Hilfskraft des Institutes.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schwellung umgeben. Die Griffelschenkel sind sehr anthokyanreich und erscheinen am lebenden Objekt dunkelbraunviolett gefärbt — wie die Antherenkeule. Oben schließen die Griffeläste eng aneinander, unten aber klaffte eine Spalte, in die Pollen der gleichen Blüte hineingeraten war[1]). Schon an dem frischen Objekt war bei tiefer Einstellung an der Spalte das Vorhandensein einer typischen Narbenfläche nahezu sicher, vollkommen klar erwies sie die Aufhellung des Präparates mit KHO. Das danach wiedergegebene Bild des einen Griffelschenkels (Abb. 2, b, Zeiß Obj. D, Ok. II) bedarf kaum einer weiteren Erläuterung. Bemerkt sei nur, daß bei HILDEBRAND auf den 6 Tafeln kein Griffel mit völlig übereinstimmendem Bau aus einer Zwitterblüte einer Komposite sich findet; auch hierin äußert sich wieder die Vielgestaltigkeit der Naturschöpfungen. Jeder Griffelschenkel hat 2 gesonderte Narbenflächen, eine rechts und eine links, worin auch die langen Griffelschenkel der weiblichen Blüten (die aber jegliche Spur eines Fegeapparates, der ja zwecklos wäre, vermissen lassen) mit denen der Zwitterblüten übereinstimmen[2]).

Durch den Nachweis, daß die zentralen Blüten eine Samenanlage im Fruchtknoten, an den Griffelschenkeln wohlausgebildete Narbenflächen aufweisen, ist der für *Dimorphotheca* bisher behauptete Blütentrimorphismus widerlegt. Wenn die zentralen Blüten — wie sehr oft — nicht beide Stadien (männliches und weibliches) durchlaufen, wenn — wie tatsächlich oft — einzelne oder alle sich zwar öffnen, aber höchstens das männliche Stadium erreichen, und selbst wenn — wie überwiegend häufig — eine Anzahl zentraler Blüten auch zur Öffnung der Korolle gar nicht mehr gelangt, so sind trotzdem diese Blüten doch immer als Zwitterblüten wohlgekennzeichnet[3]). Es handelt sich also stets nur um Hemmungen, welche

---

1) Ob das nur durch die Präparationsarbeit erfolgte, wie wahrscheinlich, oder ob es auch auf natürlichem Wege geschehen kann, bleibt unentschieden. Gekeimt hatten die Pollenkörner nicht, obgleich sie oberhalb der Narbenfläche lagen. Sehr wahrscheinlich ist, daß der eigene Pollen der Blüte unwirksam ist, die Blüten selbst steril sind. Ein experimenteller Beweis hierfür wäre aber kaum durchführbar.

2) Die Abbildung auf Fig. 1, h, ist bei zu geringer Vergrößerung angefertigt, daher dieses an ihr nicht ersichtlich.

3) Es erscheint mir kaum wahrscheinlich, die Angabe von männlichen Blüten im Körbchen werde dadurch ihre Erklärung finden, daß zweierlei Rassen von *D. pluvialis* als vorhanden erwiesen würden. Immerhin liegt das im Bereiche des Möglichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diese Zwitterblüten früher oder später treffen können. Es erübrigt nur noch zwei weitere, in der Literatur vorhandene irrige Angaben über *Dimorphotheca* anzuführen.

Die eine findet sich bei H. BAILLON[1]). Er gibt a. a. O. für einige Gattungen des „Série des Soucis" (Calenduleae) und darunter *Dimorphotheca* an, „dans ces derniers, les étamines sont unies, non seulement par les anthères, mais encore par les filets". Für *D. pluvialis* und wohl auch die übrigen Arten trifft das nicht zu, die Filamente sind frei.

HANSGIRG endlich führt in dem Abschnitt „Untersuchungen über Reiz- und Nutationsbewegungen der Staubblätter, Griffel und Narben" seines unten zitierten Werkes[2]) auf S. 142, als mit reizbaren Filamenten ausgestattet, auch *Dimorphotheca annua* und *D. pluvialis* an. Ich kann für diese die Angabe H.s nicht bestätigen.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität,
im September 1922.

---

1) „Histoire des Plantes", Tome VIII, Paris 1886, p. 44.
2) „Physiologische und Phycophytologische Untersuchungen", Prag 1893.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Heinricher Emil

Artikel/Article: Einiges zur Kenntnis der Blüten von Dimorphotheca pluvialis (L.) Mnch. 59-67