

Mitt. Bot. München 12	p. 91-104	15.12.1975	ISSN 0006-8179
-----------------------	-----------	------------	----------------

**NICOTIANA IN DER AFRIKANISCHEN NAMIB—
EIN PFLANZENGEOGRAPHISCHES UND PHYLOGENETISCHES RÄTSEL**

von

H. MERXMÜLLER und K. P. BUTTLER

S u m m a r y

On several isolated mountains in the middle Namib (South West Africa), a strange *Nicotiana* has been found growing only in the full shade of granite rocks. It proved to be an unknown species which is described here as *Nicotiana africana*, referring to the fact that it is the first African member of the genus otherwise known so far only from America, the South Pacific and Australia. Its taxonomic position is rather obscure: although it might be placed best in subg. *Petunioides*, several characters recall also subgenera *Rustica* and *Tabacum*, respectively. That it might be a hybrid product of the few species naturalized or cultivated in Africa can be excluded; and that it might be a recent long range dispersal of a still unknown species or hybrid from other continents looks highly improbable. It probably, therefore, can be considered as an endemic relict of considerable age. It may form a parallel to the sect. *Suaveolentes*, endemic to Australia and the S. Pacific, with which it agrees in being dysploid ($2n = 46$). A more detailed discussion of these problems, as well as our cytological investigations will be published later.

Als der Botanischen Staatssammlung München vor nunmehr zehn Jahren (1965) mit einer Dublettensendung von W. GIESS-Windhoek ein Fragment einer fruchtenden *Nicotiana* zugeht (leg. Ute MEYER Nr. 63, auf der Farm Omundamba-West, 2.6.1965), erschien keinerlei Grund zu irgendwelchen Untersuchungen gegeben:

Es konnte sich ja nur um eine kultivierte, verwilderte oder verschleppte Sippe handeln. Es ist das Verdienst von H. Chr. FRIEDRICH, trotzdem einige von den reichlich vorhandenen reifen Samen im Münchner Botanischen Garten in Kultur genommen und uns ein Jahr später mit einigen prächtig blühenden - und absolut unbestimmbaren - Tabakpflanzen konfrontiert zu haben.

Wir haben nun diese Pflanzen und ihre Nachkommen seit zehn Jahren in Kultur und nutzten diese Zeit zu eingehenden morphologischen und karyologischen Analysen. Durch die intensiven Bemühungen von W. GIESS (Windhoek) und P. G. MEYER (jetzt Murnau) gelang es mittlerweile, noch einige weitere Fundorte, vor allem im Gebiet der Pontokberge und des Erongo-Massivs, festzustellen und uns reicheres Herbarmaterial von den natürlichen Standorten zu verschaffen; es sei beiden dafür bestens gedankt. Ebenso versuchten wir in der Zwischenzeit, unser Herbarmaterial von ehemaligen Mitarbeitern GOODSPEEDS (durch freundliche Vermittlung von L. CONSTANCE, Berkeley) wie auch Fotos lebender Pflanzen durch N. BURBIDGE (Canberra) verifizieren zu lassen; auch den Genannten gilt unser bester Dank.

Ein Resultat dieser langjährigen Bemühungen erscheint uns gesichert: Es handelt sich um eine bisher unbekannte, noch nicht beschriebene Sippe.

Unser langes Zögern, diese Sippe auch nur als neu zu beschreiben, geschweige denn eingehend zu diskutieren, dürfte leicht zu verstehen sein. Das Auftreten einer anscheinend endemischen *Nicotiana* -Art in einigen isolierten Granitstöcken der Mittleren Namib erscheint pflanzengeographisch geradezu absurd, wenn man eben diese Gattung als eines der Musterbeispiele vorwiegend südhemisphärischer und dabei Afrika ausschließender Verbreitungstypen kennt. Ebenso sehr mußte die Tatsache verunsichern, daß sich für diese Sippe keine eindeutige taxonomische Position ermitteln ließ; ohne wesentlich Neues zu bringen, vereinigt sie teils ursprüngliche, teils recht spezielle Merkmale ganz verschiedener Gruppen. Dies ließ natürlich auch an das Vorliegen eines fixierten Bastardproduktes denken, zumal innerhalb *Nicotiana* eine Unzahl künstlicher und natürlicher Hybridisierungen bekannt geworden ist; jedoch ließ sich auch hierfür keinerlei Evidenz gewinnen.

Nachdem mittlerweile einiges Material auch bereits an andere Herbarien verteilt wurde, erscheint es uns gleichwohl erforderlich, nunmehr wenigstens eine ausführliche Beschreibung und Abbildung

dieser merkwürdigen Pflanze zu geben:

Nicotiana africana Merxm., spec. nov.

Planta perennis, 1-2, 5 m alta, omnino glandulosa pilis eglandulosis destituta. Folia radicalia cito marcescentia; folia caulina ovata vel elliptica, superiora plerumque obovata, in petiolum late alatum contracta, basi auriculata semiamplexicaulia. Inflorescentia anguste cylindrici-thyrsoidea, floribus ad apicem ramorum plusminus congestis, bracteis parvis. Calyx cylindricus, 10-15 mm longus, dentibus aliquantum inaequalibus. Corollae tubus deorsum curvatus, cylindricus, e basi 3-5 mm lata sensim et regulariter usque ad limbi insertionem 6-7 mm latam ampliatus, virescens. Limbus albus, oblique insertus, radiatus, emarginatilobatus, irregulariter valde reflexus, per diem apertus. Stamina longe exserta, quattuor didynama quintum brevius, filamentis infra medium tubi insertis. Stylus basi flexuosus. Capsula late ovoidea, calycem aequans. Semina atribrunnea, irregulariter reticulata. Chromosomatum numerus $2n = 46$.

Südwestafrika, Damaraland: 2115 CC (Karibib): Westseite der Pontokberge, auf unterem Drittel des Berghanges bei Gr. Spitzkoppe, Felshöhle, 25. 8. 1973, leg. W. GIESS 12782 (M, holotypus; K, MO, PRE, UC, WIND, isotypi).

Weitere Aufsammlungen:

2115 CC (Karibib): Farm Groß-Spitzkoppe, auf der Spitzkoppe etwa auf halber Höhe um 1400 m, immer in Spalten im Schatten, 21. 8. 1966, leg. R. I. GEBHARDT in herb. W. GIESS 9434 (WIND). - 2115 CC (Karibib): Südlich der Straße Usakos - Hentiesbaai bei der Kleinen Spitzkoppe, Granithügel, Südostfuß, 23. 12. 1967, leg. P. G. MEYER 1036 (M). - 2115 DA (Karibib): Farm Omandumba-West, OM 137, unter überhängenden Granitfelsen, 2. 6. 1965, leg. U. MEYER 63 (M, WIND). - 2115 DD (Karibib): Farm Onguati, KAR 53, Cymot-Höhle (Erongo), im Schatten wachsend, 31. 5. 1965, leg. U. MEYER 58a (M, WIND). - Gleicher Fundort, immer im Schatten, 4. 9. 1963, leg. E. R. SCHERZ in herb. W. GIESS 5014 (WIND).

Während sich die Fundorte nach der im "Prodromus" benutzten Distrikteinteilung auf die Distrikte Swakopmund (SW), Karibib (KAR) und Omaruru (OM) verteilen, erscheinen sie im neuen Grid-System auf das Quadrat 2115 (Karibib) beschränkt. Im übrigen vergleiche man die beigegebene Verbreitungskarte.



Nicotiana africana. Habitus und Teilansicht eines Blütenstandes

Pflanze ausdauernd, dicht drüsig behaart; ältere Exemplare reich verzweigt, buschig, bis 2,5 m hoch, am Grund etwas verholzt. Stengel bis 2 cm im Durchmesser, dicht mit wenig- und mehrzelligen Drüsenhaaren mit stets einzelligem Kopf besetzt; Blätter am Ende der Triebe einander genähert. Grundblätter früh verwelkend; Stengelblätter eiförmig bis elliptisch, 20-38 : 8-18 cm lang und breit, vorn abgerundet, am Grund in einen kurzen, breit geflügelten Stiel zusammengezogen, am Stengel kurz (ca. 5 mm) herablaufend und diesen mit zwei Öhrchen halb umfassend; Blattrand ganzrandig, gegen den Grund zu oft leicht wellig; obere Stengelblätter kleiner, meist verkehrt-eiförmig, an der Basis stielartig verschmälert und weniger auffallend geöhrt; Blattflächen dicht mit Drüsen (wieder mit einzelligem Kopf) und spärlicher mit Hydathoden besetzt.

Blütenstand ein sehr schmal zylindrischer Thyrsus, manchmal mehrere zu einem sparrigen Gesamtblütenstand vereint; Seitenzweige mit meist armblütigen, aus (1-) 5-10 Blüten gebildeten Doppelwickeln oder Wickeln, Blüten distal gehäuft und meist mehr oder minder geknäuelte; kultivierte Exemplare oft mit reicherblütigen (bis 25-blütigen) Teilblütenständen und stärker ausgeprägter Tendenz zur Kongestion.

Blüten stieltellerförmig, im Aspekt weißlich-hellgrün, außen dicht drüsig, 3-4 cm lang, bei Besonnung sich nicht schließend; trotz weitgehender Aktinomorphie durch den nach vorwärts gekrümmten Krontubus, den schief aufgesetzten Limbus und die bekannte Drehung (linkes oberes Kronblatt in der Medianen, Griffel und Stamina direkt unter diesem Kronblatt herausragend) zygomorph wirkend. Blütenstiele 7-15 (-21) mm lang, wie der Kelch dicht klebrig-drüsig, Drüsen mit mehrzelligen Köpfchen. Kelch zylindrisch, 10-13 (-15) mm lang; Kelchzähne dreieckig, stumpf, etwas ungleich, etwa 1/3 so lang wie der Kelch. Basaler Teil der Kronröhre 9-11 : 3-4 mm lang und breit, hellgrün, unter den Kelchblättern mit fünf schwach vertieften weißlichen Längsrinnen, drüsig; vorderer Teil der Kronröhre 23-29 mm lang, sich nach vorne sehr allmählich und gleichmäßig von 4-5 mm Durchmesser auf 6-7 mm erweiternd, distal zur Ventralseite gebogen, hellgrün, außen dicht drüsig (Drüsenhaare mit mehrzelligen Drüsenköpfchen), innen weißlich-grün und kahl. Kronsaum weiß, 6-7 mm breit, schief aufsitzend, mit vereinzelt Drüsen oder kahl, radiär, schwach fünfflappig, bis etwa 1/3 der Breite eingeschnitten, Lappen ausgerandet; der Saum der geöffneten Blüten stark, aber unregelmäßig zurückgeschlagen. Staubblätter die Kron-

röhre um (9-) 10-12 (-16) mm überragend, verschieden lang (2 lang, 2 mittellang, 1 kürzer), die längsten 29-37 mm lang, am Grund des vorderen Teils der Kronröhre in drei etwas verschiedenen Höhen inseriert, zur Dorsalseite der Kronröhre gebogen, unten flaumig. Griffel etwa so lang wie die Staubblätter, im unteren Drittel S-förmig gebogen. Kapsel breit eiförmig, 11-14 mm lang, so lang wie oder etwas länger als der Kelch, sich mit vier Klappen öffnend. Samen dunkelbraun, 0,7-0,9 mm lang, schief kegel- bis pyramidenförmig, dem Funikulus gegenüber abgeflacht, Oberfläche durch unregelmäßig gebogene Rippen netzig.

Chromosomenzahl $2n = 46$, demnach hypotetraploid.

Eine der auffälligsten Eigenschaften des afrikanischen Tabaks ist die Einförmigkeit seines Haarkleides, eines Merkmalskomplexes, dem seit GOODSPEED besondere Bedeutung beigemessen wird. Der Autor unterscheidet fünf Trichomtypen: einfache Haare (A), verzweigte Haare (B), Drüsenhaare (C), Haare mit spezialisierten Stielzellen (D) und Hydathoden (E); diese Typen werden nach Haargröße und Zahl der Zellen noch weiter untergegliedert. Bei unserer Art fehlen einfache und verzweigte Haare sowie solche mit spezialisierten Stielzellen, also die Typen A, B und D, völlig. Die ganze Pflanze ist mit Drüsenhaaren besetzt, an Stengel, Blattstiel und Blattflächen mit solchen mit einzelligem Drüsenkopf (C_{1b}), an Blütenstiel und Kelch mit solchen mit mehrzelligem Drüsenkopf (C_2); auf den Blattflächen gibt es daneben in geringerer Zahl auch noch Hydathoden mit meist zwei übereinander liegenden Zellplatten auf kurzen Stielen (E_1). Ein solches Haarkleid ist nur von einigen wenigen, sonst weit verschiedenen Arten der sect. *Suaveolentes* bekannt. Da sich die hier fehlenden Haartypen bei Kreuzungsexperimenten meist als dominant erwiesen haben, ist zudem hiermit ein gewichtiges Argument gegen eine rezente Hybridisierung mit den meisten anderen Arten gegeben.

Als weitere wesentliche Merkmale seien die perennierende Wuchsform, die panduraten Blätter, die (besonders bei kultivierten Exemplaren) gedrängtblütigen Infloreszenzen, die etwas ungleichen Kelchzähne, die regelmäßig zylindrischen, dabei aber nach unten gekrümmten Kronröhren (ohne jede Ausbauchung oder Einschnürung), die weißen, jedoch tagblütigen und auffällig zurückgeschlagenen Kronsäume, die lang herausragenden, weitgehend

freien Filamente und der im unteren Drittel S-förmig gekrümmte Griffel genannt. Von diesen Merkmalen scheinen die Form der Kronröhre und die des Griffels innerhalb der Gattung einmalig zu sein. Von wesentlicher Bedeutung ist natürlich auch die Chromosomenzahl: Hypotetraploide sind bisher ausschließlich in der schon einmal genannten sect. *Suaveolentes* bekannt.

Die fast halbstrauchige Wuchsform, die reicheren Infloreszenzen und die Tagblütigkeit gelten als "cestroide" Merkmale, wie sie vor allem in den subgenera *Rustica* und *Tabacum* vertreten sind; Exsertion der Stamina und pandurate Blätter sind gerade bei subg. *Tabacum* besonders häufig. Trotzdem sehen wir keine Möglichkeit, vor allem in Hinblick auf die Blütenform, unsere Sippe in eine dieser Untergattungen einzureihen, zumal keine der hierher gerechneten Arten auch nur die geringste Ähnlichkeit mit unserer Pflanze zeigt. Bleibt das subg. *Petunioides*, das schon wegen seiner weit stärkeren Heterogenität auch den afrikanischen Tabak noch einzuschließen vermag und in dem auch weit eher wenigstens einigermaßen ähnliche Arten zu finden sind, so etwa *N. pauciflora* Remy (sect. *Acuminatae*) aus Chile. Freilich dürfte es kaum gelingen, *N. africana* in eine der amerikanischen Sektionen dieser Untergattung einzureihen; jedoch enthält diese darüber hinaus auch die schon mehrfach genannte sect. *Suaveolentes*, die alle nicht-amerikanischen Nicotianen umfaßt.

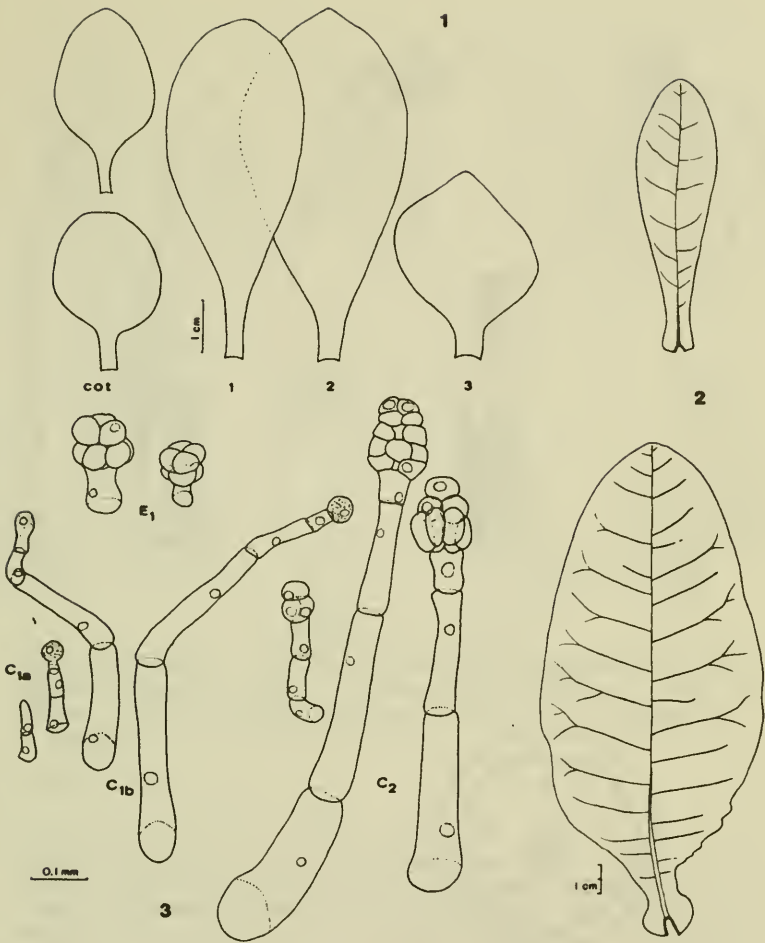
Tatsächlich bietet diese sect. *Suaveolentes*, die GOOD-SPEED als abgewanderte Bastardprodukte amerikanischer Sektionen betrachtet, zumindest manche Parallelen mit unserer Art, zumal wenn man die beiden einzigen eu-tetraploiden Sippen betrachtet, nämlich *N. debneyi* Domin und *N. fragrans* Hooker (letzteres die einzige perenne Art der Sektion); beide gelten wohl zu Recht als sehr ursprüngliche Typen der morphologisch recht uneinheitlichen Gruppe. Während in karyologischer Hinsicht eine Einreihung von *N. africana* neben diesen beiden genannten Arten in die *Suaveolentes* vielleicht vertretbar wäre, sehen wir uns jedoch aus morphologischen und taxonomischen Überlegungen heraus zu einer solchen Zuteilung nicht in der Lage. Wir vermögen in dem afrikanischen Tabak - immer vorausgesetzt, daß sich nicht doch noch eine ganz andere Entstehungsweise nachweisen läßt - bestenfalls eine Parallelentwicklung zu den *Suaveolentes* zu sehen, vielleicht ähnlicher Entstehung, aber mit durchaus eigenständiger Geschichte.

Jedenfalls sehen wir keine Möglichkeit, *N. africana* als ein Bastardprodukt zwischen den wenigen in Afrika kultivierten

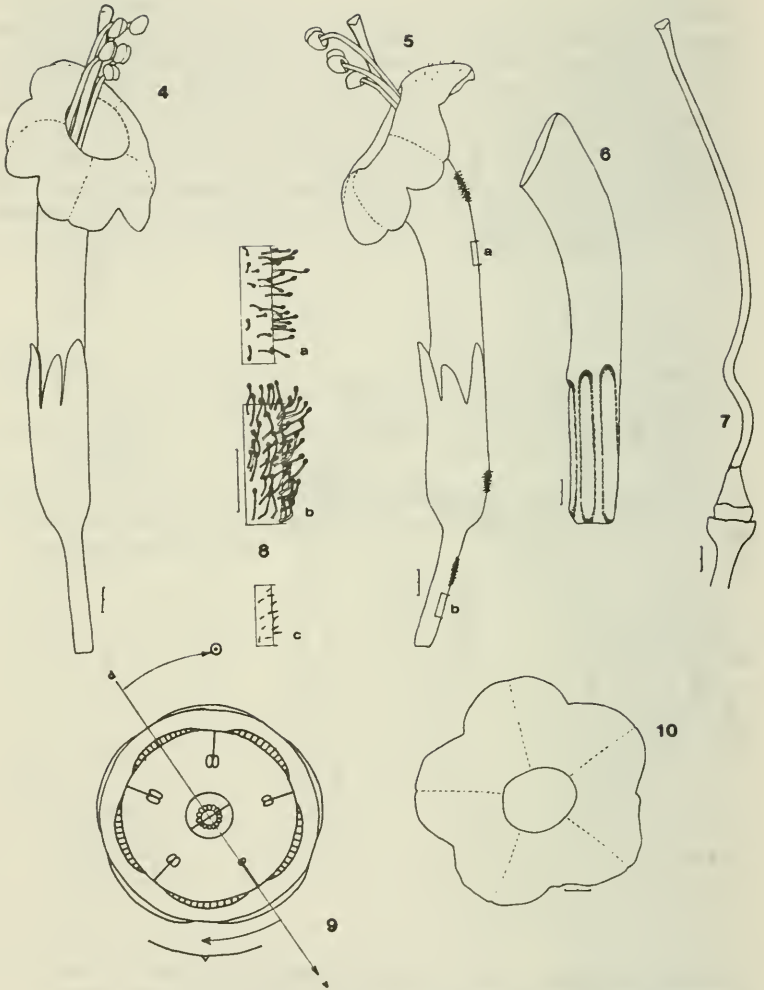
oder eingeschleppten Arten zu betrachten; ebenso unwahrscheinlich wäre die rezente Fernverbreitung einer noch unbeschriebenen Art oder Hybriden von anderen Kontinenten her. Es bleibt dann wirklich kaum ein anderer Ausweg, als die Art als einen Reliktendemiten, wahrscheinlich hohen Alters, zu werten. Trotz der neuen Erkenntnisse über "sea floor spreading" (RAVEN & AXELROD) müßte dann eine uralte (miozäne?) Fernverbreitung aus Südamerika, Antarktika oder Australien postuliert werden. Wir wollen auf diese Probleme eingehender im Zusammenhang mit einer späteren Darstellung unserer karyologischen Untersuchungen zurückkommen.

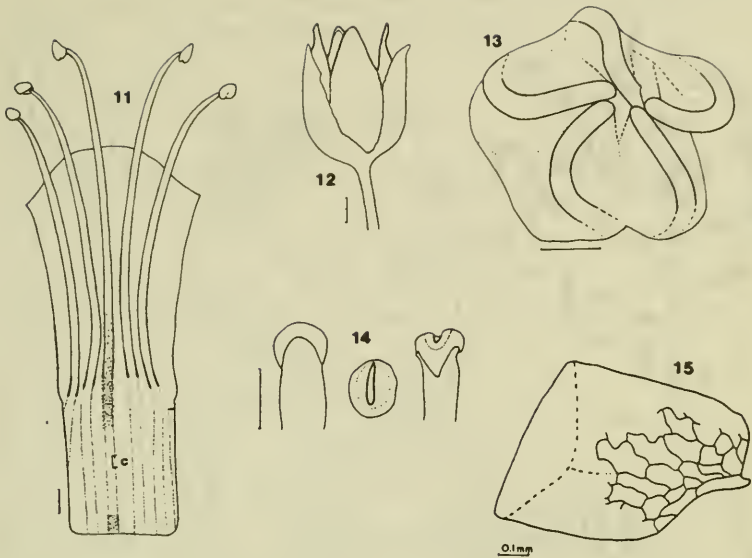
Literatur

- BURBIDGE, N. T. : The Australian species of *Nicotiana* L. (Solana-
ceae). Austral. Journ. Bot. 8: 342-380 (1960).
- GOODSPEED, T. H. : The genus *Nicotiana*. Chron. Bot. 16: 1-536
(1954).
- RAVEN, P. H. & D. I. AXELROD: Angiosperm biogeography and
past continental movements. Ann. Missouri Bot. Garden
61: 539-675 (1974).



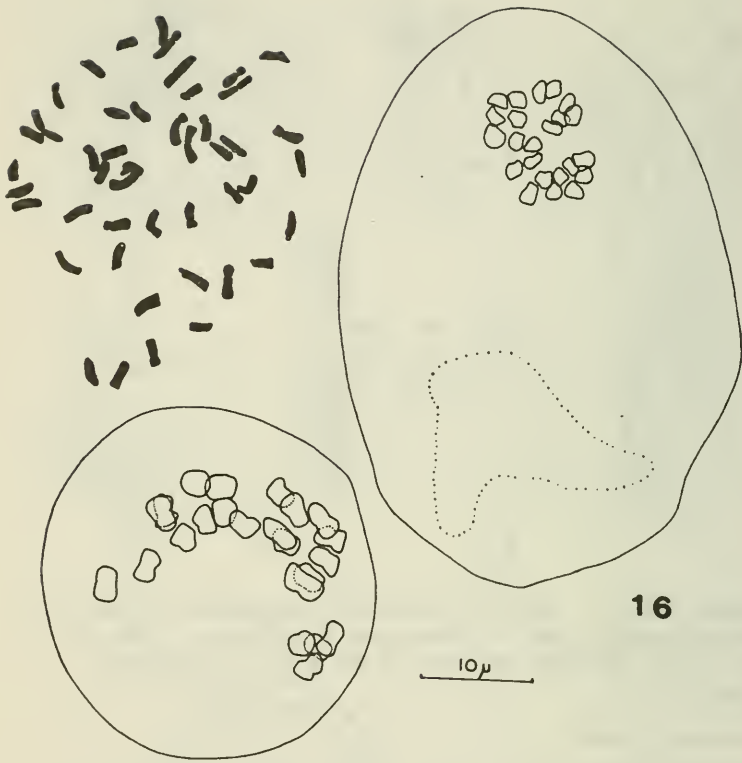
Nicotiana africana. Abb. 1: Kotyledonen und die drei ersten Folgeblätter (Rosettenblätter). - Abb. 2: Mittleres und oberes Stengelblatt. - Abb. 3: Haartypen.



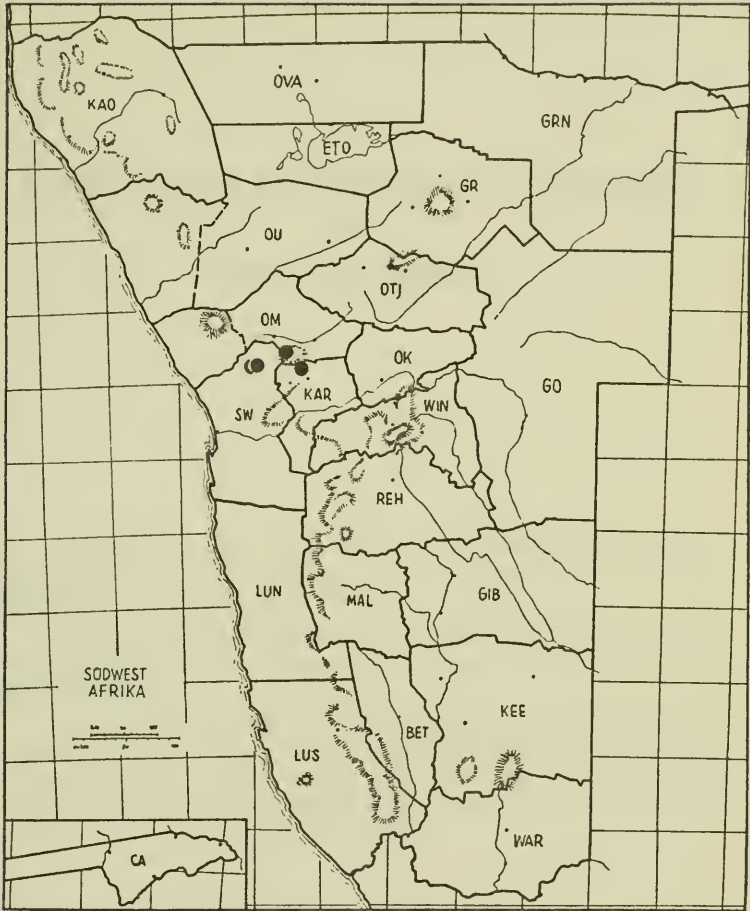


Nicotiana africana. Abb. 11: Kronröhre, Innenansicht. - Abb. 12: geöffnete Kapsel. - Abb. 13: Kronsaum, Knospelage. - Abb. 14: Narbe. - Abb. 15: Same (Maßstab bei den Abb. 12-14 jeweils 1 mm).

Nicotiana africana. Abb. 4: Blüte, schräg von vorne. - Abb. 5: Blüte, von der Seite. - Abb. 6: Kronröhre ohne Kronsaum. - Abb. 7: Stempel. - Abb. 8: Behaarung der Kronröhre außen (a), des Blütenstieles (b) und des mit der Kronröhre verwachsenen Filamentabschnittes (c). - Abb. 9: Blütendiagramm. - Abb. 10: Kronsaum, ausgebreitet. (Maßstab jeweils 1 mm)



Nicotiana africana. Abb. 16: Metaphaseplatte aus dem Wurzelspitzenmeristem; Meiose, Metaphase I und II.



Verbreitung von *Nicotiana africana*