0912
0 219
Bibliothek
M. Schwarz

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT

HERAUSGEGEBEN VON

LOTHAR GEITLER
WIEN

BAND XCVII
MIT 144 TEXTABBILDUNGEN
(MIT 166 EINZELBILDERN)

WIEN
SPRINGER-VERLAG
1950

lata, ambitu ovato-lanceolata, pinnatisecta, segmentis lateralibus utrinque ± 3, inferioribus rhachidi late oblique adnatis, superioribus basi late confluentibus ovatis vel ovato-lanceolatis, ad 6 cm longis, 3—4 cm latis, plerumque infra medium latissimis acutis, minute irregulariter sinuato-dentatis et sublobatis, dentibus interdum mucronulatis; rhachide angustissime alata. Inflorescentia ad 20 cm longa, ampla laxe racemoso-corymbosa, ramis primariis angulo fere recto patentibus iterum ramosis, 35-cephala. Capitula longe pedunculata, pedunculo 4—12 mm longo glabro flexuoso-arcuato bracteis minutis lineari-lanceolatis obsito. Involucrum 12—14 mm longum, 5—7 mm latum, conico-cylindricum, glaucescens glabrum; phylla 14—16 (—18) plerumque triseriata, extima 4—5 reliquis circiter tertia parte breviora, lanceolata, 2—2,5 mm longa, 1 mm lata, media 5—6 et intima 4—5 circiter quadruplo longiora, 11—14 mm longa, 1,4—1,8 mm lata, lineari-lanceolata, apice obtusiuscula rarius subacuta, ibique minute villoso-barbulata, omnia lineari-lanceolata integerrima. Ligulae flavae ca. 15 mm longae. Achaenia submatura 6—8-striata, compressa, oblonga, superne ± in rostrum concolor achaenio ± 5—6-plo brevius attenuata, rostro apice in discum scabridum ampliato, cum rostro 5 mm longa, vix 1 mm lata. Pappi setae albidae, scabrae, 10—12 mm longae, a disco cito solutae. — A speciebus flavifloris sectionis, *L. sonchoide* Boiss. & Bal. foliorum divisione, foliis tenuissime membranaceis, inflorescentiae ramificatione, involucri phyllis exterioribus quadruplo brevioribus nec subaequilongis, interioribus angustioribus lineari-lanceolatis, a *L. deltoidea* M. B. foliorum forma, segmentis lateralibus 1—2 late ovatis acuminatis, rhachidi late adnatis nec decurrentibus, inflorescentia polycephala, pedunculis longiusculis, capitulis 10—15- (nec 8—10-)floris, involucri phyllis externis quadruplo brevioribus, diversa. — Species nova *L. mulgedioidi* Boiss. & Kotschy floribus coeruleis insigni imprimis inflorescentiae ramificatione, involucri structura, achaeniis et pappo, foliis tenuibus magis affinis videtur sed differt foliorum forma, segmentis lateralibus 3 ovatis, involucri phyllis interioribus anguste lineari-lanceolatis, floribus luteis.

Persiae prov. Gorgan (Asterabad): Ramian, VI. 1948 (Sharif no. 218).

Geschichtliche Lebenswertung der Kastanienblüte.

Von

Otto Porsch, Wien.

(Mit 13 Textabbildungen.)

(Eingegangen am 24. Februar 1950.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung 269

I. Die männliche Blüte 271

1. Blütenstand, Geschlechtscharakter, Perianth, Androeceum ... 271
2. Nektarium 273
3. Blütenduft 274
4. Dichogamie 276

II. Die weibliche Blüte 277

1. Blütenstand, Geschlechtscharakter, Perianth 277
2. Fruchtknoten und dessen Beziehung zum Perianth 279

III. Mengenverhältnis der Geschlechter 282

IV. Insektenbesuch 283

V. Bestäubung 292

VI. Lebensgeschichtliche Wertung 293

1. Die Dreizahl im Blütenbereich 293
2. Beziehung zwischen Fruchtknoten und Perianth 294
3. Käferbesuch und Lockdüfte bei alten *Ranales* 298
4. Käferbesuch und Lockdüfte bei alten Monokotylen 303
5. Der Aminduft der *Castanea*-Blüte 305
6. Die Cupula 307
7. Geschichtliches 308

VII. Zusammenfassung 313

VIII. Schriftenverzeichnis 315

Einleitung.

Unter den heimischen Vertretern der Buchengewächse *(Fagaceae, Cupuliferae)* nimmt die Edelkastanie *(Castanea sativa* MILL.*)* durch die Eigenart von Bau und Leben ihrer Blütenstände eine auffallende

Sonderstellung ein. Sie ist der einzige ausgesprochen insektenblütige Gattungstypus der Familie.

Den Bienenzüchtern und praktischen Landwirten war seit je die Tatsache bekannt, daß die Edelkastanie Bienenhonig liefert (Schröter 1895, Geiger 1901). Honig setzt aber Blütennektar und dieser Nektarien voraus. Die Frage des nektarerzeugenden Organes blieb jedoch, wie aus der folgenden Darstellung hervorgeht, bis heute nur gänzlich unzulänglich bekannt (s. Lindman 1896). Hielten sie ja sogar der Begründer der Blumenforschung, Chr. C. Sprengel, und selbst ihr universellstes Genie, F. Delpino, noch für windblütig (Sprengel 1811 S. 7, 1934 S. 9, Delpino 1870 S. 34, 35, 1873 S. 30). Aber auch in der Erkenntnis der Art ihrer Insektenblütigkeit hinkte die Theorie der Praxis nach. Denn man erkannte nicht nur viel später als diese ihre Insektenblütigkeit, sondern hielt die Blüte auch dann noch für eine Pollenblume (Kirchner 1893 S. 105, Fritsch 1928a S. 228, 1928b S. 800). Als solche führt sie Knuth noch 1899 in seinem Handbuch an (III/2 S. 389), obwohl Lindman schon 1896 ihre Nektarausscheidung feststellte.

Ich benützte daher einen sich mir ungerufen darbietenden günstigen Anlaß, das Blumenleben der Edelkastanie vollkommen unbeschwert zu studieren[1]. Mir stand zwar zunächst nur ein einziger Baum zur Verfügung, doch war dieser für genaue Beobachtung dadurch sehr geeignet, daß er stark geneigt an einem abfallenden Wiesenhang stand. Da die unteren Äste der Krone herabhingen, konnte ich in mehr oder weniger bequemer Lage die Blumentätigkeit der Besucher unter der Stirnbandbinokularlupe ungestört beobachten.

Da mit der Drucklegung erst im vorigen Monat begonnen werden konnte, so war es mir möglich, die Ergebnisse weiterer Beobachtungen noch einzubeziehen, die ich in diesem Frühjahr an reichlich blühenden Bäumen in Kritzendorf, Schönbrunn und im Kastanienwald von Merkenstein anstellen konnte. Für weitgehendes Entgegenkommen bin ich verschiedenen Privatbesitzern in Kritzendorf, sowie Herrn Förster Grohmann in Merkenstein zu besonderem Dank verpflichtet.

---

[1] Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle der Familie Buser in Rabenstein bei Lavamünd (Kärnten) für die mir großzügig gewährte Gastfreundschaft herzlichst zu danken. Weiters bin ich Frau Dipl.-Ing. Lore Kutschera für ihre verständnisvolle Mitarbeit bei Anfertigung der Schnittserien und Zeichnungsskizzen sowie der Leitung des botanischen Institutes Wien und der botanischen Abteilung des naturhistorischen Staatsmuseums, Herrn Kollegen O. Geitler und Kustos Dr. Rechinger, für weitgehende Unterstützung bei Benützung von Literatur und Herbarmaterial verbunden. Beim Bestimmen der Insekten wurde ich in dankenswerter Weise von Herrn Major Hölzel (Klagenfurt) sowie den Spezialisten der Insektenabteilung des naturhistorischen Staatsmuseums in Wien, den Herren Beier, Holdhaus, Pittioni und Scheerpelz unterstützt.

Auf Grund früherer eigener Erfahrungen erwartete ich einen starken Anteil der Käfer am Blütenbesuch der Art. Es ergab sich daraus die Forderung, den gesamten Insektenbesuch vom Beginn bis Ende der Blütezeit qualitativ und quantitativ kritisch festzulegen. Dies zur Entschuldigung dessen, daß dem entomologischen Teil der Darstellung entsprechend Raum gewährt werden mußte.

Diese Erwartung legte auch der große Anteil der Käfer an der Blumenausbeutung alter Familien nahe, wie der Magnoliaceen, Anonaceen, Calycanthaceen, Rafflesiaceen, Hydnoraceen, Palmen, Araceen. Der Nachweis der Bestäubung südafrikanischer Cycadeen durch PEGLER, PEARSON und RATTRAY rückte die Untersuchung der *Castanea*-Blüte überdies über das Gebiet der Blütenökologie hinaus in den Bereich stammesgeschichtlicher Fragestellung, in deren Dienst auch die Wertung der Ergebnisse vorliegender Arbeit gestellt ist.

I. Die männliche Blüte.

1. Blütenstand, Geschlechtscharakter, Perianth, Androeceum.

Alle daraufhin untersuchten Blüten meiner Beobachtungsbäume in Rabenstein und Schönbrunn erwiesen sich ausnahmslos nur physiologisch als eingeschlechtlich, ihrer morphologischen Anlage nach dagegen als zwittrig. Männliche und weibliche Blüten zeigten stets deutliche Organreste des anderen Geschlechtes.

Dieser Befund als Normalzustand war für mich derart überraschend, daß ich zunächst an die Möglichkeit eines Ausnahmezustandes denken mußte. Denn die Feststellung der regelmäßig zwittrigen Anlage beider Blütenarten war zunächst so leicht, diese so auffallend und ausnahmslos, daß sie bei der weiten Verbreitung dieses wichtigen Fruchtbaumes im Schrifttum schon längst hätte entsprechend betont sein müssen[1]. Gegen einen abnormen Ausnahmezustand sprach aber die gesamte normale Lebenskraft des Baumes sowie die sorgfältige Beobachtung der Blumentätigkeit seiner Besucher. Wenn auch, wie aus dem Folgenden ersichtlich, Rudimente des anderen Geschlechtes in der Literatur mehrfach erwähnt werden, so handelt es sich ihnen zufolge fast stets um vollkommen funktionslose, verkümmerte Organe.

Die männlichen Blüten stehen bekanntlich in zahlreichen sieben- bis fünfzähligen Dichasien an aufrechten Scheinähren (Dichasienähren). Ihre mächtige Entwicklung und aufrechte Stellung unterscheidet sie

[1] So erwähnt z. B. HEGI (1909—12, S. 102) bei Beschreibung der weiblichen Blüte die nach meinen Beobachtungen stets vorhandenen Staubblätter überhaupt nicht und von der männlichen Blüte sagt er diesbezüglich bloß „nur selten mit einem verkümmerten Fruchtknoten“.

schon auf den ersten Blick von den windblütigen, leicht beweglichen Kätzchen ihrer heimischen Verwandten. Die Einzelblüte besitzt sechs stark behaarte gelblichweiße Blütenhüllblätter in zwei dreiblütigen Kreisen, nur ausnahmsweise mehr und typisch zwölf Staubblätter, seltener mehr. Die Perianthblätter zeigen in den beiden Wirteln geringe Unterschiede in Form und Größe (Abb. 1—2). Sie sind am Grund ungefähr 1 mm hoch miteinander verwachsen. Bei *Quercus ilex* bilden sie durch höhere Verwachsung geradezu einen Napf und nähern sich dadurch dem Verhalten der weiblichen *Castanea*-Blüten (Büsgen S. 128). Auch Hjelmqvist gibt in seiner jüngst erschienenen Arbeit übereinstimmend die Stellung der Blütenhüllblätter in zwei dreigliedrigen Wirteln an und weist auch auf die Unterschiede beider Kreise in Form und Größe hin (1948 S. 98, 104).

Das Festhalten an der typischen Dreizahl im Bereiche der Blütenhülle ist nicht nur für *Castanea* charakteristisch, sondern gilt, wie hier ausdrücklich betont sein mag, als Normalzustand auch für die übrigen Gattungen der Familie. Auch Hjelmqvist, der reiches Vergleichsmaterial zur Verfügung hatte, erwähnt die Dreizahl bei den anderen Gattungen der Familie, so für *Lithocarpus*, *Castanopsis*, *Chrysolepis*, *Fagus*, *Nothofagus* (1948 S. 104, 105, 82). Die gelegentlichen Überschreitungen sind angesichts der Beziehungen der Familie zu den *Polycarpicis* geschichtlich selbstverständlich.

Die Scheinähren sind in der Regel unverzweigt, doch fand ich vereinzelt gegen das Ende zu einen kurzen Seitenzweig mit normal angeordneten und gebauten Blüten. Diese in der Entwicklungsrichtung der Vermehrung des männlichen Elementes auf dem Wege zur Windblütigkeit gelegene Ausnahme verdiente auf ihre Verbreitung innerhalb der Gattung *Castanea* im weiteren Sinne eingehender statistisch untersucht zu werden.

Die kleinen Staubbeutel sind fast kugelig und am Rücken befestigt. Die Pollenkörner hängen meist in kleinen Klümpchen, wenn auch nicht sehr fest aneinander. Doch war selbst bei starker künstlicher Erschütterung der Dichasienähren nie ein Ausstäuben des Pollens zu beobachten. Wohl aber sah ich gar nicht selten an den alten Bäumen in Kritzendorf nach stürmischem Wetter ganze, dem Inhalt eines Staubbeutels entsprechende Pollenhäufchen auf den Laubblättern. Oder sollten diese rasch Pollen sammelnden Honigbienen herabgefallen sein? Auch Büsgen sagt (1911—13 S. 144): „Der Pollen stäubt nicht leicht im Wind.“ Kirchner berichtet gleichfalls von den Pollenkörnern, daß sie „häufig“ in kleinen Klümpchen aneinanderhängen. Nach ihm sind sie mit drei Längsfalten versehen, ihre Exine ist glatt und „nicht durch anhängende Öltröpfchen klebrig“ (a. a. O. 1893). Eine eingehende Untersuchung des Pollens nach den von Pohl gegebenen Methoden steht noch aus.

2. Nektarium.

Nach SCHRÖTER (1895, zit. bei BÜSGEN a. a. O.) tritt an männlichen Blüten, die unter einer feuchten Glasglocke stehen, auf einem zentralen Höcker ein schwach süßschmeckender Tropfen auf (vgl. auch GEIGER 1901 nach BÜSGEN). LINDMAN wieder spricht von einem kleinen Diskus um und zwischen den Staubblättern, der deutlicher grün ist als die übrigen Blütenteile (1896 S. 402). In seiner Abbildung eines Längsschnittes durch die Blüte ist in der Mitte des Blütengrundes bloß ein dunkler Schatten zu sehen. Auch LINDNER erwähnt, daß das Haarbüschel um den Diskus ausgeprägten Zuckergeschmack zeigt. Bei HJELMQVIST fand ich keinen Hinweis auf das Nektarium von *Castanea*. Wohl aber bildet er (a. a. O. S. 100, Fig. 37 A) eine männliche Blüte von *Lithocarpus iteaphyllus* ab, deren Mitte von einem klumpigen Gebilde eingenommen wird, das wohl nichts anderes als ein Nektarium sein kann, das durch Umbildung des Gynoeceums entstanden ist. Diese Art empfiehlt sich besonders für Untersuchung auf Nektarabsonderung und Insektenbesuch.

Die männlichen Blüten meiner Beobachtungsbäume in Rabenstein und Schönbrunn zeigten durchwegs folgenden auffallenden Tatbestand, der von allen bisherigen Angaben wesentlich abweicht. Die männliche Blüte besaß in der Regel im Blütengrunde sechs durch ihre dottergelbe Farbe auffallende, behaarte, fingerstummelartige Gebilde in zwei Dreierreihen (Abb. 2 u. 3). Mehr als sechs waren nur ausnahmsweise, und zwar bei vermehrter Staubblattzahl zu finden, manchmal durch Verwachsung scheinbar weniger.

Diese gelben Stummel sind auch seitlich dicht von Haaren umgeben, die sich ober ihnen in der Mitte der Blüte zu einem Haarschopf vereinen, der die Stummel bei bloßer Aufsicht auf die intakte Blüte verdeckt (Abb. 3). Nach Zahl, Gestalt und Stellung können sie nichts anderes als in den Dienst der Nektarerzeugung gestellte Griffelstummel sein. Diese Deutung wird durch die Tatsache bestätigt, daß auch die weibliche Blüte stets zwölf schwach entwickelte Staubblätter enthält (s. Abschn. II).

Betrachtet man eine frisch gepflückte männliche Blüte unter dem Binokularmikroskop, so stellt man sofort reichliche Ausscheidung einer klaren Flüssigkeit aus diesen Nektarien fest, die nach dem Verhalten der zahlreichen Besucher nur Nektar sein kann, was auch ihr süßer Geschmack bestätigt. Die Ausscheidung erfolgt in Gestalt zahlloser, zum Teil zusammenfließender Tröpfchen, die an und zwischen den mehrfach gekräuselten Haaren festgehalten werden, die jedenfalls einen wirksamen Kapillarapparat darstellen.

Ebenso verhielt sich aufgekochtes Blütenmaterial verschiedener Standorte aus dem Herbar des botanischen Institutes der Universität, das Frau Dr. BAUM auf meine Bitte stichprobenweise untersuchte. Dagegen zeigten

die Blüten in Kritzendorf und Merkenstein häufig bloß einen mehr oder weniger kräftig entwickelten zentralen, behaarten Höcker als Nektarium, der seiner Anlage nach wohl auch nur einen verkümmerten Gynözeum-Rest darstellt.

Angaben über Reste weiblicher Organe in Fagaceen-Blüten finden sich mehrfach in der Literatur. Immer aber ist bloß von gänzlich funktionslosen höckerigen bzw. fädlichen, stark rückgebildeten Kümmerresten die Rede, so bei *Pasania*, *Castanea*, *Quercus* (Schulz 1892 S. 309, Pax 1894a S. 49). Nach MacLeod (1894 S. [310]) findet sich in den männlichen Blüten von *Fagus silvatica* „meestal een draadvormig overblijfsel van den stamper", also ein drahtförmiger Stempelrest, was bei Knuth fehlgedruckt mit „Stengelrest" wiedergegeben wurde (II/2, 1899 S. 388). Hjelmqvist fand bei verschiedenen Gattungen unserer Familie funktionslose Andeutungen des anderen Geschlechtes, so für *Fagus* (a. a. O. S. 87), *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus* (S. 108 u. 109), *Quercus* (S. 111ff.). Doch verwendete er sie bloß im Sinne der Pseudanthiumtheorie, worin ich ihm, wie aus meiner weiteren Darstellung hervorgeht, nicht folgen kann.

Wenn es eine alte Familie gibt, bei der gerade das blütenökologische Moment neben dem vergleichend-morphologischen sich als für stammesgeschichtliche Untersuchungen besonders dankbar erweist, so sind es vor allem die Fagaceen.

3. Blütenduft.

Die ökologisch auffallendste Lebenserscheinung der männlichen Blütenstände ist ihr ausgesprochener, eindeutig aufdringlicher Geruch nach menschlichem Sperma.

Diese auffallende Eigenartigkeit des Duftes findet sich in der blütenbiologischen Literatur nirgends eindeutig ausgesprochen. Als hierbei vor allem wirksamer Stoff galten seit je Amine, besonders Trimethylamin, weshalb Kerner den Duft der *Castanea*-Blüte auch zu seinen „aminoiden Düften" rechnete (1898 II S. 180). Delpino erwähnt in seiner an Beispielen so reichen Duftliste die Edelkastanie nirgends. Er unterscheidet zwar einen eigenen „Bocks- oder Spermageruch", „odore ircino o spermatico", führt aber in der Liste ganz andere Blüten als Träger desselben an, wie *Elaeagnus*-, *Valeriana*-, *Kokosmanthus*-, *Himantoglossum*- und *Cypripedilum*-Arten. Dagegen rechnet er *Crataegus* mit ihrem starken Trimethylamingeruch nach Heringslake und *Cornus paniculata* zu Vertretern des „Käfergeruches", „odore carabico o di scarabaeo", führt sogar schon zwei Käferfamilien an, von denen die zweite, die der Scarabaeiden, verschiedene Blumenbesucher liefert. Die übrigen nach Trimethylin duftenden Rosaceen, wie *Sorbus aucuparia*, *Spiraea* und wiederum *Crataegus* sowie viele Vertreter anderer Familien als Beispiele zu seinem

„odore crategino o di spino blanco", „Weißdornduft" (1873 S. 52 bzw. 45). Der Edelkastanie, die er, wie erwähnt, für windblütig hielt, schreibt er aber trotzdem einen „Bocksgeruch" zu, der aber nach ihm interessanterweise bei allen Pflanzenarten auftreten soll, wenn Pollen in großer Menge entwickelt wird (a. a. O. S. 30). Denn echte Windblüten seien ja sonst duftlos.

Kirchner sagt von den deutlich nach Heringslake riechenden Blüten des Birnbaumes (*Pirus communis*), daß sie stark nach Maikäfern riechen (1890 S. 35). Nach LINDMAN duften die *Castanea*-Blüten stark aminoid und erinnern in ihrem Duft am meisten an den widerlich süßen Geruch von *Sorbus aucuparia*. Nach BÜSGEN (a. a. O.) erinnert der „unangenehm süßliche" *Castanea*-Duft an den „Geruch der Spermogonien der Rostpilze auf *Cirsium arvense* oder von *Euphorbia cyparissias*". Diese Beobachtung erfährt durch die weiter unten erwähnten neueren Aminuntersuchungen von KLEIN, STEINER und LÖFFLER ihre Bestätigung, die auch unter Pilzen neuerdings Trimethylamin nachwiesen. Von der amerikanischen *Castanea americana* MICHX. berichtet MEEHAN (1881 S. 352), daß ihre Blüten „very *odorous*" seien und an anderer Stelle (1880 S. 167) wird sie als „remarkably odoriferous" bezeichnet, „a fair sized bunch in a room would give fragrance to a whole room". In WILSONS botanischem Reisewerk (I. 1913 S. 40) fand ich die Angabe, daß auch die Blüten der chinesischen *Castanea Vilmoriana* einen „peculiarly unpleasant smell" besitzen.

Den Bienenzüchtern, Bauern und Ärzten ist der Spermageruch der Kastanienblüte längst bekannt und sie nennen auch das Kind bei seinem wahren Namen. Auch Schriftsteller und Dichter kennen und nennen ihn. Ich erinnere mich mit Bestimmtheit, vor Jahren einen bezüglichen Hinweis darauf in BÖLSCHES Buch über Liebe und Liebesleben in der Tierwelt gelesen zu haben. Wie mir der mir befreundete bekannte Kulturhistoriker und Heimatforscher G. GUGITZ auf meine Anfrage mitteilte, wird der Spermaduft dieser Blüte in der erotischen Dichtkunst Südfrankreichs entsprechend erwähnt.

Die Mediziner reihen den Kastanienduft in die Klasse der sog. Caprylgerüche ein, die ZWAARDEMAKER zu den sog. „Zersetzungsgerüchen" rechnet (1895 S. 235, HAGEN recte BLOCH[1] 1906 S. 13—14). Als weitere Beispiele nennen sie *Berberis*, *Thalictrum foetidum*, *Ribes nigrum*, *Geranium Robertianum* und vor allem das allbekannte *Chenopodium vulvaria*. Dieser Stoffgruppe kommt die gemeinsame Eigenschaft zu, daß sie die tierische und menschliche Sexualität stark beeinflussen.

Daß neben den Aminen am Duft der Kastanienblüte auch noch vielleicht irgendeine andere Komponente beteiligt sein könnte.

[1] Nach MERZBACH (1909, S. 94) ist „HAGEN" ein Pseudonym des bekannten Sexualforschers JWAN BLOCH (Berlin).

dafür scheint mir die Tatsache zu sprechen, daß manche Menschen in diesem Duft eine Ähnlichkeit mit Fettsäuren empfinden. So teilte mir der bekannte Staphylinidenspezialist Prof. Scheerpelz mit, daß ihn der Duft der Kastanie stark an den Geruch der Früchte von *Ceratonia siliqua* erinnere, die bekanntlich direkt nach Buttersäure riechen. Nach Hegi (1923/24 IV/3 S. 1132) enthalten die Hülsen 1,3% freie Buttersäure. Ich möchte in diesem Zusammenhang darauf aufmerksam machen, daß ich kürzlich Gelegenheit hatte, einen in Vollblüte befindlichen Blütenstand von *Cunonia capensis* im Wiener Botanischen Garten zu riechen, dessen widerlichen Geruch ich mit dem — sit venia verbo — von Schweißfüßen vergleichen möchte. Bei der nahen Verwandtschaft der Cunoniaceen mit den Saxifragaceen und Rosaceen, für die Trimethylaminduft geradezu der Blütenduft ist (s. Abschn. VI/6), ist dies vielleicht auch von stammesgeschichtlichem Interesse. Denn nach all dem bestünden zwei Möglichkeiten. Es ist entweder im *Castanea*-Duft und anderen Amindüften noch eine zweite chemische Komponente anderer Zusammensetzung vorhanden; oder verschiedene Amine, von denen ja die erwähnten neueren Untersuchungen für eine ganze Reihe solcher schon Reaktionen ergaben, sind hier zu einem Sammelduft vereinigt, dessen einzelne Aminkomponenten für unseren Geruchssinn sehr verschieden riechen. Schließlich wissen wir heute, daß bei verschiedenen Aminpflanzen mit allen möglichen „tierischen" Düften, wie den Araceen u. a., mehr als ein Amin nachgewiesen ist. Bedauerlicherweise ist meines Wissens gerade der Kastanienduft nicht näher untersucht, der in dieser Frage wohl sehr aufschlußreich sein dürfte. Bei *Berberis* wurde von Klein-Steiner i-Butylamin, bei *Mahonia* außerdem noch i-Amylamin nachgewiesen (a. a. O. S. 651).

Der „Käfergeruch" der Aminpflanzen drängt sich auch dem menschlichen Geruchsorgan auf. Die Sexualbeziehung des Duftes erklärt nicht nur die zahlenmäßige Zusammensetzung des Käferbesuches nach Art- und Individuenzahl sowie das Benehmen der Käfer an den Blüten, sondern es kommt ihr auch, wie in der Folge gezeigt wird, stammesgeschichtliches Interesse zu.

4. Dichogamie.

In der Zeitfolge des Aufblühens standen an den mir für Beobachtung zugänglichen Ästen die männlichen Blüten den weiblichen gegenüber insofern nach, als schon verschiedene weibliche Blütenstände voll entwickelt waren, als die ersten männlichen Blüten ihre ersten Staubblätter entfalteten. Im Schriftentum finden sich diesbezüglich widersprechende Angaben. Voreilen der weiblichen Blüten fand auch Büsgen. Am 26. Juni waren in der weiblichen Blütengruppe einer Dichasien-Ähre die Griffel schon entwickelt, aber die Staubblätter noch geschlossen (a. a. O. S. 114). Auch bei beiden heimischen Eichen fand Büsgen im botanischen Garten

zu Cambridge am 9. Mai die Narben reif, die Staubbeutel dagegen noch geschlossen. Dasselbe geben nach BÜSGEN auch HENSLOW, KIRCHNER und KERNER an (das. S. 114). Im Gegensatz hierzu führt HILDEBRAND *Castanea* unter den Pflanzen an, bei denen sich die männlichen vor den weiblichen Blüten entwickeln (1867 S. 26 Fußnote 1). Auch LINDMAN gibt (1896 S. 403) für unseren Baum schwache Protandrie an. Stark ausgesprochenes zeitliches Vorauseilen der männlichen vor den weiblichen Blüten berichtet auch MEEHAN für *C. americana* MICHX. (1881 S. 352; vgl. auch 1880 S. 165—167). Nach ihm blüht die amerikanische Art in zwei Pulsen, die voneinander durch eine zehntägige Zwischenzeit getrennt sind. Der erste Satz liefert nur männliche, erst der zweite neben diesen auch weibliche Blüten. Wozu die Pflanze eine derartige nutzlose Verschwendung treibt, bleibt dem Autor unverständlich. Im Laufe einer darüber geführten Diskussion (s. 1879) meint REDFIELD, es könnten im südlichen Verbreitungsgebiet der Art mehr vorgeschrittene weibliche Blüten vielleicht doch durch den Wind mit dem Pollen der früheren männlichen Blüten bestäubt werden, was aber MEEHAN unter Hinweis auf die Insektenblütigkeit der Gattung ablehnt.

Zusammenfassend kann ich sagen, daß ich an keinem meiner Beobachtungsstandorte je ein Vorauseilen der männlichen Blüten vor den weiblichen desselben Blütenstandes, sondern stets nur das Gegenteil sah.

II. Die weibliche Blüte.

1. Blütenstand, Geschlechtscharakter, Perianth.

Die weiblichen Blüten stehen zu dritt bis paarweise, nur selten einzeln in der Cupula.

Die Einzelblüte besitzt die Gestalt einer grünen, dreikantigen Flasche mit abgerundeten Kanten, deren Mündung von sechs außen stark behaarten Blütenhüllblättern umgeben ist (Abb. 4. Behaarung weggelassen). Diese stehen, wie in der männlichen Blüte, in zwei dreigliedrigen Wirteln. An sämtlichen von mir untersuchten Blüten meines Beobachtungsbaumes fand ich stets einen Kreis von zwölf „Staminodien", genauer gesagt, von zwar schwach entwickelten, aber noch deutlich aus kurzem Filament und Antheren bestehenden Staubblättern, deren Staubbeutel auch noch Pollenkörner entwickeln. Sein näherer Bau und vor allem seine Befruchtungsfähigkeit wäre noch eingehend zu untersuchen.

Von diesen Staubblättern fand ich weder bei BÜSGEN noch in der sonst so ausführlichen Blütenbeschreibung bei HEGI (a. a. O. III S. 102) irgendeinen Hinweis. LINDMAN, der sich in seiner erwähnten Mitteilung auf einen metandrischen Baum mit Zwitterblüten bezieht, teilt mit, daß die Pollenkörner dieser Staubblätter sogar auf der Narbe keimen sollen, was allein zwar noch keine Befruchtungsfähigkeit erweist. Jeden-

falls ist aber die Blüte ihrer Anlage nach in noch höherem Grade als die männliche eine Zwitterblüte.

Die Staubbeutel waren stets im Schlundbereich verborgen, nach außen unsichtbar. Nur in einem einzigen Fall erinnere ich mich, an meinem Schönbrunner-Baum eine weiblich geförderte Zwitterblüte mit hervorragenden Staubblättern gesehen zu haben, deren Staubfäden jedoch um ein Mehrfaches kürzer als sonst an den männlichen Blüten waren. Dagegen scheint dieses Verhalten bei der auf den Molukken heimischen „*Castanea*" *chrysophylla* Normalfall zu sein. Diese besitzt nach der Abbildung auf Tafel 4953 in Botan. Magazine sechs Staubblätter, die in zwei Kreisen die Basis der hier in Dreizahl vorhandenen Griffel umgeben.

Die regelmäßige Zwittrigkeit der weiblichen Blüte unserer Edelkastanie findet ihre Parallele in einer zweiten nordamerikanischen Fagacee, die auch einen stammesgeschichtlichen Zwischentypus darstellt und wiederum zeigt, welch hohes stammesgeschichtliches Interesse dem Entwicklungsherd der Fagaceen zukommt. Es ist dies die von Oerstedt als *Pasania densiflora* beschriebene „*Quercus*" *densiflora* Hook *et Arn.*, abgebildet auf Tafel 8695 in Botan. Magazine. In der Blattgestalt, allen Wesensmerkmalen der männlichen Scheinähren und Blüten ist sie unserer Edelkastanie derart ähnlich, daß man sie ohne Früchte auf den ersten Blick unbedingt für eine *Castanea* hielte. Die blattachsenständigen, steifen männlichen Ähren sind unzweideutig insektenblütig. Die zu dritt stehenden männlichen Blüten besitzen ebenso wie jene unserer Edelkastanie sechs Hüll- und zwölf Staubblätter. In der Mitte zeigen sie ebenfalls einen behaarten Gynöceum-Rest. Ihre Frucht ist dagegen eine ausgesprochene Eichelfrucht, die mit ihrer stacheligen Cupula auffallend an jene unserer Zerreiche erinnert. Die weibliche Blüte zeigt sechs Staubblätter mit „unfruchtbaren" Staubbeuteln. Alles in allem stellt diese interessante Art einen Übergangstypus zwischen *Castanea* und *Quercus* dar.

Die weiblichen Blüten besaßen an allen meinen Beobachtungs-Bäumen in der Regel sechs, ausnahmsweise auch mehr (bis neun) vollkommen freie, weit hervorragende Griffel (Abb. 4).

Im Bereiche der weiblichen Blütenorgane herrscht demnach die Dreizahl ebenso typisch vor wie in der männlichen Blüte.

Die weißen zylindrischen Griffel sind fest und starr, keineswegs „fädlich", wie es bei Hegi heißt. Sie zeigen an ihrer Spitze für das freie Auge eine „punktförmige", das kurz kegelförmige Ende krönende Narbe, der im Blühhochstand ein schleimiges, etwas süßes Tröpfchen aufsitzt (Abb. 4, 6). Büsgen bezeichnet die Griffel irrtümlich als „schmale, lange, weißliche, starre Narben mit etwas klebriger Oberfläche".

Berührt man die Griffelspitze mit der Kuppe des Fingers, so fühlt sie sich beinahe etwas stechend an. Die anatomische Untersuchung des

Narbenkegels ergab denn auch sehr dickwandige, eng anschließende Oberhautzellen (Abb. 6). Bei voller Entwicklung besteht die Narbe", richtiger die Empfängnisregion, aus einer kraterförmigen Öffnung, deren Wände und Grund mit plasmareichen Zellen ausgekleidet sind, von denen die schleimige Masse des Tröpfchens ausgeschieden wird. Dieses Tröpfchen erinnert stark an den Bestäubungs- bzw. Nektartropfen von *Ephedra campylopoda*, der in Dalmatien die flüssige Lockspeise für zahlreiche Besucher dieser Art darstellt (Porsch 1916). Nach dem Verhalten der Insekten ist dies auch hier, wenn auch nicht so regelmäßig häufig, wie bei der von mir am Standort seinerzeit beobachteten *Ephedra* der Fall (s. Bestäubung).

In diesem Zusammenhang verdient die Tatsache erwähnt zu werden, daß nach Daumann die Narbe von *M. Yulan* und *M. Soulangeana* ebenfalls ein Sekret ausscheidet, das nachweisbar Zucker enthält und von der Honigbiene aufgeleckt wird (1930 a S. 111 Fußnote 2). Dasselbe gilt für verschiedene Araceen (Daumann 1930 c).

Im Gegensatz zu den männlichen ist die weibliche Blüte für unseren Geruchssinn vollkommen duftlos.

2. Fruchtknoten und dessen Beziehung zum Perianth.

Besonderes Interesse kommt der Beziehung des Fruchtknotens zu Perianth und Achse zu.

Nach der geläufigen Darstellung der Lehr- und Handbücher, ja selbst der Spezialliteratur ist der Fruchtknoten von *Castanea* wie der übrigen Fagaceen deutlich unterständig. Die Fruchtblätter müßten demnach mit der ausgehöhlten Blütenachse seitlich vollkommen verwachsen sein.

Ein vergleichendes Studium von Längs- und Querschnittserien lieferte mir jedoch ein ganz anderes Ergebnis.

Verfolgt man das Schicksal der nach außen gänzlich freien Griffel nach unten zu, so findet man, daß diese im engen Flaschenhals plötzlich nicht nur seitlich miteinander, sondern auch außen mit der Blütenhülle vollkommen verwachsen sind (Abb. 8). Die Querschnitte zeigen bloß in der Mitte einen mehr oder weniger langgezogenen dreiteiligen Spalt, der an das Querschnittsbild durch Septalnektarien erinnert (Abb. 8, 5).

In der Höhe der „Staminodien" geführte Querschnitte zeigen den Beginn der seitlichen Verwachsung der Griffel, und zwar je nach Höhe der Schnittführung in verschiedenem Grade (Abb. 7).

Die Verwachsung der Fruchtblätter mit der Blütenhülle beschränkt sich jedoch nicht bloß auf den „Flaschenhals". Verfolgt man den anatomischen Bau der Blütenhülle weiter nach abwärts, so kommt man immer wieder zu dem Ergebnis, daß diese ohne jede seitliche Beteiligung der Achse bis zum Grunde mit dem Fruchtknoten verwachsen ist. Auch die

sich nach unten zu rasch verflachenden Filamente der sog. „Staminodien" sind sicher teilweise in diese Verbindung mit einbezogen. Was uns also äußerlich als der „unterständige" Fruchtknoten mit seiner Blütenachse erscheint, ist nichts anderes als die mit dem Fruchtknoten verwachsene Blütenhülle. An den Freihandschnitten erscheint der Blütengrund nur ganz seicht in die Achse eingesenkt. Eines ist jedenfalls klar: Die Edelkastanie besitzt zwar einen oberständigen, aber seitlich mit der Blütenhülle vollkommen verwachsenen Fruchtknoten.

In der Frage nach der Oberständigkeit des Fruchtknotens stellt die oben erwähnte „*Castanea*" *chrysophylla* eine wertvolle Bestätigung der hier vorgetragenen Auffassung dar. Denn die zitierte Abbildung zeigt einen von der Blütenhülle losgelösten, ringsum stark behaarten Stempel. Der Fruchtknoten kann demnach mit der Blütenhülle seitlich gar nicht verwachsen gewesen sein.

Die Abbildung stammt aus dem Jahre 1856! Mit dieser Abbildung war eigentlich damals schon für eine Fagacee die Oberständigkeit des Fruchtknotens unbeabsichtigt erwiesen, gleichgültig, welchen Gattungen diese wie die oben erwähnte Art derzeit zugewiesen werden[1].

Weiter nach unten geführte Schnitte ergeben einen einfächerigen Fruchtknoten mit wandständig marginal vorspringenden Samenleisten. Je mehr wir uns der fruchtbaren Region nähern, um so weiter springen in dem im Querschnitt dreieckigen Fruchtknoten die Plazenten nach innen vor. Auch in der fertilen Region bleibt der Fruchtknoten einfächerig. Er zeigt nur so viele Kammern, als sich Fruchtblätter an seiner Bildung beteiligen. Denn soweit auch hier die Plazenten nach innen vorspringen,

[1] In Camus Eichenmonografie (1936—1938) werden sie wenigstens als Arten der Gattung *Quercus* nicht erwähnt.

Abb. 1—10. *Castanea sativa* Mill.

Abb. 1—3: Männliche Blüte. — 1 Seitenansicht. 2 Aufsicht, Haare zum großen Teil entfernt, um die sechs Nektarien im Blütengrund zu zeigen. 3 Längsschnitt, eine Nektarienreihe getroffen, den Haarschopf zeigend. Abb. 4—10: Weibliche Blüte. — 4 Seitenansicht, Narbenkrater mit Schleimtröpfchen. 5 Längsschnitt; oben bloß Griffelbasen, daneben die Staminodien sichtbar, die Verwachsung des Fruchtknotens mit dem Perianth zeigend; Verwachsung reicht bis zum Blütengrund. 6 Narbenkrater mit Schleimtröpfchen. 7—10 Querschnitte: 7 im Staminodienbereich, diese getroffen, Griffel noch nicht völlig verwachsen; Leitbündelbereich im Umriß bloß angedeutet; im Zentralspalt Haarquerschnitte. 8 Schnittführung im Bereich der Griffelverwachsung; Grenze zwischen Perianth und Karpellgewebe bloß angedeutet. 9 Fruchtbare Region; Normalfall mit den sechs Kammern. 10 Sechsfächerige Fruchtknotenbasis; Grenze zwischen Blütenhülle und Fruchtblättern bloß angedeutet. Sämtliche Abb. stark vergr.

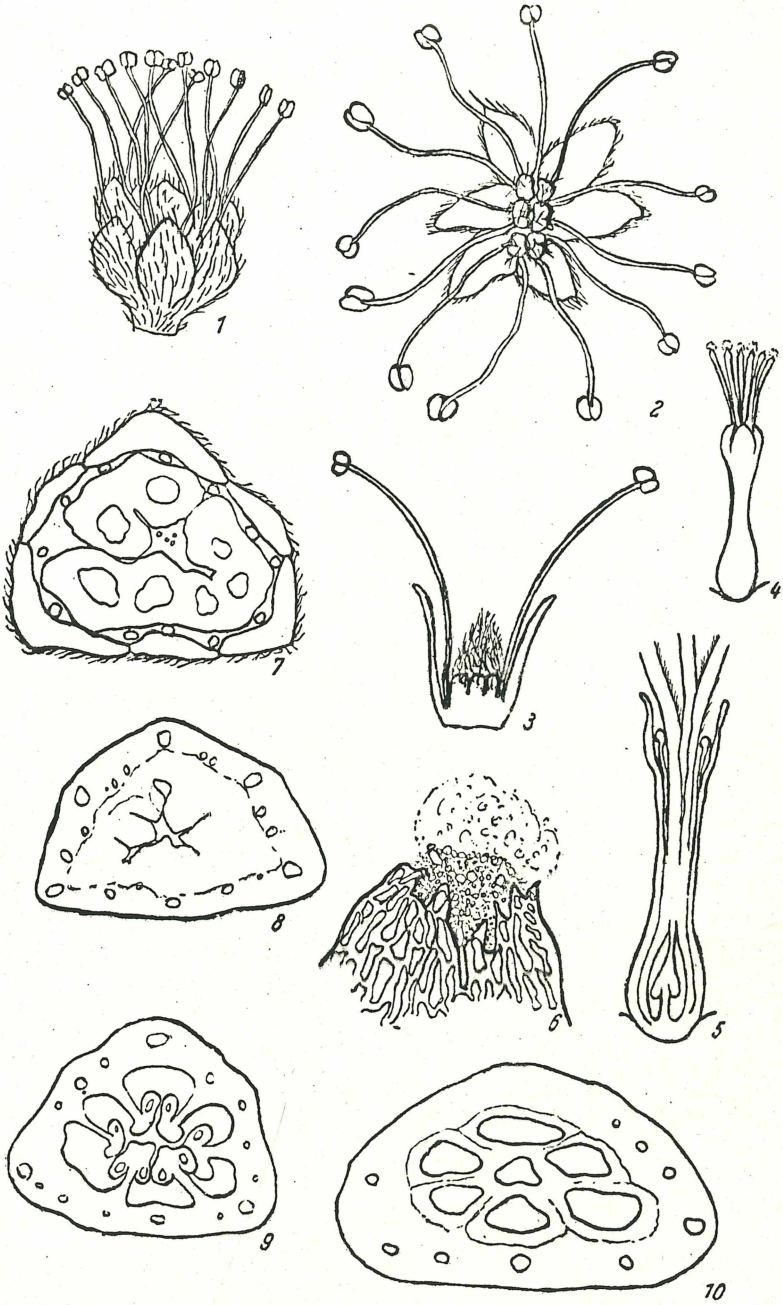

Abb. 1—10.

sie verwachsen hier nicht miteinander (Abb. 9). Die Kammern bleiben nach innen zu offen. Jede Kammer enthält zwei hängende anatrope Samenanlagen, die sogar an Freihandschnitten schon deutlich sporogenes Gewebe zeigen. Von diesen gelangt normal bloß eine einzige zur Vollreife. Nur als seltener Ausnahmefall werden noch zwei bis drei Samen weiter entwickelt, denen aber die Möglichkeit fehlt, nach außen zu gelangen, da die Frucht die Fähigkeit, sie zu entleeren, bereits verloren hat (Robertson 1904 S. 296). Erst unterhalb der fruchtbaren Region gegen den Blütengrund und im Blütengrund selbst geführte Schnitte zeigen geschlossene Fächer. Inwieweit an dieser Fächerung Sohlenbildung der peltaten Fruchtblätter im Sinne der Untersuchungen von Troll bzw. Winkler Hub., Baum beteiligt ist, oder ob zentral auch etwas Achse mitspielt, bleibt weiteren entwicklungsgeschichtlichen Studien zu entscheiden vorbehalten.

III. Mengenverhältnis der Geschlechter.

Die männlichen Blüten treten den weiblichen gegenüber in sehr beträchtlicher Überzahl auf. Diese ergibt sich schon bei annähernder Schätzung aus der Tatsache, daß in den reichblütigen männlichen Scheinähren die Einzelblüten in der Regel in siebenblütigen Dichasien stehen, die bloß an den Enden der Gesamtblütenstände oft weniger als sieben Blüten entwickeln. Bei durchschnittlich 20 bis 25 cm Länge mit 100 bis 120 Dichasien kommen demnach rund 600 bis 700 Einzelblüten auf eine männliche Dichasienähre.

Die weiblichen Blütenstände standen an meinen Beobachtungsbäumen in gemischten Scheinähren, am häufigsten paarweise, seltener zu drei oder vier oder einzeln. So enthielten von 37 beliebig herausgegriffenen gemischtblütigen Scheinähren 24 je zwei, fünf je drei, drei je vier und fünf je einen weiblichen Blütenstand. An sämtlichen Beobachtungs-Bäumen waren die männlichen Scheinähren der gemischtblütigen Blütenstände stets viel kürzer als die rein männlichen Dichasialähren.

Für die amerikanische Edelkastanie, die, wie erwähnt, in zwei Sätzen blüht, würde nach Schätzungen Meehans bei Summierung beider Blütensätze auf rund 2000 männliche bloß eine weibliche Blüte kommen.

Es wäre auch vom stammesgeschichtlichen Standpunkt aus dankenswert, in Verlängerung der bekannten Pohlschen Messungen über die Pollenerzeugung vergleichende Untersuchungen über Pollenmenge innerhalb der Fagaceen anzustellen, die ja noch heute sehr verschiedene Stufen auf dem Wege von der Insektenblütigkeit zur Tierblütigkeit beherbergen. Nur müßten diese Untersuchungen stets streng konform mit der gesamten übrigen blütenökologischen Organisationsstufe der Art gehen und auch gerade bei Übergangsformen auf den Insektenbesuch gebührend Rücksicht nehmen. Daraus ließe sich auf das relative Alter der ökologischen

Organisationsstufe schließen lassen. Einen hoffnungsvollen Anfangsschritt verdanken wir auf diesem Gebiet HJELMQVIST, der innerhalb der Fagaceae sehr interessante Unterschiede der einzelnen Gattungen in Größe der Antheren und Pollenkörner sowie Zahl der Pollenkörner feststellte, die, wie der Verfasser richtig bemerkt, „to a great extent certainly depend upon a transition from insect- to wind-pollination" (1948 S. 103). Doch ist die Zahl der untersuchten Arten im Verhältnis zur Artenzahl der Familie und ihrer reichen Gliederung viel zu gering und auch auf die übrigen blütenökologisch wichtigen Tatsachen nicht Rücksicht genommen. Hier müssen der vergleichende Morphologe, Blütenökologe, Anatom und Stammesgeschichtler zusammenarbeiten, um diese lebensgeschichtlich noch so wenig erforschte, hochinteressante Familie phylogenetisch-ökologisch geistig zu erschließen.

IV. Der Insektenbesuch.

Als Besucher beobachtete KIRCHNER (a. a. O.) pollensammelnde Honigbienen, Fliegen und kleine Käfer, LOEW gibt (1894 S. 396) bloß eine Käferart (*Cteniopus sulfureus* = *Cistela sulfurea* L.), LINDMAN (1896) pollensammelnde Honigbienen und Hummeln, Schwebfliegen, ja selbst Hemipteren, FRITSCH (1928a S. 228) eine Rosenkäferart (*Cetonia* s. l.) und den häufigen blütenbesuchenden Canthariden *Rhagonycha fulva* an (1928b S. 800).

Dies sind die spärlichen Mitteilungen, die ich in der blütenbiologischen Literatur über den Insektenbesuch der Kastanienblüte vorfand.

Ich gebe zunächst die Liste der von mir beobachteten Besucher wieder und füge dieser die mir aus der entomologischen Literatur bekanntgewordenen weiteren Blütengäste der Edelkastanie bei.

Meine Liste gibt nur den Tatbestand der für mich erreichbaren Äste meiner Beobachtungsbäume wieder, ist daher naturgemäß bloß eine gute Durchschnitts- bzw. Mindestliste. Trotz alledem gibt sie ein klares Bild der großen Anziehungskraft des blühenden Baumes auf die Insektenwelt im allgemeinen und die Käfer im besonderen.

Besucherliste[1].

(Blühhochstand in Rabenstein bei Lavamünd [Kärnten] vom 23. Juni bis 13. Juli 1949.)

I. Rhynchota.

1. Capsidae.

1. *Deraeocoris segusinus Müll.* (Kritzendorf),
2. *Orthotylus marginalis*, Reut. (Kritzendorf),
3. *Homodemus. M-flavum*, Göze (Merkenstein).

[1] In die Liste wurden nur jene Insekten eingetragen, deren Tätigkeit an den Blüten unter der Binokularlupe zu verfolgen war. Es fehlen darin neben

II. Panorpata.

2. *Panorpidae.*

4. *Panorpa communis.*

III. Lepidoptera.

3. *Nymphalidae.*

5. *Coenonympha arcania,*
6. *Argynnis aglaja,*
7. „ *paphia,*
8. *Grapta C-album,*
9. *Araschnia prorsa,*
10. *Epinephele janira.*

IV. Diptera.

4. *Bombylidae.*

11. *Chrysops coecutiens.*

5. *Empidae.*

12. *Xanthempis univittata Lw.*

6. *Syrphidae.*

13. *Chilosia antiqua,*
14. *Platychirus* spec.,
15. *Melanostoma mellinum,*
16. *Epistrophe balteata,*
17. *Lasiopticus pyrastri,*
18. *Volucella pellucida,*
19. „ *bombylans,*
20. „ *zonaria,*
21. *Eristalomyia tenax,*
22. *Eristalis arbustorum,*
23. „ *nemorum,*
24. *Myiatropa florea,*
25. *Syritta pipiens,*
26. *Sphaerophoria* spec.

7. *Muscidae.*

27. *Spilogaster* spec.
28. *Calliphora erythrocephala,*
29. „ *vomitoria,*

---

einigen Anthomyinen vor allem jene kleinen Springzykaden, die sich an den Staubbeuteln der männlichen Blüten manchmal zu schaffen machten. Bei bekannten, häufigen Arten, über die kaum ein Zweifel bestehen kann, habe ich auf Angabe der Autoren verzichtet. Käfer-Nomenklatur nach Reitter.

30. *Lucilia caesar*,
31. „ *nobilis*,
32. *Pollenia rudis*,
33. „ *atramentaria*.

8. Anthomyidae.

34. *Anthomyia* s. l. spec.

9. Larvaevoridae.

35. *Macquartia chalybaea*,
36. *Dexia carinifrons*.

10. Sarcophagidae.

37. *Sarcophaga carnaria*.

V. Coleoptera.

11. Cantharidae.

38. *Rhagonycha fulva*,
39. *Cantharis livida*,
40. *Malthodes mysticus*,
41. *Dasytes plumbeus*.

12. Cleridae.

42. *Trichodes apiarius*,
43. *Corynetes coeruleus*.

13. Mordellidae.

44. *Mordella aculeata*,
45. „ *fasciata*,
46. *Mordellistena neuwaldeggiana*,
47. „ *abdominalis*,
48. *Anaspis pulicaria*,
49. „ *frontalis*.

14. Elateridae.

50. *Brachylacon murinus*,
51. *Corymbites holosericeus*,
52. *Pheletes lythrodes*,
53. *Athous longicollis*,
54. *Agriotes ustulatus*.

15. Dermestidae.

55. *Attagenus Schäfferi*,
56. *Anthrenus scrophulariae*.

16. Cryptophagidae.

57. *Cryptophagus pubescens*.

17. *Coccinellidae.*

58. *Cynegetis impunctata,*
59. *Coccinella 7-punctata,*
60. „ *10-punctata var. 10-pustulata.*

18. *Scarabaeidae.*

61. *Phyllopertha horticola,*
62. *Hoplia farinosa,*
63. *Cetonia aurata,*
64. *Potosia cuprea,*
65. *Oxythyrea funesta.*

19. *Cerambycidae.*

66. *Harpium mordax,*
67. *Gaurotes virginea,*
68. *Cortodera femorata,*
69. *Alosterna tabacicolor,*
70. *Leptura livida,*
71. „ *cerambyciformis,*
72. „ *erratica* (Kritzendorf),
73. „ *sanguinolenta* (Kritzendorf),
74. *Strangalia septempunctata,*
75. „ *maculata,*
76. „ *bifasciata* (Kritzendorf),
77. „ *pubescens var. auriflua* Redt. (Kritzendorf),
78. *Typocerus attenuatus,*
79. *Obrium brunneum,*
80. *Clytus arietis,*
81. *Clytanthus figuratus* (Kritzendorf).

20. *Chrysomelidae.*

82. *Orsodacne cerasi,*
83. *Cryptocephalus bipunctatus,*
84. *Luperus flavipes* (Kritzendorf).

21. *Oedemeridae.*

85. *Oedemera podagrariae* (Kritzendorf).

22. *Nitidulidae.*

86. *Meligethes viridescens,*
87. „ *coracinus.*

23. *Curculionidae.*

88. *Oxystoma craccae,*
89. *Attelabus nitens.*
90. *Phyllobius argentatus.*

VI. Hymenoptera.

24. *Tenthredinidae.*

91. *Arge cyanocrocea.*

25. *Vespidae.*

92. *Odynerus spec.*

26. *Apidae.*

93. *Prosopis confusa,*
94. „ *eurygaster,*
95. „ *annularis,*
96. *Halictus calceatus,*
97. „ *albipes,*
98. „ *major,*
99. „ *laticeps,*
100. *Andrena minutula K.*
101. *Apis mellifera,*
102. *Sphecodes divisus,*
103. *Biastes brevicornis.*

Die Liste umfaßt 103 Insektenarten aus 80 Gattungen, 26 Familien und 6 Ordnungen. Die Käfer sind darin allein mit 53 Arten aus 42 Gattungen und 13 Familien, demnach mit 51,4 Art-Prozenten vertreten. Vergegenwärtigt man sich die weite Verbreitung der Edelkastanie (nach HEGI a. a. O. erstreckt sie sich über das Mittelmeergebiet und Kleinasien bis in die Kaukasusländer), so läßt sich der Umfang des Gesamtkreises ihrer Blütenausbeuter und deren Vielgestaltigkeit auch nicht annähernd abschätzen.

Einen kleinen Vorgeschmack bloß für die Bozener Gegend gibt eine lakonische Aufzählung alles dessen, was GREDLER an unserem Baum in dieser Gegend beobachten konnte. Sein nur wenige Seiten umfassender, populär-belletristischer Artikel verzichtet zwar von vornherein auf jede wissenschaftliche Fragestellung. Trotz alledem hat er durch ihn der Blütenbiologie einen dankenswerten Dienst erwiesen. Denn er gibt wenigstens wissenschaftliche Art- oder Gattungsnamen, deren Verläßlichkeit durch seine anerkannte Formenkenntnis gewährleistet ist. Den Hinweis auf seine Aufzählung verdanken wir einer Bemerkung von FRITSCH (1928 a S. 228), der durch den inzwischen verstorbenen Grazer Zoologen MEIXNER auf ihn aufmerksam gemacht wurde. FRITSCH konnte in den Inhalt des Artikels nicht Einblick nehmen. Da er in den Schriften eines schwer zugänglichen Provinzvereines erschien und in der botanischen Literatur unbekannt geblieben zu sein scheint, so gebe ich seine Liste im folgenden wieder. Sie enthält die folgenden 37 Arten aus 24[1] Gattungen und 13 Familien:

[1] *Rhagonycha* heute allgemein als Gattung aufgefaßt.

Coleoptera: Anthobium spec. *(Staphylinidae); Trichius fasciatus, Gnorimus nobilis, Melolontha hippocastani, Potosia affinis, P. morio (Scarabaeidae); Brachylacon murinus, Agriotes pilosus, Cardiophorus nigerrimus, Cryptohypnus minutissimus (= Quasimus* m.*) (Elateridae); Cantharis humeralis (= C. discoidea), C. albomarginata, C. fulva (= Rhagonycha* f.*), C. fuscicornis (= Rhagonycha lutea), Malthinus flaveolus, Malthodes* spec., *Dasytes (Cantharidae): Cistela luperus (Gonodera l.), Cteniopus sulfureus (Alleculidae); Mordella fasciata, M. aculeata, Mordellistena* spec., *Anaspis varians, A. thoracica (Mordellidae); Notoxus brachycerus, N. trifasciatus (= N. cornutus) (Anthicidae); Xanthochroa carniolica, Oedemera flavipes, Oe. podagrariae, Oe. annulata, Anoncodes rufiventris (Oedemeridae); Hammticherus cerdo (= Cerambyx* c.*) (Cerambycidae), Bruchus viciae (= Laria v.) (Lariidae).*

Lepidoptera: *Libythea celtis (Nymphalidae); Zygaena transalpina, Z. medicaginis (Zygaenidae), Synthomis phegea (Syntomitidae).*

Bei Reitter fand ich bloß die südliche *Potosia affinis (Scarabaeidae)* in Tirol häufiger als Besucher der blühenden Edelkastanie angegeben (II 1909 S. 345).

Calwer-Schaufuss führen folgende Arten als Besucher der blühenden Edelkastanie an: *Hoplia philanthus, Potosia affinis (Scarabaeidae); Procraerus tibialis, Hypnoidus minutissimus (= Quasius* m.*) (Elateridae); Rhagonycha lutea (Cantharidae); Anisochya fuscula (Melandryidae); Gonodera metallica, Prionychus ater (Alleculidae); Oedemera annulata, Xanthochroa carniolica (Oedemeridae)* (Calwer-Schaufuss II 1916 S. 1323, 1345, I 1916 S. 652, 645, I S. 371, II S. 774, II S. 784, 783, 737, 731).

Diese Hinweise ergeben eine Bereicherung meiner Beobachtungsliste um weitere 32 Arten aus 17 Gattungen und 6 Familien, so daß die Gesamtsumme der mir bisher bekanntgewordenen Blütenbesucher der Edelkastanie derzeit schon 135 Arten aus 87 Gattungen und 34 Insektenfamilien umfaßt. Diese setzt sich aus folgenden sechs Ordnungen zusammen:

I. Rhynchota....	3 Arten		Gesamtzahl 135 Arten
II. Panorpata.....	1 Art		
III. Lepidoptera ...	10 Arten		
IV. Diptera	27 „		
V. Coleoptera ..	81 „		
VI. Hymenoptera..	13 „	(darunter zehn kurzrüsselige Bienen!)	

Schon diese rein artstatistische Übersicht mit ihren bedeutenden methodischen Fehlerquellen (s. Porsch 1922 S. 500—514) ergibt einen 60%igen Anteil der Käfer am Blütenbesuch der Edelkastanie. Den vollen Einblick in die wahre Größe ihres Anteiles an dem Blüten-

besuch bzw. -ausbeutung geben hier nur Individualbeobachtung und Statistik. Ich sage hier ausdrücklich Blütenbesuch bzw. -ausbeutung, denn eine einzige, den Blütenstand auf Pollen oder Nektar verwertende Honigbiene leistet für Pollenaufnahme und -abgabe mehr als ein Mehrfaches an Käfern. In stammesgeschichtlicher Beziehung ist aber umgekehrt gerade der überragende Anteil von Käfern der verschiedensten Familien der aufschlußreichste Charakterzug, der, wie später gezeigt wird, um so mehr an Beweiskraft gewinnt, je weiter wir nach anderen alten Blumentypen Umschau halten, in deren Bestäubungsleben die Käfer und nur diese eine entscheidende Rolle spielen.

In der geschichtlichen Entwicklung der *Castanea*-Blüte hat der alte, blütenökologisch primitive Insektentypus der Käfer eine entscheidende Rolle gespielt und liefert auch heute noch die zahlreichsten und verschiedenwertigsten Vertreter.

Daß die stammesgeschichtlich viel jüngere Honigbiene, kurzrüsselige Bienen und blumenbesuchende Fliegen sich den Pollen und Nektar der *Castanea*-Blüte zunutze machen, ist bei der leichten Zugänglichkeit derselben selbstverständlich. Dabei ist in meinem Falle noch mitzuberücksichtigen, daß mein Beobachtungsbaum in Rabenstein nicht frei, sondern zwischen Waldrand und einem Haus stand, und gleichzeitig noch als Hauptkonkurrent der Geißbart *(Aruncus silvester)* blühte. Dieser bildete um so mehr einen Sammelplatz aller blumenbesuchenden Käfer der Gegend, als er nicht nur in der unmittelbar nahen Waldschlucht in großer Menge auftrat, sondern schon lange vor der Edelkastanie zu blühen begonnen hatte. Dabei war er zur Zeit des Blühhochstandes der Edelkastanie schon in seiner letzten Blühperiode. Auch meine übrigen Beobachtungsstandorte lagen durchwegs im Kulturbereich menschlicher Siedelung.

Die Beobachtung des Insektenbesuches von *Aruncus*, dieser zweiten ausgesprochenen Käferblume unserer Flora war für mich auch deshalb sehr lehrreich, weil ich an ihren Blüten eine größere Zahl blumenbesuchender Käferarten feststellte, die mir an den mir zugänglichen Ästen meines Beobachtungsbaumes nicht zu Gesicht kamen, in seinen höher gelegenen, zum Teil üppigeren, mir unerreichbaren Blütenständen aber sicher wenigstens z. T. zu finden gewesen wären, da sie ja in der GREDLERschen Liste der *Castanea*-Besucher aufscheinen. Um diese Arten wäre meine Besucherliste noch vermehrt gewesen, und sie erweist sich jedenfalls auch dadurch als eine Mindestliste meines Beobachtungsbaumes.

Wenn man wochenlang Gelegenheit hatte, die Tätigkeit all der vielen Käferarten unter Lupenbeobachtung in Ruhe zu belauschen, dann drängt sich einem immer wieder der riesengroße Unterschied ihrer Tätigkeit an den Blüten gegenüber jener höherwertiger Blütenausbeuter auf. Von der Honigbiene ganz zu schweigen, benehmen sich selbst die tief-

stehenden kurzrüsseligen *Prosopis*- und *Halictus*-Arten, die Masken- und Furchenbienen, an den Blüten ganz anders als selbst die höchststehenden heimischen Blumenkäfer, die Lepturiden. Selbst den genannten kurzrüsseligen Bienen gegenüber scheinen sie noch als wahre Müßiggänger und sehr plumpe Blütengäste, obwohl sie die flugtüchtigsten und auch sonst beweglichsten heimischen Blumenkäfer sind.

Der Duft scheint auf die Käfer stark sexuell zu wirken. Denn in den vielen und oft langen Pausen ihrer Nahrungssuche sind sie stets in unruhiger Bewegung auf der Suche nach den Weibchen begriffen, wobei ihnen alle Blütenorgane nur Bewegungshindernisse zu sein scheinen. Die meisten Arten sieht man auf den Blütenständen immer wieder in Paarung begriffen, wie vor allen *Hoplia farinosa*, *Strangalia maculata*, *Str. septempunctata*, *Leptura livida*, *L. cerambyciformis*, *L. erratica*, *Typocerus attenuatus*, *Dasytes plumbeus*. Dabei tragen die Weibchen, mit dem Männchen verbunden, diese während ihrer Nahrungssuche auf den Rücken, indem sie dabei gelegentlich Pollen fressen oder Nektar lecken und ruhen wieder von Zeit zu Zeit aus. Bei den plumpen großleibigen Arten, wie den *Hoplia*-, *Cetonia*-, *Potosia*-Arten, drängt sich gerade dem erfahrenen Beobachter von Blumeninsekten immer wieder — sit venia verbo! — das Bild des Elefanten auf dem Blumenbeet auf. Dies alles mußte hier gesagt werden, um damit immer wieder zu betonen, daß hier der Rest einer alten Lebensgemeinschaft zwischen einer noch ursprünglichen Blüte und einem ebensolchen Typus von Blumeninsekten vorliegt.

Daß gerade dem Trimethylaminduft mit seinen verschiedenen Varianten, wie Käfer-, Häringslaken-, Bittermandelöl-, Sperma-Duft usw., besondere Bedeutung bei der Anlockung der Käfer so verschiedener Verwandtschaft zukommt, wird dadurch bekräftigt, daß er bei Blüten verschiedener systematischer Stellung immer wiederkehrt, die von Käfern bevorzugt werden, so unter den Berberidaceen bei *Berberis*, *Mahonia*, den Rosaceen bei *Physocarpus*, *Spiraea*, *Aruncus*, *Sorbus*, *Pirus*, *Amelanchier*, *Crataegus*, *Rubus*, *Filipendula*, *Rosa lutea*, *Sorbaria*, *Prunus*-, *Chaenomeles*-Arten, unter den Caprifoliaceen bei *Viburnum*, *Sambucus*, den Cornaceen bei *Cornus sanguinea*, den Oleaceen bei *Ornus*. Doch tritt er bei verschiedenen Gattungen in verschiedenen Abstufungen bzw. verschiedener Mischung auf, einerseits zu Honig-, Bittermandelöl-, anderseits zu schwachem Sperma-Duft hinneigend. Schwachen Sperma-Duft fand ich gelegentlich bei *Aruncus silvester* und *Cornus sanguinea*, besonders gegen Ende der Blütezeit. Bei *Pirus* und *Crataegus* herrscht dagegen der Geruch nach Häringslake oder Käfergeruch vor. Ein so ausgesprochener aufdringlicher Spermageruch, wie jener der Edelkastanienblüten, ist mir aber sonst unbekannt.

Die einzelnen Besucher waren mit Pollenfressen, Nektarlecken oder Pollensammeln beschäftigt. Letzteres gilt nur für die Bienen. Auf-

fallend war, daß ich niemals Gelegenheit hatte, die typischen Blumenkäfer beim Abweiden von Blütenhüll- oder Staubblättern zu beobachten. Wo dies scheinbar der Fall war, handelte es sich, wie die Lupenbeobachtung ergab, um Abfressen von Pollenkörnern, von Blumenblättern, Staubblättern, Blütenstandsachsen, selbst von Griffeln. Kurz vorher hatte ich in der Umgebung Wiens Gelegenheit, den gemeinen Rosenkäfer *(Cetonia aurata)* bei seiner Tätigkeit an den Blüten von *Cornus sanguinea* zu beobachten und festzustellen, daß er hier niemals Blütenorgane schädigte. Dagegen gilt *Phyllopertha horticola* mit Recht als Blütenschädling.

Es fällt mir nicht ein, diese Beobachtungen auch nur für den Rosenkäfer verallgemeinern zu wollen, möchte aber gerade auf diesen Fall als lehrreiches Beispiel hinweisen, das uns zeigt, wie wichtig es ist, gerade bei blumenbesuchenden Käfern streng zu unterscheiden. Nach den Angaben eines so gewiegten, gründlichen und kenntnisreichen Beobachters, wie HERMANN MÜLLER, müßte man unseren Rosenkäfer unbedingt für einen Blumenverwüster halten. Denn in seinen beiden klassischen Hauptwerken betont selbst H. MÜLLER immer wieder die Blumenschädlichkeit dieses Käfers (1873 S. 135, 203, 204, 205, 212, 365, 1880, vgl. Besucherliste S. 571). An einer einzigen Stelle, bei *Berberis vulgaris* dagegen sagt er von ihm: „Immer mit dem Munde in den Blüten, deren Teile unverletzt; sie scheint sich also hier mit dem Lecken des Honigs zu begnügen" (1880 S. 142). Dieser Hinweis soll vor allem zu genauer Lupenbeobachtung anregen. Denn ich weiß aus eigener Erfahrung, wie oft ich selbst ohne Lupe das Abweiden von Pollenkörnern von Blumenblättern oder anderen Organen für Abfressen oder Benagen dieser Organe hielt. Darin liegt gerade der Wert genauer Lupenbeobachtung des Käferbesuches, daß wir bei diesen primitiven Blumenausbeutern noch alle denkbaren Entwicklungsstufen der Blumenausbeutung vorfinden. Darin liegt auch die stammesgeschichtliche Bedeutung kritischer Beobachtung des Käferbesuches.

Das starke Vorherrschen des Käferbesuches an Blüten heimischer Gattungen von Käferblumen kehrt wieder, wenn wir außereuropäische Arten der genannten Gattungen auf ihren Insektenbesuch hin prüfen. Immer wieder finden sich in den Besucherlisten dieselben Käferfamilien, zum Teil sogar mit denselben oder nahe verwandten Gattungen, deren Verschiedenheit sich im Einzelfall aus der jeweiligen Fauna des Beobachtungsgebietes ergibt. In dieser Hinsicht sind die von ROBERTSON in Nordamerika gemachten Beobachtungen, die LOEW im 3. Band des KNUTHschen Handbuches zusammengestellt hat, besonders aufschlußreich. Man vergleiche besonders die Gattungen *Aruncus* (hier unter *Spiraea* angeführt mit 30 Käferarten (a. a. O. III/1 S. 334, Besucherliste III/2 S. 366 bis 371), *Cornus*, *C. paniculata* mit acht Käfer-Arten III/1 S. 569, *Viburnum*, *V. pubescens* mit achtzehn Käferarten III/2

S. 189, *Crataegus*, drei Arten mit zehn Käferbesuchen). Daß sich bei dem großen Besucherkreis von *Castanea* selbst an den wenigen Beobachtungs-Bäumen eines verhältnismäßig so kleinen Gebietes faunistisch bedingte Unterschiede bemerkbar machten, verdient immerhin Erwähnung. So war in Rabenstein *Leptura cerambyciformis* einer der häufigsten Besucher, in Kritzendorf dagegen nicht zu sehen, wurde aber hier durch die ihr nahe verwandte *L. erratica* in gleicher Häufigkeit vertreten, die in Rabenstein fehlte. In Kritzendorf war *Oedemera podagrariae* in beiden Geschlechtern wohl der häufigste Besucher unter den Käfern, fehlte dagegen wieder in Rabenstein.

Alle die vielen Käferarten, die an Blüten mit Trimethylaminduft sich regelmäßig einfinden, sich hier sehr wohl, ja in dieser Atmosphäre geradezu in ihrem Element zu fühlen scheinen, gehören sehr verschiedenen Familien und Gattungen an. Es sind alte primitive Typen ebenso vertreten wie höchstwertige Blumenkäfer der jeweiligen Gebiete. Was sie hier alle zusammenführt, sind, allgemein gesagt, die Amindüfte und neben diesen die ursprünglich oder abgeleitet ökologisch primitive Blütenorganisation mit ihrer leicht zugänglichen Lockspeise.

V. Bestäubung.

So sehr auch bei der art- und individuenreichen Beteiligung der Besucher für Pollenaufnahme durch die verschiedensten Organe ihres Körpers gesorgt ist, so wenig ist geregelte Übertragung des Blütenstaubes auf die Narbe gesichert. Die Zuckerausscheidung im Schleimtröpfchen ist eigentlich der einzige Normalweg, auf dem Bestäubung verläßlich übermittelt wird. Und auch diese Lösung bleibt zum Großteil dem Zufall überlassen, der aber auch noch ohne Wind ausreicht. Käfer wie Fliegen und kurzrüsselige Bienen lecken gelegentlich am Zuckertröpfchen und bestäuben dabei die Narbe. Aber das Hauptinteresse aller Besucher, mögen sie Nektar lecken, Pollen fressen oder sammeln, gilt ja doch den männlichen Blüten. Der Gefahr dieses Primitivzustandes der Bestäubungssicherung wird dadurch begegnet, daß ein einziges befruchtungsfähiges Pollenkorn genügt, um die Entwicklung des Keimes der einsamigen Schließfrucht zu sichern.

Heute, da die Honigbiene zum Haustier des Menschen wurde, ist sie praktisch der Bestäuber, obwohl auch ihre Pollenübertragung in ihrer sonst so hochstehend geregelten Art der Blütenausbeutung hier bloß Zufallsbestäubung ist, entweder bei einem flüchtigen An- oder Abflug auf dem Wege des raschen Pollensammelns oder Nektarsaugens. In der Geschichte der *Castanea*-Blüte hat die Honigbiene keine Rolle gespielt. Denn die *Castanea*-Blüte war schon in der Kreidezeit in mehreren Arten entwickelt, da es noch keine Bienen gab, die erst im Tertiär zu höherer Entwicklung kamen. Die primitiven Ausbeuter der Kastanienblüte im Zeitalter ihrer Entstehung waren Käfer und die Blumenkäfer, die sie

heute besuchen, sind noch sprechende Zeugen ihrer ältesten Besucher aus grauer Vorzeit. In Bau, Leben und Geschichte ist die Edelkastanie eine alte Käferblume auf dem Wege zur Windblüte.

VI. Lebensgeschichtliche Wertung.

Der nunmehr gesicherte Tatbestand von Bau und Besuch der *Castanea*-Blüte drängt zur Frage: „Wo finden sich Anklänge an eine Vereinigung gleichsinniger Verhältnisse bei anderen Dikotylen?

Die drei wichtigsten Tatsachen, deren Vereinigung uns den Weg zur Einsicht in die stammesgeschichtlichen Anschlüsse der Gattung weist, sind: 1. die Dreizahl im Blütenbereich, 2. die seitliche Verwachsung des Fruchtknotens mit der Blütenhülle, 3. der typen- und zahlenmäßig hohe Anteil von Käfern am Blütenbesuch.

Nach ihrer weltweiten Verbreitung in den Tropen erweisen sich die Fagaceen als unzweideutig alte Familie. Ihre Verbreitung reicht von Japan, China über den Himalaja, Ost-, Zentral-, Westasien, Mediterrangebiet, Mitteleuropa mit *Nothofagus* bis ins antarktische Südamerika (Chile), Neuseeland, Südaustralien, mit *Castanopsis*, *Eucastanea*, *Eupasania* bis Kalifornien, Nordamerika (Prantl 1894 S. 52). Fossil ist *Castanea* bereits aus der Kreide bekannt (Prantl S. 55). Auf der Suche nach stammesgeschichtlichen Anschlüssen haben wir demnach vor allem unter den tropischen Holzgewächsen hohen Alters und unter diesen wieder in jenen Formenkreisen Umschau zu halten, die im Bereiche der Blütenorgane ganz oder teilweise schon die wirtelige Stellung erreicht haben. Und dies alles gilt vor allem für die große Entwicklungslinie der *Polycarpicae (Ranales)* — *Rosales*.

1. Die Dreizahl im Blütenbereich.

Die Dreizahl der Blütenorgane kehrt im Kreis der *Polycarpicae (Ranales)* nicht nur immer wieder, sondern sie stellt für ganze Familien dieses Kreises geradezu den typischen Normalfall dar. Sie tritt aber auch noch als altes Erbstück bei den *Rosales* auf.

Im Bereich der *Polycarpicae* findet sich die Dreizahl von Blütenorganen bei folgenden Familien: *Magnoliaceae*, *Lactoridaceae*, *Anonaceae*, *Myzodendraceae*, *Myristicaceae*, *Canellaceae*, *Aristolochiaceae*, *Balanophoraceae*, *Hydnoraceae*, *Lauraceae*, *Menispermaceae*, *Hernandiaceae*, *Lardizabalaceae*, *Ranunculaceae*, *Berberidaceae*, *Nymphaeaceae*.

So besteht bei den als Magnolieen zusammengefaßten Gattungen der Magnoliaceen die Blütenhülle bei *Talauma*, *Michelia* typisch aus dreizähligen Wirteln, *Liriodendron* weist sogar schon innerhalb der Blütenhülle eine beginnende Zweiteilung in „Kelch“ und „Krone“ auf (Prantl 1894 S. 16 bis 17). Die Lactoridaceen, Anonaceen, Myzodendraceen, Aristolochiaceen, Lauraceen, Lardizabalaceen und Berberidaceen sind ihrem

Blütentypus nach typisch dreizählig, bei den übrigen tritt Dreizahl noch mit anderen Zahlen auf.

Selbst bei den Rosaceen, für die die Fünfzahl das typische Verhalten darstellt, kehrt die Dreizahl noch bei verschiedenen Vertretern wieder. So zeigt die monotype brasilianische Gattung *Euphronia* eine dreifächerige Kapsel, die ebenso monotype mongolische Gattung *Potaninia* die Dreizahl in Außenkelch, Kelch, Krone und Staubblattkreis (Focke 1894 S. 18, 36), *Cliffortia* im Kelch (das. S. 46), *Aruncus* in der Zahl der Fruchtblätter, ebenso *Sorbus domestica* regelmäßig, *S. aucuparia* und *Crataegus oxyacantha* meist (Wettstein, Handbuch 1935, S. 768 Fig. 3, Hegi, Fl. Mitteleur. IV 2, 709), *Filipendula hexapetala* trägt ihren Artnamen danach usw.

In den alten Familien der Nymphaeaceen und Ranunculaceen findet sich Dreizahl im Blütenbereich bei *Cabomba*, Arten von *Eranthis*, *Isopyrum*, *Anemone*, *Hepatica*, *Clematis*, *Ranunculus*.

2. Beziehung zwischen Fruchtknoten und Perianth.

Unter sämtlichen Merkmalen der *Castanea*-Blüte stellt die vollständige seitliche Verwachsung von Perianth und Fruchtknoten, die diesen hier zu einem oberständigen Fruchtknoten stempelt, ihren auffallendsten Charakterzug dar, der vor allem anderen nach stammesgeschichtlicher Überbrückung verlangt.

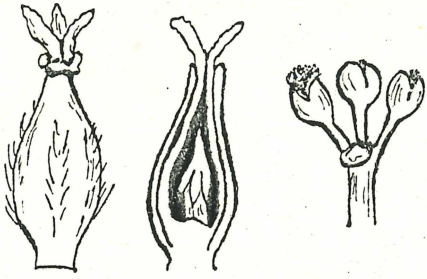

Abb. 11—13. *Myzodendron linearifolium* DC. (nach Hieronymus). — Abb. 11. Weibliche Blüte in Gesamtansicht. — Abb. 12. Längsschnitt. Zeigt die Verwachsung der Blütenhülle mit dem Gynoeceum bis zum Blütengrund. — Abb. 13. Männliche Blüte mit Nektarium in der Mitte. Stark vergr.

Diese Überbrückung liefert uns neben der erwähnten *C. chrysophylla* wie ein naturgegebenes „missing link" die weibliche Blüte von *Myzodendron*. Sie ist in der Beziehung zwischen Fruchtknoten und Blütenhülle das vollendete Seitenstück zu *Castanea*. Auch für sie wird ein unterständiger Fruchtknoten angegeben (Hieronymus 1889, S. 199). Betrachtet man aber den Längsschnitt durch die weibliche Blüte von *M. linearifolium*, wie ihn Hieronymus selbst (l. c. S. 200) abbildet (s. Abb. 11, 12), so ist auf den ersten Blick klar, daß hier genau dasselbe Verhältnis wie bei *Castanea* vorliegt, nämlich volle seitliche Verwachsung der Blütenhülle mit dem Fruchtknoten. Dieser ist hier ebenso oberständig wie bei *Castanea*. Und sieht man sich daneben die nackte männliche Blüte bei Hieronymus an (Abb. 13),

so ist sie mit ihrem zentralen Drüsengebilde (wohl zum Nektarium gewordene Griffelreste) das leibhafte, durch Schmarotzertum auf das morphologische Existenzminimum herabgeminderte Kümmergebilde einer männlichen *Castanea*-Blüte, die selbst in dieser Rückbildung noch zähe an der ererbten Dreizahl ihrer Vorfahren festhält! Dieser Auffassung zufolge gehören nach meiner Meinung die Myzodendrazeen nicht als „verarmte Seitenbildung" zu den Santalaceen, sondern als durch Schmarotzertum verarmte Endglieder ebenso in den großen Kreis der alten *Polycarpicae* wie die schmarotzende Lauraceengattung *Cassytha*, nur ist hier die Rückbildung im Blütenbereich erfolgt, während sie bei *Canytha* sehr weit im vegetativen Bereich ging. Aber die Dreizahl der Griffel und Staubblätter weist bei *Myzodendron* noch klar auf ihre Herkunft hin.

Auch im Nahbereich der Amentiferen finden sich vollkommene Homologien zum Verhalten von *Castanea*.

Für *Juglans regia* haben M. Benson und E. J. Welsford schon 1909 den Nachweis erbracht, daß der Fruchtknoten hier nicht unter-, sondern oberständig und seitlich mit der Blütenhülle verwachsen ist. Auch berichteten sie, daß Van Tieghem dasselbe schon 1869 behauptete, und seine Mitteilung wohl nur deshalb unberücksichtigt blieb, weil er sie nicht durch entsprechende Zeichnungen stützte. Aber auch der klare Befund der beiden englischen Autorinnen wurde in den Handbüchern bis heute ebensowenig zur Kenntnis genommen wie ihr weiterer Nachweis, daß auch bei *Juglans* die Samenanlagen nur scheinbar orthotrop und grundständig, entwicklungsgeschichtlich dagegen randständig und anatrop seien wie bei *Castanea*.

Weitere Parallelfälle liefern die Salicaceen. Für diese haben Graf, Gombocz, Mary Jones Fisher und neuerdings Hjelmqvist gezeigt, daß die „Nektarien" ihrer Herkunft nach nichts anderes als umgebildete Blütenhülle sind. Wie die ausgezeichneten Abbildungen von Graf zeigen, besteht das Perianth von *Populus pruinosa* und *P. euphratica* aus ganz unzweideutigen, flächigen, eilanzettlichen Blattgebilden, die den Basalteil des Fruchtknotens einhüllen (Graf 1924/25 S. 18 bis 20). Bei *Salix reticulata* stellen sie einen vielgliedrigen, fleischigen Becher dar, der schon vor langer Zeit Kerner Anlaß gegeben hat, auf dieses Merkmal die Gattung *Chamitea* zu gründen (Kerner 1860 S. 276).

Die Untersuchungen M. J. Fishers stützen sich auf ein sehr reichhaltiges Vergleichsmaterial verschiedenster Sektionen der Gattung *Salix*. Bei vielen Arten besitzen die Nektarien eigene Gefäßversorgung und zeigen auch mitunter sogar abwechselnde Stellung mit den Staubblättern, so bei *S. babylonica* und *S. argyrocarpa* (1928 S. 316). Schon Velenovsky hatte die adaxialen Nektarien von *S. aurita* zum Teil für umgewandelte Brakteen erklärt, die abaxialen dagegen mit dem Perianth von *Juglans* homologisiert (Velenovsky 1904). Fisher stützt ihre Ansicht weiter

auf die Tatsache, daß gerade bei den primitiven tropischen und subtropischen Arten, wie *S. Humboldtiana*, *S. capensis*, *S. safsaf*, die „Nektarien" nicht nur keinen Drüsencharakter besitzen, sondern geradezu petaloid aussehen. Auch erfolgt die Rückbildung der Staubblätter nicht zahlenmäßig umgekehrt mit jener der „Nektarien", so daß auch eine Umwandlung von Staubblättern in Nektarien unannehmbar wird. Überdies behalten die „Nektarien" die wirtelige Stellung bei schraubiger der Staubblätter bei. Außerdem besitzen die primitiven „Nektarien" drei Leitbündel, die Staubblätter dagegen nur eines. Auch werden die Leitbündel der „Nektarien" tiefer angelegt als jene der Staubblätter. Gerade bei den von Graf auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen als alt bezeichneten Arten erweisen sich demnach die „Nektarien" als unzweideutige Blattgebilde, hervorgegangen aus umgebildeten Perianthblättern. Die Insektenbestäubung dürfte sich nach Fisher in dem Sinne ausgewirkt haben, daß die abaxialen Nektarien, die unter die vom Insektenkörper herabgedrückten Staubblätter zu liegen kamen, immer mehr rückgebildet wurden, die adaxialen dagegen, die auch einen bequemen Haltpunkt für den Besucher boten, entsprechend gefördert wurden. Bei *S. capensis*, die keinen Nektar entwickelt, sind die abaxialen „Nektarien" auch größer und viel auffälliger als die adaxialen, genau entgegengesetzt wie bei den nektarliefernden, von Insekten besuchten Arten. Manchmal erscheinen sogar noch zwei Quirle von „Nektarien". Dies scheint mir eine Rückkehr in den Zustand der dreigliedrigen alten Polycarpicae zu sein, den sich *Castanea* noch bewahrt hat.

Fisher gelangt sogar zum Schluß, daß bei den Weiden der Urplan der Blütenhülle 3 oder 3 + 3 gewesen sei. Die ältesten Weiden waren nach ihr insektenblütig und wurden später windblütig. Ein Teil von diesen kehrte wieder zur Insektenblütigkeit zurück. *Populus* und die pleionandren Weiden sind noch windblütig, die diandrischen, besonders die arktischen Arten, sind oft schwach insektenblütig. Die Blütenstände sind sehr stark abgeleitet vorgeschritten, ähnlich wie das Compositenkörbchen, und waren früher mehr oder weniger stark verzweigt.

Soweit Fisher. Der bei den meisten *Populus*-Arten (vgl. *P. alba*) den Fruchtknoten eng umschließende „Diskus", der sich nunmehr als umgebildete Blütenhülle erweist, erscheint mir demnach als wirklicher, homologer Vorläuferzustand zu dem gleichsinnigen Verhalten von *Castanea*. Als besonders überzeugendes Beispiel sei hier auf *Populus lasiocarpa* aus China verwiesen, deren sechs- bis zehnlappiger „disk" in der Abbildung in Botan. Magazine, Tafel 8625 keinen Zweifel an die Perianth-Natur aufkommen läßt.

Bei den Lauraceen gehört die mehr oder weniger innige Umschließung des Fruchtknotens durch das Perianth geradezu zum Typus. Vor allem findet man hier immer wieder sog. „Achsenbecher", die wohl zum Groß-

teil nichts anderes als der untere verwachsene Teil der Blütenhülle sind (vgl. *Phoebe* in PAX 1894 S. 112 Fig. 72 B, *Cryptocarya* das. S. 120 Fig. 77 D, *Ampelodaphne* und *Aiouea* das. Fig. 77 E). Bei *Ampelodaphne macrophylla* reicht der Anschluß des Perianths an den Fruchtknoten bis zur Griffelbasis, also ungefähr zum Blütenschlund wie bei *Castanea*. Für *Phoebe* und *Machilis* gibt PAX (das. S. 113) ausdrücklich an, daß das Perianth nach dem Verblühen nicht abfällt. Bei manchen *Phoebe*-Arten bleibt es direkt an die Frucht angedrückt. Auch der bedeutende Längenunterschied zwischen dem Saumteil mit seinen kurzen Lappen und dem röhrigen Basalteil des „Achsen"-Bechers findet sich in gleichem Verhältnis bei *Aiouea* (das. S. 120 Fig. 77 E). Im übrigen sagt PAX bei der Charakteristik der Familie (S. 106): „Frkn. frei, später von der Achse oder den fleischig. Blattbasen der Blh. mehr oder weniger umschlossen." Trotzdem werden aber in derselben Charakteristik die Staubblätter als „perigyn oder epigyn inseriert" bezeichnet. Wenn PAX daselbst bei Besprechung der „Blütenverhältnisse" sagt (S. 108): „Im Grunde zeigen die B. der Blh. in verschiedenem Grade eine Vereinigung, wie denn überhaupt perigyne Insertion der B. der Blh. und der Stb. vorherrscht", so steht diese Darstellung im Widerspruch zu seiner eigenen Begriffsbestimmung der Perigynie seiner „Allgemeinen Morphologie" (1890 S. 206), wo der Begriff der Perigynie stets eine Achsenbildung (teller- oder becherförmig) als Ansatzstelle der Staubblätter voraussetzt.

Im übrigen scheint die Überzeugung von der Perianthnatur des sog. „Achsenbechers" der Lauraceen bei den amerikanischen Autoren sich bereits durchgesetzt zu haben. Denn K. CAROLINE ALLEN sagt bei der allgemeinen Charakteristik der von ihr für die „Flora of Panama" bearbeiteten Familie: „fruit a 1-seeded berry, subtended by a disk or cupule formed by the enlarged perianth-tube, sometimes crowned by the remnants of the perianth-lobes, and supported by the usually enlarged pedicel." Diese präzise Darstellung läßt an Klarheit nichts zu wünschen übrig.

Eine weitere wertvolle Überbrückung im Verhalten der Blütenhülle zum Fruchtknoten liefern uns die Rosaceen, also gerade jene Familie, die auch sonst sehr nahe Beziehungen zu *Castanea* aufweist.

Auf Grund vergleichender Untersuchungen des Leitbündelverlaufes kommt HILLMANN zur Schlußfolgerung, daß der sog. „Achsenbecher" von *Prunus* und *Potentilla* kein Achsengebilde, sondern ein kongenital verwachsenes Blattgebilde darstellt. Dagegen besitzen nach ihm *Rosa* und die Pomoideen einen Achsenbecher, der aus Kelch und Achse („Frucht!") besteht (HILLMANN S. 417, 420). Bei *Prunus* fällt auch der Blattbecher nach der Bestäubung samt den Staubblättern ab, die wohl auch wie bei *Castanea* mit einem Teil der Basalhälfte ihrer Staubfäden an der Bildung des Bechers mitbeteiligt sind.

In diesem Zusammenhang sei auf die farbige Abbildung von *Nothofagus antarctica var. uliginosa* aus Chile hingewiesen (Botan. Magazine, Tafel 8314), deren männliche Blüten mit ihrer weit hinaufverwachsenen Blütenhülle deutlich einen solchen Kelchbecher bilden. Dabei ist noch zum Überfluß die untere Hälfte dieser Hülle schön rosa gefärbt, die Zipfel sind grün. Die direkt an Rosazeen erinnernden Blüten üben sicher noch durch diese Schaueinrichtung bei ihrer Massenentwicklung auf niedrige Insektentypen anlockend.

Im übrigen finden sich bei den Rosaceen und besonders den mit ihnen sehr nahe verwandten Saxifragaceen alle nur denkbaren Übergänge vom reinen Blattbecher ohne Achsenbeteiligung über halb-„unterständigen" bis zu ganz-unterständigen Fruchtknoten. Die Riesengattung *Saxifraga* wäre ein besonders dankbares Objekt für das Studium der geschichtlichen Entwicklungsschritte dieses Vorganges. In ihr finden sich heute noch alle Einzelschritte durch bestimmte Arten erhalten, die klar zeigen, wie überzeugend hier durch seitliche Kelchverwachsung ein rein unterständiger Achsenfruchtknoten vorgetäuscht werden kann (s. *Saxifraga rotundifolia*, *S. granulata*, *S. commutata* usw.).

Schließlich sei vergleichsweise noch daran erinnert, daß wir auch sonst im Bereiche der Monochlamydeen alle nur denkbaren Stufen des Anschlusses bzw. der Verwachsung des Fruchtknotens mit der Blütenhülle ohne Achsenbeteiligung vorfinden. Ich verweise unter anderem bei den Urticaceen auf *Urtica Dodartii* (Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. III/1, S. 104, Fig. 76 *B*), *Sarcochlamys* (das. S. 113, Fig. 82 *N*), *Leucosyke* (das. Fig. *G*), *Villebrunea* (Fig. *D*), *Pilea* (S. 107, Fig. 78 *B*) *Boehmeria* (S. 110, Fig. 80 *B*, *C*), *Pipturus* (S. 113, Fig. 82 *J*), bei den Moraceen auf *Pourouma* (das. S. 94, Fig. 68 *H*, *I*), *Cecropia* (S. 94, Fig. 68 *L*, *M*) und *Coussapoa* (Fig. *E*).

3. Käferbesuch und Lockdüfte bei alten Ranales.

Über das Bestäubungsleben baum- oder strauchförmiger primitiver *Polycarpicae (Ranales)* mit Dreizahl und teilweiser oder durchgehender Quirlstellung im Blütenbereich sind wir leider nur sehr lückenhaft unterrichtet. Trotzdem fällt aber schon nach dem Wenigen, was wir darüber wissen, das Vorherrschen des Käferbesuches derart auf, daß diesem in Zukunft besondere Aufmerksamkeit beizumessen sein wird.

Für die Magnoliaceen hat schon Delpino den Anteil der Rosenkäfer *(Cetoniidae)* am Blumenbesuch für *Magnolia grandiflora*, *M. Yulan*, *M. Moutan* und *Illicium religiosum* betont (1870 S. 10, 1873/74 S. 234/35, 236). Das Nektarium von *Magnolia Yulan* und *M. Soulangeana* wurde neuerdings von Daumann untersucht (1930 S. 108 bis 112). Häufigen Besuch und Zerstörung der Blüten von *M. glauca* durch einen Rosenkäfer

(Macrodactylus subspinosus) hat RILEY in Nordamerika beobachtet (zit. bei LOEW in KNUTH III/1 S. 303).

Die wertvollste, älteste, gewissenhafte Feldbeobachtung darüber verdanken wir jedoch dem englischen Botaniker A. G. HAMILTON, der die Bestäubung der Anonacee *Eupomatia laurina* R. Br. im natürlichen Lebensraum der Pflanze in Illawarra (Australien) studieren konnte[1]. HAMILTON wies auf Grund ihres Blütenbaues nach, daß bei ihr Selbstbestäubung vollkommen ausgeschlossen, und der einzige ausschlaggebende Bestäuber ein Rüsselkäfer der Gattung *Elleschodes* ist. Er hat damit die schon vor ihm von ROB. BROWN und DELPINO (1873/74 S. 237) vermutete Käferblütigkeit bestätigt, ohne die Annahme DELPINOS zu kennen. (Er erwähnt sie wenigstens weder im Text noch im Schriftenverzeichnis.)

Die Fernanlockung der Käfer erfolgt hier vor allem durch den Duft. Dieser wird von BENNETT als „delightful" bezeichnet (zit. von HAMILTON, 1897 S. 48). Der Duft ging von den Staubblättern aus, die übrigens eine sonderbare zitternde Bewegung aufwiesen. Er bezeichnet den Duft als „very strong rich penetrating" „with reminiscences of other odours" (a. a. O. S. 51). Manchmal erinnert der Duft an jenen von *Magnolia fuscata*. Diesen rechnet DELPINO zu den „Obstgerüchen", „odori carpologici" (a. a. O. 1873/74 S. 51). Ein andermal wieder erinnert er an den einer „decaying pine-apple", eines überreifen, schon in Gärung befindlichen Ananas-Fruchtstandes. Gelegentlich tritt aber noch ein Nebengeruch hinzu, der an den eines „stale fish", also eines Fisches erinnert, der bereits die Grenze der Frische überschritten hat. Der Geruch ist so stark, daß eine einzige Blüte genügt, um ein Zimmer mit ihrem Duft zu erfüllen, und er bleibt auch hartnäckig an den Fingern haften, wenn man die Blüten berührt hat. Die Ringe der abgefallenen Staubblätter strömten noch in der Nacht und am nächsten Morgen den Duft aus und wimmelten am Boden noch von den sie gierig aufsuchenden Käfern. Es sind also jedenfalls die Staubblätter vor allem der Sitz der Dufterzeugung.

Besonderes Interesse verdient aber die Beobachtung HAMILTONS, daß die *Eupomatia* von keinem anderen Insekt besucht wurde, obwohl ihr Duft auf 20 Yard Entfernung deutlich wahrnehmbar war und an seinem Beobachtungsbaum gleichzeitig mehrere hundert Blüten offen waren. Dagegen wurden die Blüten eines in seiner Nähe befindlichen Myrtaceen-Strauches zur selben Zeit von Hunderten von Bienen, Schmetterlingen, Fliegen und anderen Insekten besucht.

Die Blüte bietet den Käfern feste Lockspeise in ihren wachsartigen Staminodien, in die sie ganze Löcher hineinfressen. Die Staminodien stehen demnach hier als „Futtergewebe" ebenso im Dienste der Fremdbestäu-

[1] Auf Grund bestimmter Blütenmerkmale wurde die Gattung später zum Vertreter einer selbständigen gleichnamigen Familie erhoben.

bung wie die gleichnamigen Gewebe und Futterhaare der Orchideen, nur locken diese mit ihnen höchststehende Blumenausbeuter, die langrüsseligen *Euglossa*-Arten, an (s. Porsch 1905, 1908).

Dagegen bleiben, wie Hamilton ausdrücklich hervorhebt, die fruchtbaren Staubblätter von den Käfern unberührt. *Eupomatia laurina* wurde später auch von Diels auf ihren Blütenbau untersucht (1916 S. 759—762). Das für unsere Frage neue Ergebnis ist der Nachweis einer weiteren besonderen Lockspeise dieser Blüte für ihren Käfer. Er zeigte, daß die Innenstaminodien, die nach ihrem Aussehen dem unfruchtbaren Basalteil der fruchtbaren Staubblätter entsprechen, „in der Textur an manche Anonaceen-Petala" erinnern. Sie sind am Rande mit einem hellfarbigen Saum versehen, der bisher von keinem Beobachter erwähnt wurde. Dieser Saum besteht aus zahllosen, dichtgedrängten einzelligen, dünnwandigen Haaren, die Diels mit den von mir beschriebenen Futterhaaren von *Maxillaria rufescens* vergleicht. Äußerlich erinnern sie an manches Narbengewebe, wie jenes von *Paeonia*; nur sind die Haare länger und stehen viel dichter als diese. Diese Futterhaare treten nicht nur am Rande der Staminodien auf, sondern bilden auch inselförmige Haarfilzflecke auf ihrer Fläche. Diels hält diese Futterhaare nicht für die hauptsächliche Beute der besuchenden Insekten, sondern sie „bieten ihnen gewissermaßen nur die Vorspeise" (1916 S. 761—762). Zugleich öffnen sie einen bequemen Zugang zu den inneren Geweben der Staminodien.

In der gleichen Arbeit wies Diels an den Innenstaminodien von *Calycanthus occidentalis* Hook. et Arn. ein zartwandiges, fett- und eiweißreiches Futtergewebe nach.

Im botanischen Garten Berlin-Dahlem fand er die Blüten wiederholt von *Soronia grisea* besucht. Bezeichnenderweise gehört dieser Käfer der Familie der Nitiduliden an, die eine ganze Menge blütenbesuchender Arten liefert, allen voran zahlreiche Arten der Gattung *Meligethes*. Von ihm mit *Soronia* angestellte Fütterungsversuche ergaben, daß die Käfer Stümpfe und Narben der abgeschnittenen Blütenorgane, ebenso die ungeöffneten Staubbeutel und roten Abschnitte der Konnektive und Innenstaminodien unberührt ließen, aber bald eifrig an den weißen Spitzen derselben zu fressen begannen, die aus dem Futtergewebe bestehen (1916 S. 767).

Der Arbeit von Diels kommt aber noch deshalb besondere Bedeutung zu, weil er darin als einer der ersten Autoren die stammesgeschichtliche Bedeutung des Käferbesuches erkannte und betonte.

Das von Diels für *Calycanthus occidentalis* beschriebene Futtergewebe wurde später von Daumann auch für *C. florida* L. nachgewiesen (1930 S. 112—115). Es war reich an Stärke und enthielt auch Zucker, der vor dem Aufblühen auch in kleinen Flüssigkeitstropfen zur Ausscheidung gelangte (a. a. O. S. 114).

Eupomatia lockt ihre Käfer mit Obstgeruch. Dasselbe ist bei *Magnolia fuscata* der Fall. Für *Calycanthus floridus* gibt DELPINO (a. a. O. S. 51) Bananenduft an. Mich erinnert ihr Duft mehr an überreife Äpfel, Birnen, Apfeläther, gärenden Most. Auch die Blüten verschiedener Anonaceen duften nach fleischigen Früchten (DELPINO a. a. O.), Muskat (das. S. 50), die von *Asimina* nach Hefe, gärendem Mehlteig (das. S. 53). Für *Calycanthus floridus* hat DELPINO Rosenkäfer als Bestäuber vermutet (1873/74 S. 237). Nach L. MÜLLER (1893 S. 104) duften die Perianthblätter dieser Art nach Erdbeeren oder Ananas und sind reich an ätherischen Ölen. Obstgerüche fielen mir immer wieder an den Blüten verschiedener Anonaceen im Buitenzorger Garten auf, so bei Arten von *Oxymitra*, *Polyalthia*, *Monodora*. Alle diese Gerüche weisen auf Käfer als Besucher. Bedenkt man, daß es sich bei beiden Partnern dieser Lebensgemeinschaft um primitive, uralte Typen handelt, so erscheint schon aus diesem Grunde eine kritisch vergleichende Erforschung des Bestäubungslebens dieses Formenbereiches als eine stammesgeschichtlich dankbare Aufgabe.

Als weitere altertümliche Familie mit Käferbestäubung sind die Nymphaeaceen zu erwähnen, deren Blumenleben noch manche Rätsel, aber auch manche Entdeckung in sich birgt. Über das hohe Alter dieser Familie mit den großen Abständen zwischen ihren Vertretern, ihrer überwiegend tropischen Verbreitung besteht derzeit kein Zweifel mehr (WETTSTEIN 1935 S. 709). Die meist bedeutende bis riesenhafte Größe ihrer Blüten, die zahlreichen, vielfach noch in unbestimmter Zahl bzw. schraubig gestellten Blumen- und Staubblätter, das reich entwickelte Endosperm sind weitere Charakterzeichen ihrer primitiven Stellung.

An erster Stelle verdient hier die Riesenblüte der *Victoria regia* genannt zu werden. Ihre ökologische Typenwertung kann trotz mancher Lücke in der Kenntnis ihres Bestäubungslebens als gesichert gelten. Es handelt sich zweifellos um eine nächtlich blühende Käferblume mit fester Blütenlockspeise. Als Besucher hat schon SCHOMBURGK einen von ihm für *Trichius* gehaltenen Käfer beobachtet. Nach dem von Prinzessin THERESE v. BAYERN mitgebrachten Material handelt es sich um die mit *Trichius* in dieselbe Familie der Scarabaeiden gehörige *Cyclocephala castanea* OLIV. In Größe, Gestalt und Farbe erinnert die Art an unseren Maikäfer[1].

Nach BRIDGE werden die Käfer in Bolivien durch einen Duft angelockt, der an den von Ananas und Melonen erinnert. Also wieder durch einen ausgesprochenen Obstgeruch. Daß ihr Duft auch auf europäische Scarabaeiden anlockend wirkt, beweist die Tatsache, daß die Blüten in Baden bei Wien von Rosenkäfern *(Cetoniidae)* aufgesucht werden. Diese haben

[1] Wie mir eine durch die Güte des Kollegen SCHEERPELZ gewährte Einsicht in die Käfersammlung des hiesigen naturhistorischen Staatsmuseums ergab.

nämlich dort freien Zutritt zu den Blüten, da die Pflanze im Kurpark im Freien blüht, wo man ihr das warme Wasser ihrer Heimat durch das Thermalwasser der Heilquelle ersetzt. Herr Hübel hat auf meine Anregung die Pflanze bewacht und meine Angabe bestätigt. Über die Blütenbiologie der Art verweise ich auf Loew in Knuths Handbuch III/1 S. 286—287).

Eine kritisch vergleichende Untersuchung des Bestäubungslebens dieser alten Familie wäre vom stammesgeschichtlichen Standpunkt aus dringend zu wünschen. Carter hält die ausgehöhlte, reichlich mit Flüssigkeit gefüllte Narbengestalt der amerikanischen *Nymphaea tuberosa* für eine primitive Narbenform (1890 S. 177—179). Dazu kommen noch die merkwürdigen Reizbewegungen der Staubfäden, die im einzelnen noch nicht geklärt sind (s. Loew a. a. O. S. 288). Auch die Bestäubung der indischen Lotosblume *(Nelumbo nucifera)* ist trotz der Beobachtungen Knuths in Buitenzorg noch lange nicht geklärt. Daß die „mandelartig duftenden" Blüten von kleinen pollensammelnden Furchenbienen *(Halictus)* besucht werden, besagt noch gar nichts. Denn wo finden sich diese nicht, wo es Pollen zu sammeln und Nektar zu lecken gibt? Festzustehen scheint, daß sich die nektarlosen Blüten frühmorgens öffnen. Besonderes Interesse verdienen die ungefähr 5 mm langen, weißen, keulenförmigen Anhänge, die nach Knuth den Pollen von der Narbe fernhalten sollen (Loew in Knuth III/1 S. 285). Nach dem, was Diels bei *Calycanthus* fand, sehen sie verdächtig nach „Futtergewebe" für Käfer aus. Delpino hat schon vor langer Zeit vermutet, daß *Nelumbo* von Käfern bestäubt werde, die Teile des Karpophores verzehren (1873/74 S. 235). Auch *N. lutea* bedarf trotz der Feststellung Robertsons, daß sie von elf kurzrüsseligen Bienenarten besucht wird, dringend weiterer Untersuchung.

Innerhalb der *Polycarpicae* sind als alte Familie noch die Hydnoraceen zu nennen, in deren Bestäubungsleben Anlockung und Verköstigung von Käfern eine entscheidende Rolle spielen, so bei *Hydnora* (Marloth, 1913, S. 177—179, Tafel 44, Fig. 82 *d*, S. 179), und *Prosopanche* (Bruch, 1923). Bei *Hydnora africana* Thunb. reicht die Lebensbeziehung zwischen Blüte und Käfer geschichtlich wohl sehr weit zurück, wie auch ihr Schmarotzertum hoch entwickelt ist. Die große, auf den Wurzeln verschiedener *Euphorbia*-Arten schmarotzende, wie ein brauner Pilzkörper aussehende Blüte ist wie die ganze übrige Pflanze so stark von Gerbstoff durchtränkt, daß sie von pflanzenfressenden Tieren nicht angegriffen wird. Dagegen ist das als Käferköder dienende, schneeweiße, sehr eiweißreiche Futtergewebe an der Innenseite der Blütenhüllblätter gerbstofffrei. Als Besucher gibt Marloth Aaskäfer an, von denen er zwei Arten, den Dermestiden *Dermestes vulpinus* und den Tenebrioniden *Cryptochile costata* auf der zitierten Farbentafel abbildet. Der erstere ist auch bei uns in ungegerbten Tierhäuten zu finden (Reitter a. a. O., III, S. 149,

CALWER-SCHAUFUSS I, S. 594). Die zweite Art wurde direkt beim Fressen des Futtergewebes beobachtet. Die Anlockung der Käfer erfolgt durch Geruch nach altem Fleisch.

Bei Aristolochiaceen und Rafflerіaceen sind nach den wenigen vorliegenden Angaben als Hauptbestäuber Aas-, Schmeiß- und Kotfliegen festgestellt bzw. zu erwarten (KNUTH, Handbuch II/2, S. 366 bis 373, III/1, S. 265—269, II/2, S. 357, III/1, S. 270, CAMMERLOHER und HANS WINKLER, 1927).

Bezüglich der Balanophoraceen sei hier bloß auf den Melonenduft der Blüten von *Dactylanthus* und den Geruch nach faulen Fischen bei *Sarcophyte sanguinea* SPARRM. verwiesen (ENGLER in ENGLER-PRANTLS Natürl. Pflanzenfam. III/1, S. 252, 253).

4. Käferbesuch und Lockdüfte bei alten Monokotyledonen.

Unter den Monokotylen verdienen vor allem die Palmen als Familie hohen Alters genannt zu werden, an deren Bestäubung vielfach Käfer großen Anteil haben. Über die wahre Größe dieses Anteiles läßt sich erst dann ein Urteil fällen, wenn die Art ihrer Blütenausbeutung im natürlichen Lebensraum im einzelnen genau beobachtet ist, was bei der Höhe, in der sich hier diese Vorgänge abspielen, mit technischen Schwierigkeiten verknüpft ist, womit die begreifliche Lücke in unseren Kenntnissen zusammenhängt.

Für die Palmen ist sicher, daß neben Windblütigkeit bei zahlreichen Arten auch Bestäubung durch Insekten, ja sogar ausnahmsweise durch Vögel *(Pritchardia)* erfolgt (s. PORSCH 1930 S. 175—183, das. Literatur). Ich will mich hier auf die Insektenbesuche beschränken.

An Insekten beteiligen sich verschiedene Typen, darunter auch lebhaft Käfer, wobei Duft, und zwar sehr verschiedene Düfte die Anlockung besorgen.

Daß sich die Riesenkäfer der afrikanischen Rosenkäfergattung *Goliathus* vom Palmenblütenstaub nähren, ist schon lange allgemein bekannt, und ich verweise auf die bekannte Farbentafel des Insektenbandes der vierten Auflage von BREHMS Tierleben (1915 S. 468 u. Taf. das.). BECCARI, dessen Beobachtungen hier besonders in die Waagschale fallen, weil sie im natürlichen Lebensraum angestellt wurden, fand auf den Blüten von *Zalacca*, *Nenga*, *Nengella* und *Calamus* kleine Rüsselkäfer, auch KNUTH an *Didymosperma porphyrocarpon* (LOEW in KNUTH III/1 S. 57, 73), ebenso ULE Massenbesuch von kleinen und großen Rüsselkäfern sowie Bockkäfern an der brasilianischen Palme *Diplothenium maritimum* (das. S. 78), KNUTH kleine Staphyliniden (Kurzflügler) an *Ptychosperma Teysmanniana* (das. S. 72), an *Archontophoenyx Cunninghami* einen *Elater* (Schnellkäfer, das. S. 74), an *Pinanga coronata* „einen über und über mit Pollen bedeckten Käfer".

An Düften werden angegeben: Feiner Obstduft bei *Nipa fruticans* (S. 81), schwacher Honigduft bei *Loxococcus rupicola* (S. 73), *Drymophloeus olivaeformis* (S. 71), starker Nitrobenzolduft an den männlichen Blüten von *Attalea Guichire* (S. 77), mäuseartiger Geruch an *Latania* (S. 60), höchst unangenehmer, an den von *Arisarum vulgare* erinnernder Geruch bei *Grossophyllum microcarpum* (S. 70), Wohlgeruch bei *Cocos flexuosa* (S. 78), Kumarin-Honigduft bei *Thrinax argentea* (S. 63).

Besondere Beachtung verdienen jene Fälle, in denen bloß für ein Geschlecht, häufiger das männliche, besondere Düfte vermerkt werden, so für die männlichen Blüten von: *Latania Loddigesii* (s. oben), *Hydriastele Wendlandiana* („schwach honigduftend" S. 70), *Coleospadix oninensis* (ebenso S. 71), *Pinanga malayana* („starker Honigduft" S. 76), *Attalea* (s. oben), *Diplothenium* (s. oben); für die weiblichen Blüten von: *Grossophyllum* (s. oben). In anderen Fällen wird der Duft allgemein oder für Zwitterblüten angegeben.

Auch hier findet der reiche Käferbesuch in der vielseitigen Duftentwicklung seine Parallele. Aber auch die zwar nur durch unseren Geruchssinn festgestellte Beschränkung des Duftes auf die männlichen Blüten findet wie bei den Cycadeen (s. Abschn. 7.) auch bei den Palmen ihr Seitenstück.

Innerhalb der Cyclanthaceen wird für *Carludovica pumila* feiner Obstduft angegeben, der nach Knuth von den Staminodien ausgeht (Loew in Knuth-Loews Handbuch III/1 S. 83—84).

Aus der Familie der Araceen mit ihren höchstspezialisierten Blütenständen sind nicht nur verschiedene, gerade auf Käfer anlockend wirkende Düfte bekannt, sondern es wurden auch mehrfach Käfer als regelmäßige Besucher und wirksame Bestäuber nachgewiesen.

So finden sich in der zusammenfassenden Darstellung Loews in Knuths Handbuch III/1 für diese Familie folgende Düfte verzeichnet: Starker Geruch nach faulenden Fischen (S. 87), starker unangenehmer bzw. intensiv fauliger Geruch (S. 99, 93, 98), urinöser Mäusegeruch (S. 94, 97), schwacher Obstgeruch (S. 99), Hefeduft (S. 85), Zimtgeruch (S. 89, 90), ja selbst Hyacinthen- und Gewürznelkenduft (S. 86), Salbeigeruch (S. 84), Rhabarberduft (S. 86), „schwacher, sehr angenehmer, an den Duft von Marschall Niel-Rosen erinnernder Geruch" (S. 93). Außer diesen fand ich in der späteren Literatur noch folgende Gerüche angegeben: Starker, höchst unangenehmer, direkt auf den Magen wirkender, dicker, schwüler Gestank nach faulem Fisch (Reijnvaan 1924 S. 126), Kotgestank, Gestank nach sich zersetzendem menschlichem Kot (Knoll 1926 S. 408, 465), Muskatnußduft (Daumann 1930 S. 44), angenehmer obstartiger Geruch (Pohl 1931 S. 522, 528), sehr unangenehmer starker Geruch (Hans Winkler 1931 S. 99), „Uit de spatha komt soms een zachte, zoete bloemengeur en uit het appendix

een meer straffe, niet zoete, doch beslist niet onaangename geur" (v. d. Pijl 1933 S. 213), Geruch nach der Durianfrucht (v. d. Pijl 1937 S. 157). Als regelmäßige Besucher bzw. Bestäuber wurden Käfer aus den Familien der Staphyliniden, Nitiduliden, Silphiden und Scarabaeiden angegeben.

Schließlich sei noch bemerkt, daß Klein, Steiner und Löffler im Duft von Araceenblütenständen (*Arum-*, *Sauromatum-*, *Amorphophallus* Arten) neben Ammoniak auch Amine nachweisen konnten (Klein und Steiner 1928 S. 615, 666, Steiner 1929 S. 254, Steiner und Löffler 1930 S. 522—523).

5. Der Aminduft der Kastanienblüte.

Die wenigen, daraufhin untersuchten alten *Ranales* und Monokotylen mit Käferbesuch arbeiten, wie wir sahen, mit folgenden Düften: Ananas-, Bananen-, Erdbeer-, Melonenduft, Geruch nach gährendem Obst, der Daurianfrucht, gärendem Mehlteig, Hefe, Honig, Mist, Dung-, Stall-, Kotgeruch, Nitrobenzol, Gewürznelken usw. Es finden sich bei ihnen nachweisbar Amine als Blütenduft, so bei Arten von *Magnolia*, *Berberis*, *Mahonia*, *Aristolochia* (s. Liste bei Klein und Steiner), *Arum*, *Spathiphyllum*, *Amorphophallus*, *Sauromatum* (Steiner 1929 S. 254—255).

Diese Liste zeigt auffallend viel Übereinstimmendes mit jener Aufzählung von Pilzdüften, die Scheerpelz und Höfler in ihrer verdienstvollen, an Erfahrungsdaten reichen zusammenfassenden Darstellung der Lebensbeziehungen zwischen Käfern und Pilzen geben (1948, S. 245 ff.).

Von den Lockdüften der alten tropischen Käferblumen sind mir nur diese wenigen bekannt. Ob und welche Duftstoffe außer den verschiedenen Aminen sonst noch vorkommen (Fettsäuren ?), ist mir unbekannt. Ein kritisch-chemischer Vergleich dieser Düfte wäre nicht nur eine physiologisch, sondern auch stammesgeschichtlich dankbare Aufgabe für biologische Tropenstationen, die noch immer so bedauerlich wenig Lebensraumforschung treiben.

Die Kastanienblüte lockt ihre Käfer ausschließlich (?) oder vorwiegend durch Aminduft an. Ob mehrere und welche Amine dabei haupt- oder nebenbeteiligt sind, war in der mir bekannten Literatur nicht zu finden. Dagegen scheint mir die Tatsache wesentlich, daß Trimethylamin und andere Amine unter den Rosaceen geradezu den Blütenduft darstellen. Über seine Verbreitung innerhalb der Familie verweise ich auf die oben (S. 290) gegebene Liste sowie darauf, daß wir hier sogar umgekehrt fragen müssen, bei welchen Vertretern der Familie Stickstoffbasen im Blütenbereich keine Rolle spielen. Nach Klein und Steiner waren unter den rund zwanzig Rosaceen-Arten aus elf Gattungen, die sie untersuchen konnten, bei zwölf Amine chemisch greifbar, bei den übrigen

aber ihrer Ansicht nath sicher vorhanden, wenn man sie auch nicht mit Reagentien erfassen konnte.

In diesem Zusammenhang möchte ich auch darauf verweisen, daß sich *Castanea* durch besonders hohen Gerbstoffgehalt auszeichnet. Dieser ist in der weiblichen Blüte derart auffallend, daß er sich bei anatomischen Untersuchungen sehr lästig geltend macht. Bezeichnenderweise hebt aber Solereder in seiner allgemeinen zusammenfassenden Charakteristik der Rosaceen vor allem gerade den Tanninreichtum hervor (1899 S. 342), ebenso übrigens in seiner „Übersicht der anatomischen Verhältnisse" für die Cupuliferen die Hoftüpfelung des Holzprosenchyms, das sie mit den Rosaceen gemein haben (das. S. 341).

Trimethylamin findet sich als Blütenduftstoff auch bei den mit den Rosaceen innigst verwandten Saxifragaceen wieder *(Ribes, Chrysosplenium)*, sonst aber wieder bei sekundären Käferblumen, wie *Cornus-*, *Viburnum-*, *Sambucus*-Arten, und den von Blumenkäfern stark besuchten Umbelliferen. Unter den Ranunculaceen, die es zu unzweideutigen Hummel- und sogar Vogelblumen gebracht haben, verdankt ihm *Thalictrum foetidum* geradezu seinen Artnamen. Im Einklang hiermit ist auch für verschiedene Ranunculaceen eine der jeweiligen örtlichen Fauna entsprechende Beteiligung der Käfer an der Blütenausbeutung beobachtet, so bei Arten von *Ranunculus*, *Paeonia*, *Caltha*, *Anemone*, bezüglich dessen auf die Angaben in den zitierten Arbeiten von Fritsch verwiesen sein mag.

Aber die Pflanze hat schon auf viel tieferer Stufe ihres Organismus Stickstoffbasen zu bilden und in den Dienst der Sporenverbreitung zu stellen verstanden. So bildet sie Amine in den Aecidien der Rostpilze *(Puccinia graminis, Uromyces pisi)*, bei *Claviceps purpurea* sogar im Verein mit Zuckerausscheidung, wodurch tiefstehende Bestäuber wie Fliegen und Käfer angelockt werden, durch die hier die *Sphacelia*-Sporen verbreitet werden. Die Entstehung von Heringslakenduft bei Anwendung von Kalilauge als Indikator für die Echtheit des Mutterkorns ist schon lange bekannt[1]. Bei *Phallus impudicus* (Klein-Steiner 1928 S. 649, näheres bei Scheerpelz a. a. O.) den Splachnaceen (Steiner-Löffler 1930), den Cycadeen (Rattray) und Angiospermen, überall werden hier Amine gleichsinnig verwendet. Die „Pilzblume" und die „Moosblume" verwerten Amine ebenso zur Anlockung primitiver Insekten im Dienste der Sporenverbreitung, wie die „Cycadeenblume" und Angiospermenblüte und -blume zur Übertragung ihrer Mikrosporen, der Pollenkörner!

So fügen sich auch der Chemismus der Kastanienblüte wie die durchgreifende Verbreitung der Amine bei den Rosifloren ungezwungen der Kette jener Merkmale ein, die auf klare Beziehungen dieser Gattung

[1] Nach M. Büsgen (a. a. O. S. 141) erinnert der „unangenehm süßliche Duft" der männlichen *Castanea*-Blütenstände an den Geruch der Spermogonien der Rostpilze auf *Cirsium arvense* und *Euphorbia cyparissias*.

zum Kreis der *Polycarpicae—Rosales* schließen lassen. Die Verbreitung der Amine liefert aber das Ergebnis, daß ihre Verwertung im Dienste der Sporenverbreitung durch primitive Insektentypen weit bis in die graue Vorzeit zurückreicht.

6. Die Cupula.

Schließlich wäre noch im Zusammenhang der verwandtschaftlichen Anschlüsse mit einigen Worten der Cupula zu gedenken, die den Cupuliferen ihren Namen gegeben hat und in verschieden abgestufter Ausbildung für sämtliche Vertreter der Familie charakteristisch ist.

Über die Frage ihrer Achsennatur sind die Akten nunmehr wohl als geschlossen zu betrachten (PRANTL 1887, PALIBINE 1909, LENDNER 1916, TROLL 1926).

Bei den Fagaceen findet sich die Cupula in vollendeter Ausprägung bloß bei den weiblichen Blüten. Sie umschließt hier entweder den ganzen Blütenstand *(Castanea, Fagus)* oder auch die Einzelblüte (*Pasanea*, TROLL 1926) als verarmten Rest eines dichasialen Blütenstandes.

An erster Stelle verdient die auch durch ihre geographische Isolierung bemerkenswerte neukaledonische Familie der *Balanopsidaceae* Erwähnung (ENGLER 1897, SCHLECHTER 1906, PILGER-KRAUSE 1915). Die weiblichen Blüten beider Gattungen *(Balanops, Trilocularia)* sind hier von einer ausgesprochenen Hochblattcupula umgeben, die vollkommen an jene der Fagaceen erinnert, denen sie auch BAILLON schon als fraglich angeschlossen hat. ENGLER lehnt diese Verwandtschaftsbeziehung auf Grund der aufsteigenden Samenanlagen ab und hält auch das Involucrum der Balanopsidaceen nicht gleichwertig dem der Fagaceen. (Warum, ist nicht einzusehen.) Die verschiedene Stellung der Samenanlagen würde eine Verwandtschaft keineswegs ausschließen. Nahm er doch in seiner Rutaceen-Bearbeitung keinen Anstand, Gattungen mit apo- und epitropen Samenanlagen in ein und demselben Fruchtknoten, wie *Philotheca, Crowea, Phebalium, Eriostemon*, mit Recht auf Grund ihrer übrigen Merkmale innerhalb der Familie zu belassen (ENGLER 1896 S. 139, 140, 141, 143). Die wohl ursprünglichere Gattung *Trilocularia* beansprucht besonderes Interesse dadurch, daß sie einen dreifächerigen Fruchtknoten mit je zwei Samenanlagen im Fach und einen tief dreiarmigen Griffel mit abspreizenden zweiarmigen Ästen besitzt. Da ein derartiges Verhalten sich auch bei Euphorbiaceen findet, wäre eine eingehende Untersuchung dieser alten Gattung besonders dringend.

Bezeichnenderweise finden sich ausgerechnet in jener Familie, zu der *Castanea* so nahe Beziehungen aufweist, bei den Rosaceen verschiedene Anläufe zu einer Art Achsencupula bis zu vollendeter Ausprägung. Anläufe hierzu finden sich in der stachelhaarig bis stacheligen Bekleidung der weiblichen Blütenachse von *Hagenia*, als Flügel bei *Polylepis*, Wider-

haken bei *Acaena*, *Agrimonia* und schließlich in vollendet verholzter Ausbildung, die ganz an die Fagaceen-Cupula erinnert, bei den beiden Neuradoideen-Gattungen *Neurada* und *Grielum* (s. Focke 1894 S. 43, 44, 45, 46, 49, 50, Murbeck 1916 Taf. III S. 19—22, 25). In beiden Fällen handelt es sich um artenarme, hochgradig an extrem trockene Standorte angepaßte Wüstenpflanzen hohen Alters aus Nord- bzw. Südafrika (s. Focke a. a. O. S. 50, Fig. 23).

Aus dem Kreise der *Rosales* wäre noch als weitere Cupula-artige Bildung der Blütenstand der Hamamelidazeengattung *Rhodoleia* zu nennen, der es durch entsprechende Arbeitsteilung sogar zur Vogelblume gebracht hat (Porsch 1923 S. 147/48). Unter den alten Vertretern der *Polycarpicae* findet sich mehrfach Fruchtumwallung durch die Achse, so in der Familie der Anonaceen bei *Duguetia*, *Anona* (Prantl 1891 S. 31, 37), unter den Monimiaceen bei *Tambourissa*, *Siparuna*, *Glossocalyx* und sogar als dreiklappig sich öffnende „Achsen"-Cupula bei *Laurelia*[1] (Pax, Monimiaceae 1894 S. 100, 102, 105, Fig. 66 G, Fig. 67 C, 69, Urban 1934 S. 51 Fig. 9 und 11).

Während es sich in all diesen Fällen um Achsenbildungen, also um wirkliche Homologa der Fagaceen-Cupula handelt, sind die oft geradezu täuschend ähnlichen „Cupula"-Bildungen der meisten, wenn nicht aller Lauraceen bloß Analoga, denn sie bestehen morphologisch in der Regel bloß aus dem nach der Fruchtbildung vergrößerten, fleischig oder holzig gewordenen Basalteil des Perianths (s. oben). Wohl aber haben sie mit *Castanea* wieder den Anschluß dieses Perianths an den Fruchtknoten bzw. die Frucht gemeinsam (s. oben).

So fügt sich auch Auftreten und Bildung der Cupula ebenmäßig in den geschichtlichen Gedankengang ein, den uns Bau und Leben der Blüte nahelegen.

7. Geschichtliches.

Die ältesten noch lebenden Insektenblumen sind Vertreter der afrikanischen Cycadeen-Gattung *Encephalartos*. Miss Pegler war die erste, die für *E. villosus* Lehm. den Nachweis der Bestäubung durch einen Rüsselkäfer *(Phloeophagus)* erbrachte. Ihre Beobachtungen wurden von Pearson 1906 (in Transact. S. Afr. Phil. Soc. XVI) veröffentlicht. Nach ihr hat Rattray ihre Untersuchungen fortgesetzt. Der große ökologische und stammesgeschichtliche Wert seiner Beobachtungen, die noch immer nicht jene Würdigung fanden, die ihnen zukommt, liegt nicht nur darin, daß sie im natürlichen Lebensraum der Arten angestellt wurden, sondern daß er gleichzeitig auch an Ort und Stelle eine ebenso unzweideutig windblütige Art (*Stangeria Katzeri*, Regel) vergleichend

[1] Für diese Gattung wäre eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Achsenanteiles der „Cupula" besonders dringend.

ökologisch untersuchte. Dadurch sind uns längst beschriebene Arten als drei lebende Zeugen einer Vergangenheit zum Bewußtsein gebracht, die ebenso viele Vorwärtsschritte in der Geschichte der Blüte darstellen und in ihrem Vorwärtsschreiten zu *Castanea* hinüberleiten.

Bei *Stangeria Katzeri* übertreffen die männlichen Zapfen die weiblichen noch bedeutend an Zahl (14 : 1 bis 5 : 3). Im reifen Zustand erscheinen die männlichen Zapfen nach Verlust ihrer Behaarung grün. Bei der Pollenreife ist ein zwar schwacher, aber deutlich wahrnehmbarer Duft festzustellen. Der vom Wind vertragene Blütenstaub kann bequem zwischen den Schuppen der weiblichen Zapfen eindringen. Wie mit Glyzerin bestrichene, ausgelegte Objektträger ergaben, wird der Pollen vom Winde weiter vertragen, als die beiden Geschlechtspflanzen voneinander entfernt waren. An den Zapfen war kein Käfer zu sehen. Die Art ist noch deutlich windblütig. Sie zeigt übrigens auch in ihrem noch sehr farnähnlichen Habitus, Blattbau, weniger differenzierten Sporophyllen und ihrer Neigung zum konzentrischen Bau der Leitbündel noch größere Ursprünglichkeit. Die nächste blütenökologische Entwicklungsstufe stellt *Encephartos Altensteinii* Lehm. dar. Wenn die Zeit der Zapfenreife heranrückt, dann flacht sich die Spitze des Stammes ab und die Blätter werden zurückgeschlagen, bis zu waagerechter Lage. Sie sind nunmehr ebenso für Wind- wie für Insektenbestäubung günstig orientiert.

Die männlichen Zapfen werden an der Einzelpflanze noch in etwas größerer Zahl als die weiblichen entwickelt. Die Schuppen sind weit voneinander getrennt, also auch dem Wind der Zutritt leicht möglich. Im reifen Zustand heben sie sich durch ihre bleichbraune Farbe von den mattgrünen Blättern ab. Ein schwacher aber bestimmter, und zwar keineswegs unangenehmer Duft macht sich bemerkbar.

Im Gegensatz zur vorigen Art ist in den Zapfen massenhaft ein glänzend brauner, abgeplatteter Rüsselkäfer zu finden, dessen Weibchen durch einen sehr langen Rüssel ausgezeichnet ist. Ein einziger Zapfen, den RATTRAY in Papier eingehüllt nach Hause trug, lieferte ihm nicht weniger als 437 Käfer, wobei ihm noch welche bei Abnahme des Zapfens verlorengegangen waren. Diese Käfer waren zur Zeit der Pollenreife anzutreffen. Ihre Körper waren im Pollen ganz verborgen, der Blütenstaub haftete in Massen an der Rüsselbasis und den Beinen, und zwar noch drei Tage lang, nachdem sie von den Zapfen entfernt wurden. Nach angestellten Flugversuchen können die Käfer mindestens einige Yards frei fliegen.

Die weiblichen Zapfen waren unbestimmt grün mit „a suspicion of yellow". Auf jeden Fall ist aber der weibliche Zapfen als „conspicuous" zu bezeichnen. Im Gegensatz zum männlichen ist er aber vollkommen geruchlos. Die Schuppen gehen nicht auseinander und machen dadurch eine Windbestäubung äußerst schwierig und unwahrscheinlich. In einem weiblichen Zapfen, dessen Schuppen vollkommen geschlossen waren und

den er daher erst öffnen mußte, um Einblick zu bekommen, fand er eine Menge Rüsselkäfer. Die mikroskopische Untersuchung ergab bei allen Käfern Pollenkörner an ihrem Körper. Mit Hilfe ihres Rüssels legen die weiblichen Käfer ihre Eier in die Mikropylargegend der Samenanlage, wobei die Larven auf Kosten des Prothalliums („endosperm") leben. Die Käfer leben vom Pollen. Bestäubung durch den Käfer ist hier der Normalfall, Windbestäubung aber nicht unmöglich gemacht. Die dritte und höchste Stufe auf dem Wege zur Insekten- hier Käfer-Blume, stellt *E. villosus* Lehm. dar.

Die männlichen Zapfen sind hier auffallend gelb und entwickeln durchschnittlich weniger Sporangien als die beiden anderen Arten. Zur Zeit der Pollenreife strömen sie einen durchdringenden Gestank aus, der am besten dem eines „badly kept stable" vergleichbar wäre. Dabei war der Gestank abends gegen Sonnenuntergang und bei trübem Wetter stärker als im Sonnenlicht. In den Zapfen war derselbe Rüsselkäfer in Menge wiederzufinden. Außerdem war aber auch ein anderer Rüsselkäfer, der *E. Friderici-Guilielmi* besucht, darin in Copula zu finden (über diese dritte *E.*-Art macht Rattray keine näheren Angaben).

Die Schuppen der weiblichen Zapfen verfärben sich im Reifezustand des Blühens von Grün nach Gelb, sind aber noch nicht so auffallend schön orangerot wie bei den männlichen Zapfen. Wie bei den männlichen Zapfen überdecken sich die Schuppen absteigend. Infolge ihrer stark dachziegeligen Überdeckung kann der Pollen von außen nicht durch den Wind eingetragen werden. Wohl aber ist noch Zwischenraum genug, um dem auffallend flachgedrückten Käfer den Eintritt zu gestatten. *E. villorus* ist ausgesprochen insekten-, und zwar käferblütig.

Doch schon lange, bevor Käferbesuch an Cycadeen beobachtet wurde, war starke Duftentwicklung zur Blütezeit bekannt geworden, von der man sich seitdem auch an Gewächshauspflanzen überzeugen konnte. So entwikkeln die männlichen Zapfen von *Cycas circinalis* nach Kraus einen scheußlichen, auf Java geradezu gefürchteten Gestank. (Zit. in Knuth-Loews Handbuch III/1 S. 37.) Nach Poisson entwickelte ein im Stäuben befindlicher männlicher Kolben von *Dioon edule* Lindl. einen ekelhaften Geruch (zit. das. S. 37/38). Nach Kraus besitzen die männlichen blühreifen Zapfen einen starken, feinen Duft und wurden in Buitenzorg tagsüber von kleinen, pollensammelnden Bienen besucht. Auch Schmiedeknecht beobachtete an ihnen zwei Bienenarten der Gattung *Trigona* und *Allodape* (das. S. 38). Dagegen fand Kraus die männlichen blühreifen Kolben von *Ceratozamia longifolia* Miq. geruchlos, auch war kein Insektenbesuch zu beobachten (das. S. 38).

Immer waren die männlichen Zapfen die Duftspender. Der Duft geht also wohl von den Staubbeuteln aus. Dasselbe Verhalten zeigen

Eupomatia, Palmen, *Carludovica*, *Araceen* (s. oben S. 304), dasselbe zeigt aber auch *Castanea*.

Wie bereits erwähnt (S. 275), vermutete schon DELPINO, und zwar für die von ihm noch für windblütig gehaltene *Castanea* als Sitz des Duftstoffes den Pollen, der stets Duft von sich gibt, wenn er in Menge auftritt. An den Birnblüten ist leicht zu beobachten, daß die geöffneten Staubbeutel den Heringslakenduft ausströmen. Wie KNOLL durch den Versuch zeigte, stellt bei *Arum* der Kolben das eigentliche Duftorgan dar. Auch hier entspricht ja der Kolben einer zwar unfruchtbar gewordenen, aber potentiell männlichen Region des Spadix.

Unter den heute noch lebenden Cycadeen finden sich demnach sowohl Windblüten als auch Insektenblumen, wobei die Zahl der insektenblütigen Arten nach den eben mitgeteilten Angaben über Duftentwicklung größer sein dürfte, als gegenwärtg noch angenommen wird.

Die insektenblütigen Arten sind durchwegs zweihäusige Käfer-Pollenblumen. Der Besuch der männlichen Zapfen durch die Käfer gilt der Nahrungsaufnahme, jener der weiblichen Zapfen durch die weiblichen Käfer aber der Eiablage, bei der die Bestäubung zwangsläufig erfolgt. Die Tatsache, daß die befruchteten weiblichen Käfer die weiblichen Zapfen deshalb besuchen, um darin ihre Eier abzulegen, ist meines Erachtens stammesgeschichtlich von großem Interesse. Denn dieser Vorgang betrifft unmittelbar zunächst bloß Lebensinteressen des Tieres. Er bietet aber geschichtlich gesehen, einen rein ursächlichen Anlaß für Entstehung und Weiterentwicklung einer Lebensgemeinschaft zwischen Käfer und Cycadeenblüte, der wohl eine Analogie, aber nicht Homologie zum Falle der *Yucca*-Blüte darstellt.

Die Cycadeen treten zuerst im Perm auf und erreichen von der Trias bis zur Kreide das Maximum ihrer Entfaltung und Verbreitung. In der Gegenwart sind sie noch mit neun Gattungen und 42 Arten vertreten, die ausschließlich den Tropen und Subtropen angehören (s. WETTSTEIN 1935 S. 487 u. PILGER 1926). Die Käfer treten im oberen Trias auf, also in einem Zeitraum, in dem die Cycadeen in voller Entwicklung begriffen sind. Die ältesten bekannten Rüsselkäfer stammen aus dem Eocän und sind im baltischen Bernstein schon sehr formenreich vertreten (HANDLIRSCH 1925 S. 243). Die zeitlichen Voraussetzungen für Entwicklung einer Lebensgemeinschaft von Käfer und Cycadeenblüte sind damit gegeben.

Den nächsten Schritt stellt die Vereinigung von Mikro- und Makrosporophyllen an gemeinsamer gestauchter Achse, wie dies schon bei den *Bennettitinae* verwirklicht ist. Damit scheint die Urform der Zwitterblüte erreicht, die in den altertümlichen Blüten der Magnoliaceen und Verwandten ihre Fortsetzung findet.

Die Fremdbestäubung, selbst durch den primitiven, in der „Blüte" nur Blütenstaub suchenden Käfer wird durch die Vereinigung beider

Geschlechtsblätter auf immer enger werdendem Raum erleichtert. Während windblütige Gymnospermen auf dem Umweg des Blütenstandes unter weitestgehender Reduktion der Einzelblüte in Endgliedern von Seitenreihen es bis zur „Zwitterblume" der *Gnetales* brachten, fand die Zwitter-„Blüte" der Bennettiten ihre Fortsetzung in den Vorfahren der *Polycarpicae*. Der Pollen mag noch lange Nahrungs- und Duftspender allein gewesen sein. Später kam dann die flüssige Lockspeise des Nektars hinzu, der letzten Endes geschichtlich wohl ebenso eine Zwangsschöpfung der nahrungslüsternen Insektenwelt ist wie die „Blume" im ökologischen Sinn überhaupt. (Ich verweise diesbezüglich auf den gleichsinnigen Gedankengang bei Henslow.)

Die zwitterige Insektenblüte konnte und kann unter Verlust ihrer Lockmittel, Pollenkitteinrichtungen und Entwicklung sonstiger anemophiler Merkmale, wie Verminderung der Samenanlagen, bei Eingeschlechtigkeit, Ein- oder Zweihäusigkeit sekundär wieder windblütig werden, aber auch ebenso konnte über das Pseudanthium auf dem Umweg des Blütenstandes die Windblüte durch die Insektenblume ersetzt werden. Dieser Umweg bedeutete aber stets wohl ein Ende und keinen Anfang.

Gerade davon überzeugen uns die Fagaceen im allgemeinen und vor allem *Castanea* im besonderen.

Daß ihre Vorfahren Zwitterblüten besaßen, steht schon nach dem Befund von *Castanea* allein außer Zweifel. Aber auch bei allen übrigen Gattungen der Familie haben frühere Autoren und neuerdings vor allem Hjelmquist Reste des anderen Geschlechtes gefunden.

In dem Vorherrschen der Dreizahl im Blütenbereich steht *Castanea* noch auf der Stufe alter *Polycarpicae*. Die männlichen Geschlechtsblätter liefern noch allein den Lockduft wie bei anderen uralten Typen von den Cycadeen her, die weibliche Blüte ist noch duftlos. Sie entwickelt an der kraterförmigen „Punktnarbe" ein Schleimtröpfchen mit Zuckerausscheidung. Die Bestäubung durch Ablecken der Zuckerlösung ist mehr Zufallsbestäubung. Das Hauptinteresse der primitiven, ja selbst der hochangepaßten Blumenkäfer, gilt den männlichen Blüten. Da nur eine einzige Samenanlage befruchtet zu werden braucht, ein einziges befruchtungsfähiges Pollenkorn hierzu ausreicht, ist Arterhaltung noch gesichert. Aber schon der riesenhafte Überschuß an männlichen Keimzellen den weiblichen gegenüber weist ebenso in die Richtung einer zukünftigen Windblütigkeit, wie auch das Schleimtröpfchen dieser günstig ist. Der Griffel mit seiner Fähigkeit, Zuckerwasser auszuscheiden, leistet als Nektarstummel in der männlichen Blüte für die Insekten in viel bequemerer Lage viel mehr als Nektarquelle, wo er vielleicht als ihre Zwangsschöpfung durch lange Reizung geschaffen wurde. Die Freiheit ihrer Fruchtblätter, die Beziehung des Fruchtknotens zur Blütenhülle,

die Punktnarbe, Tanningehalt, die Trimethylaminverwertung oder stark betonte bestimmte Aminverwertung, sie weisen in ihrer Vereinigung in die Spielweite der Rosales, der verwandtschaftsgebundenen Abkömmlinge von Vorfahren aus dem Kreise der Ranales.

So erweist sich die *Castanea*-Blüte als alte Käferblume auf dem Wege zur Windblüte, die aus dem alten Entwicklungskreis der *Polycarpicae* kommend in die Spielweite der *Rosales* fällt.

VII. Zusammenfassung.

Die dargestellten Einzelbefunde liefern demnach für eine geschichtliche Lebenswertung der *Castanea*-Blüte folgende allgemeine Ergebnisse:

Die *Castanea*-Blüte stellt einen alten Typus einer primitiven Käferblume auf dem Wege zur Windblütigkeit dar, die ihre Familienverwandten schon mehr oder weniger vollkommen erreicht haben.

Sie weist unverkennbare stammesgeschichtliche Beziehungen zur Entwicklungslinie der *Polycarpicae-Rosales* auf, ja sie vereinigt Merkmale in sich, die eindeutig in die Spielweite des Rosaceen-Typus fallen (weitgehende Freiheit der Fruchtblätter, Punktnarbe, Verlegung des Speichergewebes in die Keimblätter, „Trimethylamin"-Duft, Gerbstoffreichtum). Als Erbstück alter Vorfahren aus dem Kreise der *Polycarpicae* hält sie zäh die Dreizahl fest. Und ihre Verwachsung des Fruchtknotens mit der Blütenhülle findet einen vollkommen homologen Vorläufer in der weiblichen *Myzodendron*-Blüte sowie in Übergangsschritten bei *Ranales*, Amentiferen und anderen Monochlamydeen sowie Rosaceen. Sie überbrückt demnach stammesgeschichtlich die alten *Polycarpicae* mit den *Rosales*.

Sie ist nicht mehr vollendete Insektenblume und noch nicht vollendete Windblüte, aber gerade durch ihre Zwischenstellung stammesgeschichtlich besonders aufschlußreich.

Merkmale ihrer Insektenblütigkeit sind:

Die Fernlockmittel der männlichen Blütenstände, nämlich Farbe der Blütenhülle durch Massenwirkung und ihr eigenartiger, auf Käfer besonders anlockend wirkender Sperma- (Trimethylamin-) Duft.

Die reichliche Nektarabsonderung der männlichen Blüte, die an den meisten meiner Beobachtungs-Bäume sechs umgebildete, gelbe Griffelstummel als Nektarien verwertet.

Die Größe der Anziehungskraft dieser Lockmittel beweist der außergewöhnlich arten- und individuenreiche Insektenbesuch, bei dem der überwiegende Anteil der Käfer besonders auffällt. Die eigenen Beobachtungen ergaben für meine Beobachtungsbäume als Besucher: 103 Arten aus 80 Gattungen, 26 Familien und sechs Ordnungen.

Dabei waren die Käfer bei meinen Beobachtungen mit 51,4%, einschließlich der im Schrifttum mir bekanntgewordenen Angaben sind sie mit 60% vertreten.

Die, wenn auch nicht stark ausgeprägte Klebrigkeit des Pollens.

Die Zwittrigkeit der Blütenanlage.

Die starke erbliche Festigung dieser Zwitteranlage kommt sowohl in den männlichen wie in den weiblichen Blüten zum Ausdruck; in den männlichen Blüten durch die Umbildung von sechs Griffelstummeln zu Nektarien, in den weiblichen durch regelmäßige Ausbildung von zwölf zwar ihrer Größe nach stark verminderter, aber durch den Besitz deutlicher Staubfäden und Staubbeutel ausgezeichneter Staubblätter, die sogar noch Pollen entwickeln.

Diese Zwitteranlage ist als Erbstück käferblütiger Vorfahren zu werten. Denn sie kehrt bei den übrigen Familienvertretern in verschiedenster Abstufung wieder und erfährt bei diesen je nach dem Grade der Ausprägung ihrer Windblütigkeit eine mehr oder weniger weitgehende Rückbildung. In der Richtung zur Eingeschlechtigkeit hat *Castanea* schon die physiologische Eingeschlechtigkeit erreicht und geht in sexueller Beziehung selbst über die Stufe zwitterblütiger unzweideutiger Windblütler, wie *Celtis*, *Ulmus*, *Zelkova*, hinaus.

Die große Zahl der noch regelmäßig angelegten, wenn auch nicht zur Samenbildung gelangenden Samenanlagen (durchschnittlich mindestens zwölf).

Wie schon vor langer Zeit Mac Leod betonte (1894) und später in umfassender Weise Pohl (1929) darlegte, weisen die ausgesprochenen Windblütler den Tierblütlern gegenüber eine auffallende Verminderung in der Zahl der Samenanlagen auf.

Durch die große Zahl ihrer Samenanlagen weicht *Castanea* auch von den ausgesprochen windblütigen Vertretern ihrer Familie ab, die meisten bloß sechs Samenanlagen aufweisen.

Die „Punktnarbe", richtiger kraterförmige Narbenöffnung, die in ihrer Kleinheit jener vieler Rosaceen ähnlich ist, aber Zucker ausscheidet und durch das Schleimtröpfchen an den Bestäubungstropfen windblütiger Gymnospermen erinnert, der bei insektenblütigen Gnetaceen auch zum Nektartropfen wurde.

Die Merkmale in der Richtung zur Windblütigkeit sind:

Das zahlenmäßig hohe Überwiegen der männlichen Blüten, deren Blütenstände ausnahmsweise sogar Neigung zur Bildung eines Seitenzweiges zeigen.

Das Fehlen jeder Schaueinrichtung und der Duftentwicklung der weiblichen Blüte.

Die Beschränkung der Dufterzeugung auf die männlichen Blütenorgane teilt die *Castanea*-Blüte mit anderen alten Käferblumen, wie

Cycadeen, *Eupomatia*, vielen Palmen, Cyclanthaceen, Araceen, Rosaceen.

Der geringe Grad der Klebrigkeit des Pollens, die gerade noch ausreicht, ein allgemeines mehliges Zerstäuben zu verhindern.

Vielleicht das Schleimtröpfchen der Narbe, wodurch diese trotz Kleinheit des Narbenbereiches schon für Windbestäubung geeignet wird.

Geschichtlich gesprochen, ist das süße Schleimtröpfchen noch Nektartropfen einer Insektenblüte, könnte aber auch als solcher schon vom Winde herbeigewehten Pollen auffangen, sobald dieser den letzten Rest seiner Klebrigkeit verloren hätte, was bloß einen Schritt bedeutet. Bei den Gnetaceen ist der Mikropylartropfen schon Nektartropfen einer Insektenblume; denn hier liegt ein Blütenstand und keine Einzelblüte wie bei *Castanea* vor. Denn daß die *Castanea*-Blüte kein Blütenstand ist, wie HJELMQUIST annimmt, geht klar aus der Gesamtheit ihrer Blütenmerkmale hervor.

Der Mangel jeder sonstigen Einrichtung zur Erleichterung der Pollenübertragung auf die Narbe durch den Körper der Besucher. Diese bleibt zum Teil dem Zufall überlassen, ist aber in der Regel doch durch das Verhalten der Besucher sowie die Tatsache gesichert, daß ein einziges befruchtungsfähiges Pollenkorn zur normalen Fruchtbildung der einsamigen Schließfrucht ausreicht.

Der Pollen erweist sich als älteste Blütennahrung primitiver Ur-Blumeninsekten. Das ausschließliche Aufsuchen der weiblichen Cycadeenzapfen durch die befruchteten Käferweibchen bloß im Dienste der Eiablage bot einen rein ursächlichen, zunächst nur die Arterhaltung des Käfers betreffenden Anlaß für Entstehung und Weiterentwicklung einer Lebensgemeinschaft von Blüte und Insekt.

Der Nachweis der Cycadeenbestäubung durch Käfer (PEGLER-PARSON 1906, RATTRAY 1913) sowie Bau und Lebenserscheinungen sprechen eindeutig für das Primat der Insektenblütigkeit in der Geschichte der Angiospermenblüte.

Weder Bau noch Spielweite von *Castanea* und ihren Verwandten liefern eine Stütze zugunsten der Pseudanthiumtheorie im Bereiche der Amentiferen.

Der große Anteil der Käfer am Blütenbesuch alter Pflanzenfamilien läßt von einer vergleichend-kritischen Untersuchung tropischer und subtropischer Käferblumen noch wertvolle Ergebnisse für die Geschichte der Angiospermenblüte erhoffen.

VIII. Literaturverzeichnis.

ALLEN, K. C., 1948: Flora of Panama. Part V, fasc. 1. *Lauraceae*. Ann. Missouri Bot. Gard. XXXV, S. 1.

ARBER, E. A. N. und J. PARKIN, 1907: Origin of Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot. XXXVIII. Deutsche Übersetzung von O. PORSCH in Österr. bot. Zschr. 1908.

Baum, Hermine, 1948 a: Postgenitale Verwachsung in und zwischen Karpell- und Staubblattkreisen. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CLVII, S. 17—38.
— 1948 b: Ontogenetische Beobachtungen an einkarpelligen Griffeln und Griffelenden. Österr. bot. Zschr. XCV, S. 362—372.
— 1948 c: Zur Frage des schrittweisen Überganges vom apokarpen zum coenokarpen Gynoeceum. Österr. bot. Zschr. XCV, S. 470—474.
— 1949: Der einheitliche Bauplan der Angiospermengynözeen und die Homologie ihrer fertilen Abschnitte. Österr. bot. Zschr. XCVI, S. 64—82.
Benson, M., 1894: Contributions to the embryology of the *Amentiferae*. Part I. Transact. Linn. Soc. Lond. 2. ser., III, 10.
—, Sanday, Baridge, 1906: Contributions to the embryology of the *Amentiferae*. Part II. Transact. Sinn. Soc. Lond. 2. ser., III, 10.
— und Welsford E. J., 1909: The morphology of the ovule and female flower of *Juglans regia* etc. Ann. of Bot. XXIII, S. 623—633.
Berridge, s. Benson.
Bloch, s. Hagen.
Brehm, s. Heymons.
Bruch, C., 1923: Coleópteros fertilizadores de *Prosopanche*. Physis. Rev. Soc. Argent. d. Cienc. Nat. VII.
Büsgen, M., 1911—1913: *Cupuliferae*. In Kirchner-Loew-Schröters Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, II, 1.
Calwer-Schaufuss, 1916, Käferbuch. 6. Aufl.
Cammerloher, H., 1923: Zur Biologie der Blüte von *Aristolochia grandiflora* Sw.
— 1931: Blütenbiologie. I. Berlin (S. 37, 38, 59, 72, 127, 169).
— 1933: Die Bestäubungseinrichtungen der Blüten von *Aristolochia Lindneri* Berger. Planta XIX. S. 351 bis 365.
Camus, A., 1929: Les châtaigniers. Monographie des genres *Castanea* et *Castanopsis*. Encycl. écon. de sylviculture, III. Paris.
— 1936/38: Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*.
Carter, A., 1890: Origin of honey-secreting organs. Bot. Gaz. XV, S. 177 bis 179.
Čelakovsky, L., 1890: Über die Cupula von *Fagus* und *Castanea*. Jahrb. f. wissensch. Bot. XXI, S. 128.
Daumann, E., 1930 a: Das Blütennektarium von *Magnolia* und die Futterkörper in der Blüte von *Calycanthus*. Planta, Abt. E, XI, S. 108—116.
— 1930 b: Das Blütennektarium von *Nepenthes*. B. B. C. CLVII, S. 1—14.
— 1930 c: Nektarabscheidung in der Blütenregion einiger Araceen. Planta XII, S. 38—48.
— 1931 a: Zur Phylogenie der Diskusbildungen. B. B. C. XLVIII, Abt. I, S. 183—208.
— 1931 b: Zur morphologischen Wertigkeit der Blütennektarien von *Laurus*. B. B. C. XLVIII, Abt. I, S. 209—213.
— 1931 c: Zur Morphologie und Ökologie der Blüte von *Stratiotes aloides* L. Planta, Abt. E, XIV, S. 766—776.
Delpino, F., 1868/69, 1870, 1873/74: Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale (Buchausgabe Milano).
Diels, L., 1916: Käferblumen bei den *Ranales* und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. dtsch. bot. Ges. XXXIV, S. 758—774.
Dode, L. A., 1908: Sur les Châtaigniers. Bull. Soc. Dendrol. France S. 140 bis 159.

ENGLER, A., 1896: *Rutaceae* in ENGLER-PRANTLS Natürl. Pflanzenfam. III/4.
— 1897: *Balanopsidaceae* in ENGLER-PRANTLS Natürl. Pflanzenfam. Nachtr. I, S. 114—116.
FISHER, M. J., 1928: The morphology and anatomy of the flowers of the *Salicaceae*. Amer. Journ. Bot. S. 307—372.
FOCKE, W. O., 1894: *Rosaceae* in ENGLER-PRANTLS Natürl. Pflanzenfam. III/3.
FRITSCH, K., 1906: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1904. Verhandl. Z.-Bot. Gesellsch. Wien (*Berberis* S. 139, Rosaceen S. 140—142, Umbellif. S. 147—149, *Cornus* S. 149, *Ligustrum* S. 149).
— 1927 a: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1905. FEDDES Rep., Beih. XLVI (*Berberis* S. 44, Rosaceen S. 47—49, Umbellif. S. 54, 55, *Cornus* S. 55).
— 1927 b: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1906. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXXXVI (*Berberis* S. 445, Rosaceen S. 450—452, Umbellif. S. 458—460, *Cornus* S. 460, 461).
— 1928 a: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1907. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXXXVII (*Castanea* S. 228).
— 1928 b: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1908. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXXXVIII (*Castanea* S. 800, Rosaceen S. 804, 805, Umbellif. S. 807, 808, *Viburnum* S. 810).
— 1929: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1909. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXXXVIII (Rosaceen S. 97, Umbellif. S. 101, *Sambucus*, *Viburnum* S. 103).
— 1931: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1911. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXL (*Berberis* S. 827, Rosaceen S. 831, 832, Umbellif. S. 834—837, *Cornus* S. 836, *Sambucus* S. 840).
— 1932: Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark 1912. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXLI (*Berberis* S. 184).
— 1913: Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzen usw. II. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXXII, S. 36—41 (Umbellif.).
— 1915: Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzen usw. V. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, V, S. 17—19 (Umbellif.).
— 1919: Blütenbiologische Untersuchungen an einigen Pflanzen der Ostalpen. Sitzungsber. Wiener Akad., Math.-naturw. Kl., Abt. I, CXXVIII, S. 16 bis 19 (*Heracleum*).
GEIGER, 1901: Das Bergell, forstbotanische Monographie. Dissert. Zürich.
GOMBOCZ, E., 1924/1925: Die systematische Stellung der Salicaceen. Botan. Közlem. XXII, S. (10—17) deutsches Résumé.
GRAF, J., 1921: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. Dissert. Frankfurt a. M.
— 1921: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. Ber. dtsch. bot. Ges.
GREDLER, P. V., 1870: Die Tiere des Kastanienbaumes. 9. Ber. d. naturforsch. Ges. zu Bamberg, S. 36/37.
HAGEN, A., 1906: Die sexuelle Osphresiologie. Berlin. S. 13/14, 29/30.

Hallier, H., 1908: Über *Juliania*, eine Terebinthaceen-Gattung usw. B. B. Z. XXIII, Abt. II.

Hamilton, A. G., 1898: On the fertilisation of *Eupomatia laurina* R. Br. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, S. 48—54.

Handlirsch, A., 1904: Über die Insekten der Vorwelt und ihre Beziehungen zu den Pflanzen. Verhandl. Zool-Bot. Ges. Wien, S. 114.

— 1906—1908: Die fossilen Insekten. Leipzig.

— 1910: Die Bedeutung der fossilen Insekten für die Geologie. Mitteil d. Geol. Ges. Wien, III, S. 503—522.

— 1925: In Schröders Handb. d. Entomologie, III, S. 243.

Hegi, G., 1909/12: Illustr. Flora von Mitteleuropa. III, S. 102.

Henslow, G., 1893: The origin of floral structures. London. 2. edition, S. 266.

Heymons, R., 1915: Insekten in Brehms Tierleben, 4. Aufl. Leipzig-Wien.

Hieronymus, G., 1889: *Myzodendraceae* in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilie, III/1, S. 198—202.

Hildebrand, Fr., 1867: Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen.

Hillmann, A., 1910: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Rosaceenhypantium. B. B. Z. XXVI, Abt. 1, S. 377—421.

Hjelmquist, H., 1948: Studies on the floral morphology and phylogeny of the *Amentiferae*. Bot. Notiser, Suppl., Vol. II/1.

Höfler, s. Scheerpelz.

Juhnke, Gerda und Hub. Winkler, 1938: Der Balg als Grundelement des Angiospermengynöceums. Beitr. Biol. Pfl. XXV.

Kerner, A., 1860: Niederösterreichisches Weiden. Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien, X.

Kirchner, O., 1890: Beiträge zur Biologie der Blüten. Progr. z. 72. Jahresfeier d. königl. württemb. landw. Akad. Hohenheim. Stuttgart. S. 35.

— 1893: Über einige irrtümlich für windblütig gehaltene Pflanzen. Jahresber. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde Württemberg, S. 105.

— 1925: Über die sogenannten Pollenblumen usw. Flora CXVIII, S. 316/317 *(Aruncus)*.

Klein, G. und M. Steiner, 1928: Stickstoffbasen im Eiweißabbau höherer Pflanzen. I. Ammoniak und flüchtige Amine. Jahrb. f. wissensch. Bot. LXVIII, S. 602—710.

Knoll, Fr., 1026: Insekten und Blumen. Wien.

Knuth, P., etc. 1894—1904: Handbuch der Blütenbiologie, Leipzig.

Koidzumi, G., 1937: On the classification of *Juglandaceae*. Acta Phytotaxon. et Geobot. VI, S. 1.

Krause, s. Pilger.

Kühn, G., 1928: Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen. Englers Jahrb. LXI, S. 325—379.

Lendner, A., 1916: Sur la cupule des Fagacées. Bull. Soc. Bot. de Genève VIII, S. 161—166.

Lidfors, 1899: Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. XXXIII, S. 232.

Lindman, C. A. M., 1896: *Castanea sativa* Mill. mit Honigblumen. Bot. Centralbl. LXV, S. 401—403.

Loew, E., 1894: Blütenbiologische Floristik, S. 396.

Löffler, s. Steiner, 1929.

MacLeod, J., 1894: Over de bevruchting der bloemen. i. h. Kempisch Gedeelte v. Flanderen. Gent, S. 128 [310].

MANEVAL, 1914: The development on *Magnolia* and *Liriodendron*, includ. a discuss. of the primitiveness of *Magnoliaceae*. Bot. Gaz. LVII, S. 1—31.
MARLOTT, R., 1913: Flora of South-Africa, I, S. 99 u. S. 177/178.
MEEHAN, TH., 1880: On sex in *Castanea americana*. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, S. 165—167.
— 1881: Sexual variation in *Castanea americana* MICH. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadephia, S. 351.
MERZBACH, G., 1909: Die krankhaften Erscheinungen des Geschlechtssinnes. Wien-Leipzig. S. 94 Fußnote.
MÜLLER, H., 1873: Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig.
— 1880: Alpenblumen. Leipzig.
MÜLLER, LUISE, 1893: Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. N. Acta. kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturforscher, S. 104.
MURBECK, SV., 1916: Über den Organismus, Biologie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. Lunds Universit. Årsskr. N. F. Afd. 2. Bd XII, Nr. 6.
PALIBINE, J., 1909: Sur la cupule des Fagus. Bull. Soc. Bot. de Genève, 2. Ser., I, S. 359.
PARKER, s. ARBER.
PAX, F., 1890: Allgemeine Morphologie der Pflanzen.
— 1894 a: *Fagaceae* in ENGLER-PRANTLS Natürl. Pflanzenfam. III/1.
— 1894 b: *Lauraceae* in ENGLER-PRANTLS Natürl. Pflanzenfam. III/1.
PEARSON, 1906: Notes on South-African Cycad. Trans. S.-Afric. Philos Society.
PENHALLOW, D. P., 1905: A system. study on the *Salicaceae*. Americ. Natur. XXXIX, S. 509—535.
PICCIOLI, 1902: Monografia del Castagno: Firenze. (Nicht eingesehen.) Zit. v. SOLEREDER in System. Anatomie, Erg.-Bd. 1908, S. 309.
PIJL, L. v. d., 1933: Welriekende vliegenbloemen bij *Alocasica pubera*. De Tropische Natuur XXII, Afd. 11, S. 210—214.
— 1937: Biological and physiologic. observ. on the inflorescence of *Amorphophallus*. Rec. Trav. Botan. Néerland. XXXIV, S. 157—167.
PILGER, R., 1926: *Cycadaceae* in ENGLER-PRANTL's Natürl. Pflanzenfamilien, 2. Aufl. XIII, S. 44—87.
PILGER, R. und K. KRAUSE, 1915: Nachtrag IV in ENGLER-PRANTLS Natürl. Pflanzenfam. *Balanopsidaceae*, S. 63 (*Trilocularia*).
PITTIONI, BR., 1942: Hummeln als Blütenbesucher. Mitteil. d. Bulgar. Entomol. Ges. Sofia XII, S. 63—126.
POHL, FR., 1928: Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. B. B. C. XLV, Abt. 1, S. 59—73.
— 1929: Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau. B. B. C. XLVI, S. 247—285.
— 1929: Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. B. B. C. XLVI, S. 286—305.
— 1931: Anatomische und ökologische Untersuchungen am Blütenstand von *Philodendron Selloum* SCHOTT usw. Planta XV, S. 506—529.
— 1933: Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse der Traubeneiche. Planta LI, S. 693—696.
— 1937: Die Pollenerzeugung der Windblütler. Planta LVI, S. 365—470.
— 1937: Die Pollengewichte einiger windblütiger Pflanzen. Planta LVII, S. 112—172.

Porsch, O., 1905: Beiträge zur histologischen Blütenbiologie, I, Taf. III. Österr. Bot. Zschr. LV. S. 165, 227, 253.
— 1908: Die Honigersatzmittel der Orchideenblüte. Text zu Knys Bot. Wandtafeln. Berlin. Taf. CXI u. CXII.
— 1910: *Ephedra campylopoda* eine entomophile Gymnosperme. Ber. dtsch. bot. Ges. XXVIII, S. 404—412.
— 1914: Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. Ber. dtsch. bot. Ges. XXXI, S. 580—590.
— 1916: Der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* C. A. Mey. Ber. dtsch. bot. Ges. XXXIV, S. 202—212.
— 1922: Methodik der Blütenbiologie.
— 1923: Blütenstände als Vogelblumen. Österr. Bot. Zschr. S. 147/148.
— 1930: Kritische Quellenstudien über Blumenbesuch durch Vögel V. Biol. Gener. VI, S. 175—183.
—, s. Arber und Parkin.
—, s. Sprengel.
Prantl, K., 1887: Beiträge zur Kenntnis der Cupuliferen. Englers Bot. Jahrb. VIII, S. 321—336.
— 1889: *Fagaceae* in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. III/1. S. 47—58.
— 1894: *Magnoliaceae* in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. III/2, S. 12—19.
Rattray, G., 1913: Notes on the pollination of some South-African Cycads. Transact. R. Soc. South Africa. III (259—270).
Reijnvaan, C., 1924: *Amorphophallus Titanum* Becc. De Trop. Natuur, S. 122—127.
Reitter, E., 1908—1916: Fauna Germanica. Die Käfer, 5 Bde. Stuttgart.
Riley, Ch. V., 1890: The Rose Chafer. Insect Life II, S. 295—302.
Robertson, Ch., 1904: The structure of the flower and the mode of pollination on the primitive angiosperms. Bot. Gaz. XXXVII, S. 294—298.
Schaufuss, s. Calwer.
Scheerpelz, O. u. K. Höfler, 1948, Käfer und Pilze. Wien.
Schlechter, R., 1906: Beiträge zur Kenntnis der Flora von Neu-Kaledonien. Englers Jahrb. XXXIX, 1, S. 1.
Schnarf, K., 1929: Embryologie der Angiospermen. Berlin.
Schröter, C., 1895: Le châtaignier comme plante mellifère. Arch. d. sc. phys. et nat. XXXIV.
Schrottky, C., 1910: Die Befruchtung von *Philodendron* und *Caladium* durch einen Käfer (*Erioscelis emarginata* Mann.). Zschr. f. Insektenbiol. VI.
Schultes, s. Thunberg.
Schulz, A., 1892: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. I. Ber. dtsch. bot. Ges. X, S. 303—313.
Schwarz, O., 1936: Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen der Gattung *Quercus*. Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem XIII.
Sprengel, Chr. C., 1811: Die Nützlichkeit der Bienen u. die Notwendigkeit der Bienenzucht usw. Neu herausgegeben von O. Porsch, Wien. Berlin 1934.
Steiner, M., 1929: Weitere Untersuchungen über flüchtige Stickstoffbasen bei höheren Pflanzen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen XVII, S. 247—257.
Steiner, M. und W. Löffler, 1930: Stickstoffbasen im Eiweißabbau höherer Pflanzen, II. Histochemische Studien über Verbreitung, Verteilung und Wandel des Ammoniaks und der flüchtigen Amine. Jahrb. f. wissensch. Bot. LXXI, S. 463—532.

STEINER, M., s. KLEIN.
TROLL, W., 1926: Über die weiblichen Partial-Infloreszenzen von *Pasania* Mig. und *Quercus* L. Ber. dtsch. bot. Ges. XLIV, S. 290—295.
— 1931—1934: Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums. I: Planta. XIV, S. 1—18; II: XVII, S. 453—460; III: XXI, S. 266; IV: XXI, S. 447.
— 1937—1942: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin.
— 1948: Allgemeine Botanik.
URBAN, O., 1934: Plantas endémicas de Chile. Concepción.
VELENOVSKY, J., 1904: Vergleichende Studien über die *Salix*-Blüte. B. B. C. XVII.
WALLACE, A. R., 1889: Darwinism. London. S. 301—337.
WARMING, E., 1883: Tropische Fragmente. I. Die Bestäubung von *Philodendron bipinnatifidum* Schott. ENGLERS Jahrb. IV.
WELSFORD, s. BENSON.
WETTSTEIN, R., 1935: Handb. d. system. Botanik, 4. Aufl. Wien.
WILSON, E. H., 1913: A naturalist in Western China. London. S. 40.
WINKLER, HANS, 1931: Einige Bemerkungen über Mangrovepflanzen und den *Amorphophallus Titanum* im Hamburger botanischen Garten. Ber. dtsch. bot. Ges. XLIX, S. 87—102.
— 1927: Über eine *Rafflesia* aus Zentral-Borneo. Planta. IV, S. 1—97.
WINKLER, HUB., 1941: Verstehen wird das Gynoeceum der Angiospermen schon? Beitr. Biol. d. Pflanzen XXVII.
WINKLER, HUB., s. JUHNKE.
ZWAARDEMAKER, H., 1895: Die Physiologie des Geruchs. Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Monografien Entomologie Hymenoptera

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: 0116

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

Artikel/Article: Geschichtliche Lebenswertung der Kastanienblüte. – Öst. bot. Z. 97 269-321