

mechanismus. Sehr zu begrüßen ist es, daß HEINRICHER auch die Frage einer eventuellen Parthenogenese bei *Viscum* auf experimentellem und zytologischem Wege zu baldiger Entscheidung bringen will¹⁾.

24. E. Werth: Über die Bestäubung von *Viscum* und *Loranthus* und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. II.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 29. Dezember 1922. Vorgetragen in der Februarsitzung 1923.)

Kommen wir nunmehr auf unsere Formreihen zurück und betrachten zum Schluß auch diejenigen großen Gruppen der Angiospermen, in welchen wir einer Überzahl von windblütigen Formen begegnen, so können wir auch in bezug auf diese keinen anderen Standpunkt einnehmen, als wir ihn oben entwickelt haben. So können wir in den sogenannten Kätzchenblütlern (Julifloren), welche nicht zum wenigsten der großen Zahl von windblütigen Gattungen wegen, welche sie enthalten, in den neueren Systemen an den Beginn, an die Wurzel der Angiospermen gestellt werden, ebenfalls nichts anderes mehr erblicken, als abgeleitete Typen, als Reduktionsformen im phylogenetischen Sinne. Es ist bei unserer Betrachtungsweise auch gleichgültig, ob die als Julifloren zusammengefaßten Familien insgesamt eine natürliche Verwandtschaftsgruppe darstellen oder nicht. Da ihre einzelnen Untergruppen eines Anschlusses an Verwandte, minder reduzierte lebende Formen entbehren, so wird sich diese Frage auch wohl nicht so leicht lösen lassen. Die Unmöglichkeit oder Schwierigkeit des näheren Anschlusses an einen Formenkreis nicht reduzierter Typen scheint nun eigentlich auch das einzige zu sein, was wir als Unterschied gegenüber den meisten der bisher behandelten Reduktionsgruppen feststellen können. Es ist aber wohl selbstverständlich, daß eine Aszendentengruppe ausgestorben sein kann, ohne daß sich von ihr den ursprünglichen

1) Diese Frage ist inzwischen durch die Arbeiten von P. N. SCHÜRHOFF und von A. PISEK (diese Berichte 1922, S. 314 und S. 406) im Sinne einer normalen Befruchtung und Embryobildung gelöst worden.

Formen relativ ähnlich gebliebene Typen (Primitivtypen) bis heute erhalten haben.

Und so kann man denn z. B. m. E. die *Salix*-Arten nicht anders bewerten wie etwa die Ranunculaceengattung *Cimicifuga* oder wie die den Loranthaceen und Santalaceen sich eng anschließende Gattung *Myzodendron*¹⁾ (Fig. 15 und 19 auf S. 152). Wie bei *Salix* ist auch bei letzterer Gattung die Reduktion mit Geschlechtertrennung in den Blüten verbunden. Die Ableitung der hängenden windblütigen Kätzchen von *Populus* von den honigführenden Kätzchen weidenartiger Vorläufer wird Niemandem Schwierigkeiten machen.

In der Ordnung der Urticinae stellt *Ulmus* im Blütenbau durchaus eine Parallele zu *Acaena* (Rosaceae) dar (Fig. 18 u. 22); beide noch ohne deutliche anemophile Merkmale, während z. B. *Parietaria* an das windblütige *Mercurialis* (Euphorbiaceen) erinnert. Sind *Acaena* und *Mercurialis* Reduktionsformen im phylogenetischen Sinne, so müssen es die beiden anderen auch sein.

Sind weiter diverse honiglose Mimosaceen, ferner *Actaea spicata* L. oder *Thalictrum aquilegifolium* L. u. a. von weniger reduzierten Formen abzuleiten, so sind es ebenso: *Saururus cernuus* (Saururaceen) und *Castanea vesca* Gärtn. (Cupuliferae) (Fig. 16, 17, 20 u. 21). Wie jene sind auch die letzteren neutrale, zwischen Insekten- und Windblütlern stehende Typen, an welche sich dann z. T. ausgesprochen windblütige Formen anschließen; an *Thalictrum aquilegifolium*: *Th. minus* L. mit hängenden Blüten, an *Castanea vesca*: *Quercus* u. a. mit hängenden „Kätzchen“.

Das Gleiche, was so für die „Julifloren“ unter den Dicotyledonen sich ergibt, hat natürlich auch für die Spadicifloren und Glumifloren unter den Monocotyledonen Geltung, von welchen die ersteren bekanntlich noch in großer Fülle zwar honiglose aber zweifellos entomophile Blütenkonstruktionen aufweisen. Diese monocotylen Gruppen können ebensowenig primitive Formen im phylogenetischen Sinne darstellen, wie die Julifloren; sie erweisen sich ebenso als Reduktionsformen und damit als abgeleitete Typen.

So ergibt sich auch aus der blütenbiologischen Analyse, daß wir die Grundform der Angiospermenblüte nicht in einem unscheinbaren anemopräpoden Typus, sondern in einem zwar einfachen aber ansehnlichen, zweigeschlechtigen, honigproduzierenden Bestäubungsapparat mit farbiger Hülle zu sehen haben. Ein solcher

1) Vgl. auch SKOTTSBERG: Feuerländische Blüten. Schwedische Südpolar-Expedition 1901–1903. Bd. IV, Liefg. 2, S. 25.

mag in übrigen durch spiralförmige Anordnung der Einzelglieder des Blütenprozesses an einer mehr oder weniger verlängerten Blütenachse den zapfenförmigen Blüten vieler Gymnospermen morphologisch nahestehen, windblütig wie letztere war er jedenfalls nicht. Die angiosperme Windblütigkeit ist eine sekundär auf dem Wege der Blütenreduktion erworbene und morphologisch wie funktionell nicht unwesentlich und deutlich verschieden von der der Gymnospermen.

Blüten ähnlich wie sie eben für die Grundform der Angiospermen rekonstruiert wurde, sehen wir in primitiven Formen der Polycarpicae (Ranales) und nahestehender Gruppen wieder. Wenn wir bei diesen auch noch vielfach Uebergängen zwischen den verschiedenartigen, mit verschiedenen Funktionen bedachten Formen der Blütenproßglieder begegnen, so kann das den Eindruck der Primitivität nur erhöhen. Wenn wir ferner sehen, daß innerhalb der Polycarpicae die größte Mannigfaltigkeit in der Lokalisation der Blütennektarien herrscht und daß bei ihnen fast alle bei den Dicotyledonen wie Monocotyledonen vorkommenden Nektarienformen durch primitive Typen vertreten sind, so deutet auch das wieder darauf hin, daß die Polycarpicae morphologisch wie ökologisch den Urformen der Angiospermen noch recht nahe stehen. Schließlich sind es bekanntlich auch die Polycarpicae oder Ranales, welche so nahe Beziehungen zu der Monocotyledonengruppe der Helobiae — bei welchen wir auf eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Blütennektarien stoßen — zeigen, daß durch sie allein die gesamten Angiospermen auf eine gemeinsame Wurzel zurückgeführt werden können.

Es bleibt nun noch übrig, auch für die Mannigfaltigkeit der angiospermen „Pollenblumen“ die Natur als abgeleitete (nicht phylogenetische ursprüngliche) Formen näher zu begründen.

Es lassen sich unter den Angiospermen leicht vier Typen von Pollenblumen unterscheiden. Es sind 1. eine Grundform, von der sich einerseits Spezialisationsformen und zwar 2. Röhrenblumenformen, 3. zygomorphe Fahnenblumenformen, andererseits 4. Reduktionsformen ableiten lassen. Die Reduktionsformen wurden (S. 157) bereits als meist getrenntgeschlechtige Zwischenformen zwischen honigführenden „Schirmlblumen“ und Windblütlern dargetan. Augenscheinlich hat aber nicht immer die Blütenreduktion in der Stammesgeschichte zur Windblütigkeit geführt. Wie das Beispiel von *Viscum* schon zeigte, kann die Reduktion so weit gehen, daß der zur Windblütigkeit noch erforderliche Grad von Freibeweglichkeit der Blüten oder Blütenglieder (nach der negativen Seite hin) überschritten wird. In

solchem Falle konnte in der Stammesgeschichte ein toter Punkt überwunden werden, wenn die stark reduzierten Einzelblüten zu dichtem Stande vereinigt insgesamt den Blütenbestäubern gegenüber die Wirkung einer größeren Blüte mit reichlicher Pollenmenge ausübte. So sehen wir einen Typus der Pollenblumen vor uns, welcher als Kolbenblume zu bezeichnen ist, und welcher u. a. bei den Familien der Balanophoraceen, Moraceen, Pandanaceen, Palmen vorkommt und dort zum Teil der herrschende ist, und welcher bei den Araceen die höchste „Anpassungs“form erreicht, mit Wiedererstehung eines kräftigen Schauapparates und anderer eigenartiger Spezialisierungen. In allen Fällen der Kolbenblumen beweisen die erheblichen Reduktionserscheinungen der Blüten, verbunden zumeist mit Geschlechtertrennung (d. i. jeweilige völlige Reduktion des einen Geschlechts) nach dem, was oben über Reduktionen ausgeführt worden ist, die abgeleitete Natur dieses Pollenblumentypus.

Was in dieser Beziehung aber für die Reduktionsformen gilt, liegt noch viel klarer für die Spezialisierungstypen. Niemand wird daran denken können, die (honiglosen) ausgeprägt röhrenförmigen Blüten von *Erythraea* unter den Gentianaceen als primitiveren Typus aufzufassen, als die mehr glockenförmigen von *Gentiana* oder die offenen Blüten von *Sweetia* u. a. Ebenso wird man in dem (zwar honiglosen aber) ausgebildeten Sporn unserer *Orchis*-Arten eine stärker abgeleitete Form erblicken müssen, als in dem offen-napfförmigen Honigbehälter des Labellums von *Neottia* oder *Goodyera* oder gar in der honigführenden Labellumrinne oder -Leiste von *Listera* oder *Chamaeorchis*. Die röhrenförmigen Pollenblumen sind Formen, wie wir sie sonst bei tiefer Honigbergung zu sehen gewohnt sind und können nur verstanden werden unter der Annahme eines nachträglichen Verlustes der Fähigkeit der Nektarausscheidung.

Für die zweite Gruppe der Spezialisierungstypen, die „Fahnenblumen“ (nach dem Vorbild der Papilionaceenblüte so genannt), liegt die Sache ebenso klar. Die hierher gehörigen Formen sind schon durch die ihnen eigene Zygomorphie der Möglichkeit, als Primitivtypen aufgefaßt zu werden, enthoben. Aber auch innerhalb ihrer näheren Verwandtschaft heben sich die zugehörigen Typen häufig noch als stärker spezialisierte Gruppen deutlich heraus. Neben den Convolvulaceen sind die Solanaceen diejenige Familie der Tubifloren, in welcher verschiedene Gattungen noch ganz oder fast radiäre Blüten haben (*Nicandra*, *Physalis*, *Datura*, *Nicotiana* u. a.). Die Zygomorphie erreicht in der Familie den Höhepunkt in der

pollenblütigen Gattung *Solanum* mit *S. rostratum* Dun. Bei den Pirolaceen tritt uns eine Formenreihe entgegen, welche von den actinomorphen Arten mit Nektarium (*Pirola (Ramischia) secunda* L. und *P. (Chimaphila) umbellata* L.) über actinomorphen honiglose Formen (*P. media* L. und *P. minor* L.) zu zygomorphen Pollenblumen (*P. chlorantha* Swartz, *P. rotundifolia* L., *P. intermedia* Schleich, *P. aphylla* Sm.) führt¹⁾, in welcher also in gleicher Richtung mit dem Schwinden des Nektariums (Reduktionsmerkmal) ein Specialisationsmerkmal (Zygomorphie) sich ausbildet.

Die ausschließlich dem sternotriben Typus (d. h. die mehr oder weniger im unteren Teil der Blüte vorragenden und so zum Aufsitzen der Blüteninsekten geeigneten Geschlechtsorgane berühren die letzteren an der Bauchseite) angehörenden zygomorphen Pollenblumen stellen aber des weiteren noch einen besonderen, hochspezialisierten „Anpassungs“-Typus insofern dar, als bekanntlich in mehr oder weniger hohem Grade fast allen Heterantherie zukommt: Es hat eine „Arbeitsteilung“ innerhalb der Glieder des Androeceums mit Sonderung in „Befruchtungs“- und „Beköstigungs“-Anthe. stattgefunden (*Solanum rostratum*, viele Melastomataceen, *Jussia*-Arten, pollenblütige Capparidaceen, Commelinaceae-Commelineae, in geringerem Grade auch *Verbascum*, *Pirola* u. a.; Fig. 1 u. 2 S. 162).

So bleiben schließlich noch diejenigen Formen von Pollenblumen übrig, welche häufig allein als die eigentlichen Pollenblumen im Sinne einer primitiven, ursprünglichen Klasse von insektenblütigen Anpassungen betrachtet werden, obwohl sie nur einen Bruchteil der Gesamtheit der Pollenblumen ausmachen. Es sind: oft große, offene (napfförmige) Blüten von regelmäßigem Bau („Napfblumen“) und ohne auffallende Reduktionserscheinungen, von denen der Volksmund viele als Rosen bezeichnet hat (Heckenrose, Klatschrose, Wasserrose, Pfingstrose, Sonnenröschen).

Viele dieser regelmäßigen großen Pollenblumen zeichnen sich durch eine Vielheit der Glieder des Androeceums aus; sie werden daher gern von Pollen ausbeutenden Insekten besucht. Andere haben stärkere Reduktionen in der Zahl der Staubblätter erlitten und stellen damit weniger vollkommene Anpassungen an jene Insekten dar. Vielfach läßt sich auch bei diesen offenen, regelmäßigen Pollenblumen, obwohl sie im ganzen eine relativ primitive Blüten-

1) Betreffs *P. uniflora* L. finden sich in der Literatur sehr widersprechende Angaben sowohl in bezug auf die Honigausscheidung wie die Blütenform.

form repräsentieren, ein Abgeleitetsein gegenüber der nächsten Verwandtschaft feststellen. So zeigt das für Pollenblumen besonders wichtige Androeceum unter den Primulaceen allein in den pollenblütigen Gattungen *Dodecatheon*, *Anagallis* und *Lysimachia* ein zweifelloses Specialisationsmerkmal in der mehr oder weniger weitgehenden

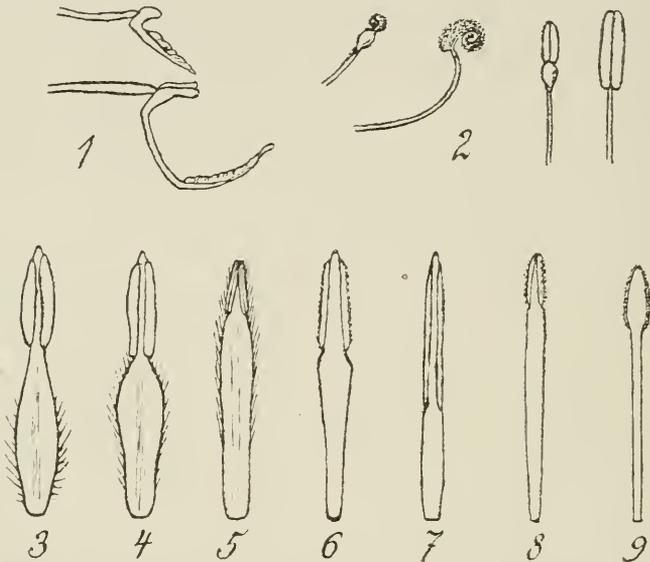


Abb. 1.

Fig. 1. *Dissotis rotundifolia* (Sm.) Tr. Beköstigungs-Anthere (oben), Staubbeutel, Befruchtungs-Anthere (unten), nur unterster, dem Filament aufsitzender Teil des Staubbeckels gelb (Schein - Anthere). $1\frac{1}{2}$ nat. Gr. Fig. 2. *Cleome* (*Polanisia*) *spec.* $3:1$ nat. Gr. Beköstigungs - Anthere — mit gelber Schwellung (Schein - Anthere) unterhalb des kleinen Staubbeckels — und Befruchtungs-Anthere; beide links: von der Seite, im geöffneten Zustande, rechts: von innen gesehen. Fig. 3—9. Staubgefäße von: *Clematis glauca*, honigführend (3 u. 4), $3\frac{3}{4}$ nat. Gr., *Cl. integrifolia*, honigführend (5), $2\frac{1}{4}$ nat. Gr., *Cl. spec.*, honiglos (6), $4\frac{1}{2}$ nat. Gr., *Cl. heracleifolia*, honigführend (7), $3:1$ nat. Gr., *Cl. vitalba*, honiglos (8), $4\frac{1}{2}$ nat. Gr., *Cl. recta*, honiglos (9), $4\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Verwachsung der Staubfäden. Ebenso zeichnen sich die meist pollenblütigen Begoniaceen von den nächstverwandten Familien durch Verwachsungen im Androeceum und außerdem durch durchgehende Getrenntgeschlechtigkeit fortschrittlich aus. Unter den pollenblütigen Mimosaceen gibt es Formen, wie *Dichrostachys nutans*, bei welchen im Blütenstande, ähnlich vielen Kompositen, eine Gliederung in unfruchtbare Strahl- und fruchtbare (anders gefärbte)

Zentralblüten statthat. Unter den ursprünglicheren (weniger reduzierten) Formen der Helobiae mit oberständigem Fruchtknoten zeichnet sich die pollenblütige Gattung *Sagittaria* durch Geschlechtertrennung aus, die dann bei den abgeleiteten Formen mit unterständigem Fruchtknoten die Regel ist.

Bei vielen anderen hierher gehörigen Pollenblumen ergibt sich die Nichtursprünglichkeit ihrer Form zwar nicht der näheren Verwandtschaft gegenüber, aber doch innerhalb der gesamten Angiospermen durch Spezialisationsmerkmale. So finden wir ein syncarpes Gynoeceum z. B. bei: *Cistus*, *Helianthemum*, *Hypericum*, *Hibbertia* (Dilleniaceae), *Papaver*, *Argemone*, *Nymphaea*, *Adansonia* (Bombacaceae), *Opuntia* und vielen anderen, die alle bei reichlicher Pollenproduktion als ausgezeichnete (pollenblütige) Anpassungstypen gelten können, oder gar Unterständigkeit des Fruchtknotens wie bei *Opuntia* oder Verwachsung der Staubblätter wie bei *Adansonia* unter den genannten.

Aber auch unter den polycarpen Formen mit offenen, großen, napfförmigen Blüten, also bei den nach Obigem der Grundform der Angiospermenblüte sehr nahe kommenden Typen, lassen sich unter Umständen die Pollenblumen noch deutlichst als abgeleitete Formen erweisen: und so zeigen diese relativ primitiven Blütenformen im Rahmen der gesamten Pollenblumen zunächst nur, daß die verschiedensten insektenblütigen Anpassungsstufen durch Reduktion der Honigausscheidung verlustig gehen können. Bei den Gattungen *Rosa* und *Agrimonia* z. B. ist noch deutlich ein ringförmiges Nektarium vom Typus der Rosaceen, und nicht einmal in der primitivsten in der Familie vorkommenden Form, vorhanden: es scheidet aber keinen Honig mehr aus („Pseudonektarium“).

Unter den Anemonen im weiteren Sinne haben die Gattungen *Hepatica* und *Anemone* Pollenblumen, während *Pulsatilla* honigführend ist. Da die außerordentlich zahlreichen Staubgefäße der letzteren die verschiedensten Größen zeigen und von ihnen die kleinsten (äußersten), staminodial ausgebildeten, den Honig ausscheiden, so ist die Annahme gewiß nicht unnatürlich, daß die Honiglosigkeit der eine weniger große Zahl von Staubblättern zeigenden Blüten von *Anemone* und *Hepatica* durch weitergeführte Reduktion im Androeceum entstanden ist. Innerhalb der Gattung *Clematis* können wir in bezug auf die Staubgefäße eine Formenreihe (Fig. 3—9) unterscheiden, welche von der Blattform genäherten, also zweifellos ursprünglicheren Typen (Staubblatt, links) zu schlanken fädigen Formen (Staubfaden, rechts) führt. In dieser Reihe stehen die Honigblumen am Anfang (links), während die Pollenblumen gegen

164 E. WERTH: Über die Bestäubung von *Viscum* und *Loranthus* usw.

das Ende hin gedrängt erscheinen, wo zugleich auch die Blütenfarbe reduziert (weiß) ist.

Auch eine kritische übersichtliche Betrachtung der mannigfachen Formen der angiospermen Pollenblumen führt also zu dem gleichen Ergebnis, welches die Untersuchung der angiospermen Windblütigkeit (S. 158) gezeitigt hatte: Die bisher von der Blütenbiologie allgemein als eine „niedrigere Stufe der Bestäubungseinrichtungen“ angesehenen Pollenblumen stellen ebensowenig wie die Windblütler bei den Angiospermen primitive Formen im phylogenetischen Sinne dar, sondern beide sind als sekundär durch Reduktionen im Laufe der Stammesgeschichte entstandenen Typen zu bewerten. Auch die Honigausscheidung ist als eine ursprüngliche Eigentümlichkeit der Angiospermenblüte aufzufassen.

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): Werth Emil

Artikel/Article: [Über die Bestäubung von Viscum und Loranthus und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. II. 157-164](#)