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

Weitere*) Beobachtungen zur Biologie von *Helleborus foetidus*.

Von
Prof. Dr. **F. Ludwig**
in Greiz.

1. Blütenbiologie (vgl. Fig. 1—3).

Was bisher über die Bestäubungseinrichtungen und über die Blühgewohnheiten des *Helleborus foetidus* bekannt geworden ist (hauptsächlich durch Kirchner und Knuth), findet sich zusammengestellt in Knuth's Handbuch der Blütenbiologie. Es ist hier hauptsächlich die ausgeprägte Proterogynie des, zum Schutz gegen Regen herabhängenden grünen Blütenglöckchens erörtert und sind die Bestäubungsvermittler *Apis mellifica*, *Bombus terrestris*, *B. lapidarius*, *Anthophora pilipes* und *Eristalis tenax* in ihrem Verhalten beim Besuch der Blüten geschildert, auch ist erwähnt, dass durch ihre Zusammenhäufung zu reichblütigen Inflorescenzen die „grünen, aussen meist bräunlich gefleckten oder überlaufenen eiförmigen Blumen ziemlich augenfällig sind". Eingehendere Beobachtungen der Pflanze, von der ich im Garten seit Jahren Exemplare aus Vernayaz im Rhonethal und seit dem Sommer 1898 auch solche von der Lichtenburg bei Ostheim in der Rhön ziehe, haben mir noch eine Reihe von beachtenswerthen Eigenthümlichkeiten ergeben, die bisher übersehen zu sein scheinen und die im Folgenden geschildert werden sollen.

Da, wo, wie im Garten, ungehinderte Entwickelung der Pflanze stattfindet, ist der Blühapparat eines einzigen Stockes ein ganz enormer. An jungen Pflänzchen, die, mit dreizähligen Blättchen beginnend, allmählich einzelne vier-, dann mehrere fünf-, dann sieben-, neun- bis elfzählige Blätter bilden, beobachtete ich bereits nach der Entwickelung des zehnten Blattes, dass aus den Achseln der unteren Blätter Seitentriebe heraus kommen. Die weitere Entwickelung scheint dann im Allgemeinen so vor sich zugehen, dass die einzelnen Triebe rasch bogig aus- und aufwärts treiben und im ersten Jahr eine reiche Blattfülle bilden, mit der sie überwintern. Die bis meterhohen Stöcke legen sich am Grund allmählich zu Boden, während das Achsenende unter reicher Beblätterung aufrecht weiter wächst und im zweiten Jahr sich zur Bildung der Inflorescenz anschickt, die dann meist im Frühling des dritten Jahres zur Entwickelung kommt, während inzwischen vom Wurzelstock aus neue beblätterte Sprosse sich erheben. So kommt es, dass sich, wie bei dem beifolgend abgebildeten Exemplar (aus dem Rhonethal) rings um mehrere nicht blühende Mittelsprosse

*) Vergl. Oesterr. Bot. Zeitschr. 1898, No. 8/9; ferner „Mutter Erde" 1899. No. 17. p. 234—235 („Zwei winterliche Thermometerpflanzen"), Illustrirte Zeitschr. für Entomologie. Band IV. No. 3. p. 38—41 („Die Ameisen im Dienste der Pflanzenverbreitung.").

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

Fig. 1.

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

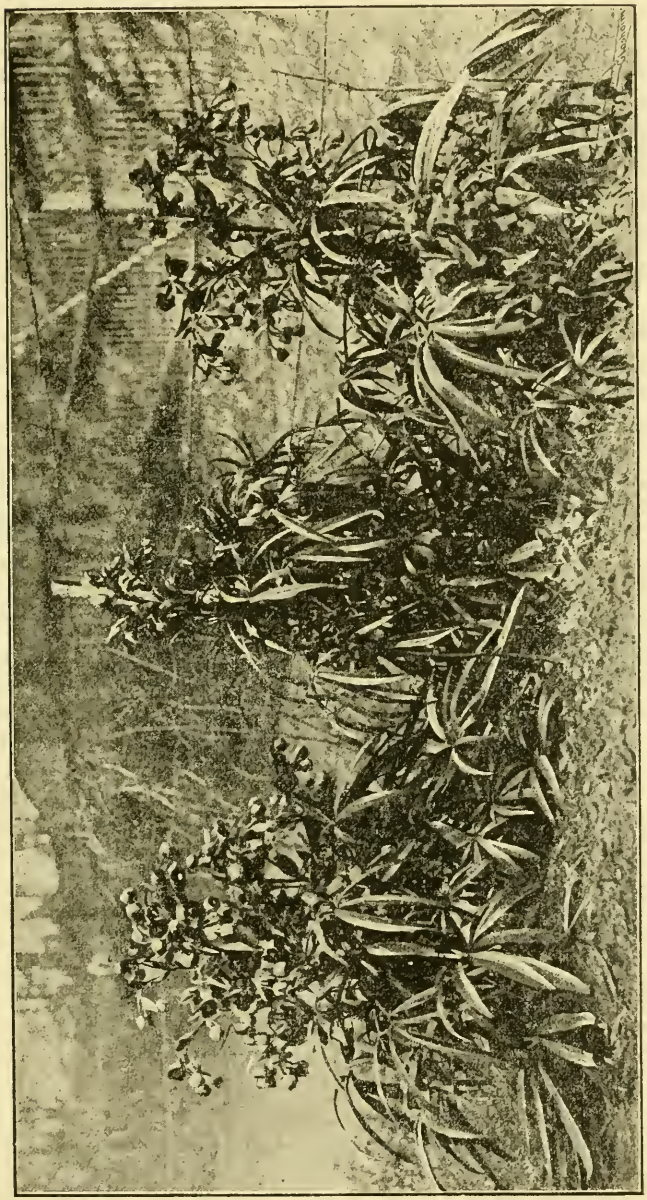

Fig. 2.

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

6, 7 und mehr umfangreiche blütentragende Sprosse in einiger Entfernung bogig erheben, die aber, ohne Wurzeln zu schlagen, durch den am Boden liegenden, oft mit Laub bedeckten Stamm mit den älteren Wurzelsprossen in der Mitte in Verbindung stehen. Sieht man ein solches Riesenexemplar der Pflanze, so möchte man glauben, eben so viele getrennte am Boden wurzelnde selbstständige Stöcke vor sich zu haben, als Seitensprosse vorhanden sind. Das abgebildete Exemplar nimmt einen Raum von circa 1,5 Meter Durchmesser ein. An einem einzelnen der peripherisch sich erhebenden blühenden Sprosse zählte ich bereits Anfangs März 1899 mehrere Hundert entfaltete Blüten, und ich schätze die gesammte Blütenzahl auf nahezu Tausend. — Die aus der Rhön stammenden Exemplare scheinen, so weit sich das nach deren kurzer Cultur im Garten bestimmen lässt, wie nach den Befunden an Ort und Stelle, sich durch geringere Höhe der Einzeltriebe und durch eine geringere Ueppigkeit auszuzeichnen. In Bezug auf die nun folgenden Eigenthümlichkeiten stimmen sie aber mit den Exemplaren aus der Nähe von St. Maurice überein.

Sehr beachtenswerth scheint mir die Entfaltung des Schauapparates der gesammten Inflorescenz. Schon ein oberflächlicher Blick zeigt, dass die braune Zeichnung der im Uebrigen grünen Blumenglocken nicht nur gelegentlich und regellos auftritt. Die alten Blumen sind sämmtlich bräunlich gerandet, die jungen, von aussen betrachtet, grün.

Während des ersten weiblichen Stadiums und während des zweiten männlichen Stadiums sind die noch herabhängenden Blütenglocken aussen grün. Sie zeigen nur innen in einiger Entfernung vom Rand einen lebhaft bräunlichen Ring. Nach dem Verstäuben und während des Verwelkens der extrors dehiscirenden Antheren werden die Blütenstiele aufgerichtet, die glockenförmigen Blüten färben sich innen bis zum Rand und nun auch aussen (an den 3 inneren Sepalblättern) rothbraun und öffnen sich weit, werden schüsselförmig, so dass der Laie meinen möchte, dass sie jetzt erst „aufgeblüht" seien. Die nun aufgerichteten, innen dunkelgrünen (fast sammtgrünen) offenen Blütenschüsseln (die sich erst vor der Fruchtreife wieder herabsenken), die bei dem cymösen Blütenstand gleichmässig zwischen den blassgrünen herabhängenden Blütenglöckchen vertheilt sind, machen die Inflorescenz erst augenfällig und weithin sichtbar (die ersten Blüten der Inflorescenz bleiben daher auch häufig unbefruchtet). Ihre Zeichnung bildet weiter, ähnlich wie bei *Pulmonaria*, *Ribes aureum*, *Weigelia* etc., für die einsichtigeren Bestäubungsvermittler ein Warnsignal, das diese von nutzlosen Besuchen abhält. Ich sah nie die langrüsseligen Hummeln an diese verblühten Blüten gehen, dafür aber sie um so emsiger die bestäubungsbedürftigen Blumen abernten. Auch die Honigbiene, die ich in die grünen Glöckchen nicht eindringen, sondern nur den

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

Pollen von ihnen abtragen sah (zu den Nektarien können sie in den ersten Blühstadien nicht gelangen) fliegt bei der Pollenernte stets erst zu den frischen Blüten. Honig dürfte sie gelegentlich auch — wenn sie andere Honigpflanzen nicht in der Nähe hat — aus den sich öffnenden braunen Blüten holen.

Nicht minder merkwürdig sind die weitgehenden Anpassungen der Einzelblüte an ihre Bestäubungsvermittler. Ich traf in der Rhön, wie an den Pflanzen aus dem Rhonethal mit geringen Ausnahmen (im Gegensatz zu Eichler's Angaben in seinen Blütendiagrammen) nur Blüten mit 5 Kelchblättern und 5 gelblichen petaloiden Nektarröhren. Die ersteren haben $^2/_5$ Deckung, und zwar theils rechts- theils linkswendige (nach einigen Beobachtungen in bestimmter Beziehung zu dem Ort ihres Ursprungs an den Verästelungen der cymösen Inflorescenz).

Sieht man von unten in die Blütenglöckchen des I. und II. Stadiums hinein, so bemerkt man zweierlei Signale für die Pollen und Nektar suchenden Insecten: in einiger Entfernung vom äusseren Rand, diesem parallel einen lebhaften rothbraunen Ring in der Höhe der Staubgefässe und, am oberen Pol der Blüte, 3—5 fensterartig durchscheinende Stellen, welche durch die (zu ihnen hinleitenden) Nerven der Sepalblätter gebildet werden und die Orte der Nektarien kennzeichnen. Der verschiedene Bau der einzelnen Sepalblätter steht zu diesen Einrichtungen in enger Beziehung. Die beiden äusseren Sepala sind eiförmig, gleichmässig abgerundet, ungefärbt, die beiden innersten (No. 4 und 5) fast stumpf dreieckig vorn etwas ausgerandet und innen mit rothbraunem Querstreifen, das dritte Sepalblatt ist unsymmetrisch, an der gedeckten (äusseren) Hälfte von der Gestalt der äusseren, an der freien inneren von der der inneren Kelchblätter und in der Regel nur auf dieser letzteren Hälfte mit braunem Querstreifen versehen (vgl. Fig. 3 b—e). In der zusammengeschlossenen Blüte bilden die $2^1/_2$ braunen Querstreifen einen geschlossenen Ring. (Erst später breitet sich die Färbung bis zum äusseren Rand und auch zur Rückseite, bei Blatt Nr. 3 auch auf die andere Hälfte aus.) Die Gestalt der einzelnen Blätter, die in den Blumenglöckchen sich zum Theil decken, bedingt es weiter, dass die Stellen im Blütengrund, an denen die Nerven der ungedeckten Blattbasis durchscheinen, verschiedene Grösse und Umgrenzung haben. Am hellsten sind die Luken zwischen Blatt No. 3 und 4, sowie zwischen 4 und 5 (Fig. 3 f), weniger hell die zwischen 1 und 5 (am hellsten nach No. 5 zu, vgl. Fig. 3 g), und am geringsten ist der Zwischenraum zwischen No. 1 und 2, sowie zwischen No. 2 und 3 (vgl. Fig. 3 h). Die Nektarien sind nun im Allgemeinen so vertheilt, dass an jeder der hellsten Luken 2 Nektarien, an der halbhellen 1 Nektarium (nach No. 5 zu) stehen, während zwischen Blatt 1 und 2, wie zwischen 2 und 3 keine Nektarien stehen.

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

Als hauptsächlichste Bestäubungsvermittler beobachtete ich in meinem Garten nur verschiedene Hummelarten (*B. muscorum*, *B. terrestris*, *B. pratorum*, *B. lapidarius*) und die Honigbiene. *Anthophora pilipes* wurde wohl durch die Concurrenz der *Pulmonaria officinalis*, die neben *Helleborus* reichlich blühte, von letzterem ferngehalten. Sie flog stets nur zu den Lungenkrautblüten, ebenso wie *Dasypoda hirtipes* und die *Bombylius*-Arten, die trotz ihres langen Rüssels durch die Richtung der Blütenglocken von *Helleborus* von dessen Besuch ausgeschlossen sind. Die Bienen tummelten sich, wie bemerkt, bei *Helleborus* an den Blütenglocken nur an den Antheren herum, wobei sie natürlich Bestäubung vollzogen, die Hummeln hielten sich mit den Beinen an den äusserenRändern der Blütenglocke und der Staminalsäule fest und zwängten dann den Kopf durch den engen Zwischenraum zwischen letzterer und dem Kelch in die Blüte, um den Nektar auszusaugen. Die grösseren, am frühesten fliegenden Hummelweibchen änderten dabei ihre Stellung dreimal (ebenso oft den Kopf aus der Blüte ziehend) den 3 Hauptluken entsprechend, während die kleineren Hummelindividuen meist zu jedem der 5 Nektarien den Kopf besonders einsenkten.

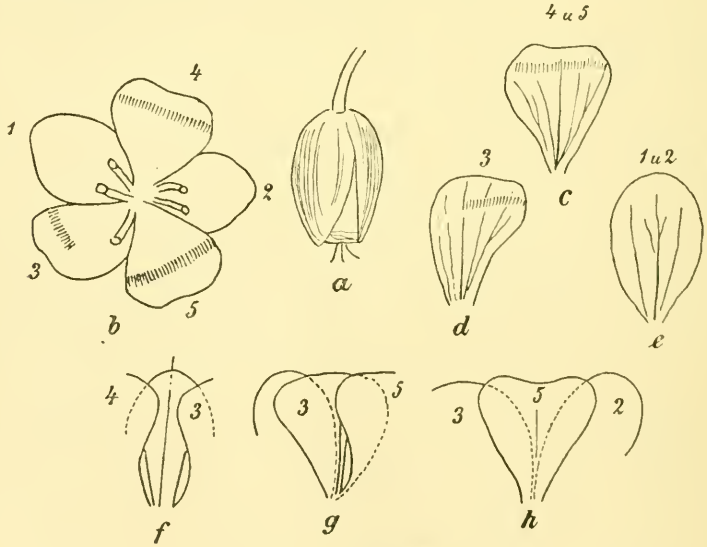

Fig. 3.

Die Ansicht Knuth's, dass Selbstbestäubung unwirksam sei, findet in einigen meiner Beobachtungen eine Stütze (doch habe ich zu dieser Frage keine hinreichenden Beobachtungen angestellt). In den vergangenen Jahren blühte der *Helleborus* viel später, als in diesem Jahr, wo ich die ersten offenen Blüten schon im December, voll entwickelten Blütenstand im Februar hatte, und da liessen auch die Insecten nicht lange auf sich warten, während sie diesmal erst spät (Bienen am 10. u. 11. März, dann

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

am 28. März, Hummeln am 18. April) kamen. Daraus liesse es sich erklären, dass in früheren Jahren nur wenige der allerersten Blüten, diesmal viele der ersten Blüten keine Früchte ansetzten.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Ein Exemplar von *Helleborus foetidus* photographirt am 26. März 1899 bei —3,8° C.

Fig. 2. Dasselbe am 27. März bei + 10° C. Die blühenden Seitensprosse, welche bogig vom Wurzelstock entspringen und sich in einiger Entfernung davon vertikal erheben, sind zum Theil durcheinander und durch den centralen, noch nicht blühenden Spross verdeckt, ein etwas später entfalteter Blütenspross erhebt sich noch dicht neben letzterem (später gleichfalls an der Basis niederliegend und sich peripherisch erhebend). Im Ganzen umgaben 7 Blütensprosse den centralen nur Blätter tragenden Spross. In Fig. 1 sind die Blätter im Gelenk herabgebogen, die Blütenaxen am Ende bogig nach unten gekrümmt, in Fig 2 (Tags darauf ist Alles wieder erhoben).

Fig. 3. Form, Zeichnung und Fensterung der Blüte von *Helleborus foetidus*.

a. Blütenglocke im I. weiblichen Stadium.

b. Dieselbe nach Zurückbiegung der Sepalblätter und Entfernung des Staminal- und Carpellträgers. Die $^2/_5$-Stellung und Zeichnung der Sepala und die Stellung der Saftmaschinen (Petala) zeigend. Die scrofulariabraune Zeichnung bildet in der Glocke gerade einen geschlossenen Ring in einiger Entfernung vom Glockenrand. Im II. männlichen Stadium erstreckt sich die Zeichnung zuletzt bis zum Rand und tritt auch aussen auf, und wenn schliesslich im III. Stadium nach der Dehiscenz sämmtlicher Staubgefässe die Blütenstiele aufgerichtet (verlängert) und die Blumen schüsselförmig geöffnet sind, dehnt sich die Zeichnung auch auf die Sepala 1 und 2 und bei 3 auf die andere Hälfte aus. Die Blüte zeigt Rechtsdrehung der Sepalblätter.

c. d. e. Verschiedengestaltigkeit der Sepala.

c. Form der Sep. 4 und 5.

d. Form des dritten Kelchblattes (links äusserer, rechts innerer Rand).

e. Form des ersten und zweiten Kelchblattes.

f. g. e. die Verschiedengestaltigkeit der Luken (Fenster) zwischen den Sepalblättern im Grund der Blüte (da wo keine Deckung der Sepala stattfindet und die Nerven besonders hell durchscheinen) mit den darin erscheinenden diaphanen Nerven.

f. Basis von Sep. 1 (begrenzt von 4 und 3), sowie von Sep. 2 (begrenzt von 5 und 4) — hellste Luken, vor denen je 2 Nektarien stehen (cf. b).

g. Basis von Sep. 3 einerseits von dem convexen Rand der Sep. 3 (ausserhalb), andererseits durch den concaven von Sep. 5 begrenzt (meist nur 2 diaphane Rippen sichtbar). Vor der Luke steht das einzelne Nektarium und zwar näher dem Rand von 5 (cf. b).

h. Basis von Sep. 4 (begrenzt von 3 und 2) und von 5 (begrenzt von 3 und 2). Da beide Begrenzungsränder convex sind, ist hier keine oder wenigstens keine besonders helle Luke vorhanden. Diese Stellen sind dementsprechend nektarienfrei.

f.—h. von einer Blüte mit Linksdrehung der Sepalblätter.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 79

Autor(en)/Author(s): Ludwig Friedrich

Artikel/Article: Weitere*) Beobachtungen zur Biologie von Helleborus foetidus. 153-159