©Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Entstehung des zygomorphen Blüthenbaues.

Von W. O. Focke.

(Schluss.)

Es wird nicht nöthig sein, als Beleg für die allgemeine Richtigkeit dieser Anschauungen Beispiele anzuführen, da es hinlänglich bekannt ist, dass im Grossen und Ganzen die Thatsachen zu der Theorie stimmen. Im Einzelnen hat freilich die Züchtung durch Insektenthätigkeit unzählige Abweichungen und Besonderheiten hervorgerufen. Bei den Schmetterlingsblumen z. B. ist die Fahne das bestentwickelte Kronblatt, während dies nach der Theorie nicht der Fall sein sollte. Beim Kelch der Schmetterlingsblume dagegen, der nur mittelbar durch die Züchtung beeinflusst wurde, ist das Verhalten ein ganz regelrechtes; ferner spricht auch die Vergleichung mit den Caesalpinieen dafür, dass die stärkere Entwicklung der Fahne erst einem späteren Stadium in der Ausbildung der Zygomorphie angehört.

Bei den Caesalpinieen, z. B. bei *Cassia,* finden sich die leichtesten Anfänge der Zygomorphie, aber hier zeigt sich sofort, dass es nicht Kelch und Krone sind, an denen die ersten Ansätze zur Aenderung des Blüthenbaues sichtbar werden, sondern die inneren Blattkreise der Blüthen, die Staubblätter und Fruchtblätter. Ueberhaupt ist die Zahl der streng aktinomorphen Blumen weit kleiner als man gewöhnlich annimmt. Als ich einmal *Nicotiana* unter den Gattungen mit zygomorphen Blumen aufgezählt hatte, wurde mir dies von der Kritik als Fehler angerechnet, während ich, der ich lange Nicotianen cultivirt und beobachtet hatte, es für selbstverständlich hielt, dass die Zygomorphie in dieser Gattung eine allbekannte Sache sei. Der Fruchtblattkreis ist bei *Nicotiana* viergliedrig, der Kronblattkreis fünfgliedrig und der Staubblattkreis zeigt insofern eine Annäherung an die Tetramerie, als ein Staubfaden regelmässig kürzer ist, als die andern. Die typischen Rosaceen-Blumen, z. B. Spiraeen, Potentillen, Rosen u. s. w. sind vollständig aktinomorph. Die einzelnen Fruchtblätter sind aber nicht symmetrisch gebildet, und wenn nun bei reducirten Formen von dem Fruchtblattkreise nur ein einziges Glied übrig bleibt, so findet sich in der übrigens strahligen Blume ein halbseitig symmetrisches Fruchtblatt. Es ist diess z. B. bei *Alchemilla* der Fall, deren Untergattung *Aphanes* auch nur ein einziges Staubblatt besitzt, dessen Stellung demnach die einzige mögliche Halbirungsebene der Blume angibt. Bei den Chrysobalaneen hat sich in vielen Gattungen die Zygomorphie weiter ausgebildet, indem zunächst die Honigabsonderung sich auf die Griffelseite des Fruchtblattes beschränkte. Eine sackartige oder selbst spornartige Honiggrube und Aenderungen in Stellung und Zahl der Staubblätter sind dann als Folgen von Insektenzüchtung entstanden; die Umbildung der aktinomorphen in die zygomorphe Blüthenform lässt sich hier Schritt für Schritt verfolgen.

©Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Eine andere Störung der strahligen Anordnung im Staubblatt- und Fruchtblattkreise beobachten wir bei einigen Gentianaceen. In der Gattung *Erythraea* sind die Kronblätter unterwärts zu einer engen Röhre verwachsen, aus der nur die Staubbeutel und die Griffelspitze hervorragen. So gering der Spielraum ist, welchen die enge Mündung der Krone bietet, so ist es doch leicht wahrzunehmen, dass Staubbeutel und Narbe sich zur Blüthezeit von einander abwenden; der Griffel legt sich der Kronröhre an der einen Seite an, die sämmtlichen Staubblätter an der entgegengesetzten. Die Gattung *Sabbatia*, nahe verwandt mit *Erythraea* und *Chlora*, hat nicht die lange enge Kronröhre von *Erythraea*, so dass Griffel und Staubblätter sich freier bewegen können. Lester F. Ward hat beobachtet, dass sich bei der nordamerikanischen *Sabb. angularis* zur Zeit der Geschlechtsreife der Griffel nahezu in rechtem Winkel nach der den Staubblättern entgegengesetzten Seite biegt. Eine fast eben so beträchtliche Krümmung der Griffelspitze beobachtete ich gemeinsam mit Herrn H. Ross auch bei *Erythraea grandiflora* auf Sicilien. Offenbar gewährt dies Auseinanderbiegen der Staubblätter und Narben einen guten Schutz gegen Selbstbestäubung durch Pollen der eigenen Blume. Die inneren Blüthenkreise sind wegen dieser Stellungsverhältnisse bei *Sabbatia* und *Erythraea* nicht mehr aktinomorph.

Eine fernere Art von beginnender Zygomorphie zeigt sich bei manchen Pflanzen mit nickenden Blumen, deren Griffel sich aufwärts krümmen. Den Schlüssel zur Erklärung dieser Erscheinung liefert uns folgende Beobachtung. Stellt man eine grossblumige Lilie mit nickenden oder wagrecht abstehenden Blumen, also etwa *L. auratum* oder *L. lancifolium*, im Blumentopfe so an eine Zimmerwand, dass das Licht nur von der Seite auf die Blume fällt, so biegt der Griffel sich nicht, wie gewöhnlich, aufwärts, sondern seitwärts dem Lichte zu. Die Lilien aus der Verwandtschaft des *Lil. bulbiferum* haben aufrechte Blumen mit geraden Griffeln. Wenn man aber eine solche Blume vor dem Aufblühen künstlich in eine wagrechte Stellung bringt oder wenn sie durch zu dichten Stand der Blumen gezwungen wird, eine derartige Stellung anzunehmen, so biegt der Griffel sich aufwärts und wendet seine Narbe dem Lichte zu, ebenso wie es die Arten mit normal nickenden Blumen regelmässig thun (vgl. meine Mittheilungen in Kosmos VII, 1883, S. 658). Stellt man eine Pflanze von *Hymantophyllum* (*Clivia*) so auf, dass die zahlreichen zu einer Dolde vereinigten Blumen das Licht nur von einer Seite erhalten, so können sich der Raumverhältnisse wegen nicht alle Blumen dem Lichte entgegenrichten, aber auch in den abgewendeten Blumen krümmen sich die Griffel nach oben oder zur Seite, so dass ihre Narben dem Lichte zugekehrt sind. Aehnliche Biegungen zeigen lange Griffel auch bei anderen Amaryllidaceen, bei Malvaceen und wahrscheinlich bei manchen anderen Pflanzen.

Durch die Krümmung der Griffel werden die Blumen streng genommen sofort zygomorph, denn es lässt sich bei ihnen nur eine einzige Halbirungsebene durch den Stempel legen. Wir können dann

©Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

aber, z. B. bei den Liliaceen und Amaryllidaceen an den verschiedenen Arten jede Stufe der weiteren Umbildung der Blume zum zygomorphen Blüthenbau beobachten. Zunächst folgen die Staubblätter dem Griffel und krümmen sich in gleicher Weise. Für die Kreuzung ist es am nützlichsten, wenn die Staubbeutel in fast gleicher Höhe, aber noch etwas mehr nach innen von der Narbe stehen. Bei den Lilien liegen die Saftbehälter in den Kronblättern, aber bei anderen Blumen, bei denen der Honig vom Blüthengrunde abgesondert wird, bringt die veränderte Stellung der Staub- und Fruchtblätter eine Bevorzugung der oberhalb der Staubblätter gelegenen Gegend mit sich, so dass statt des Honigringes an jener Stelle eine einzige Honiggrube gebildet wird, oder auch mehrere benachbarte. Die horizontale Stellung der Blüthen begünstigt ferner die Förderung des unteren Blumenblattes, durch welche die Zygomorphie vollständig ausgeprägt wird. Horizontale Stellung der Blumen, Krümmung der Griffel, Krümmung der Staubblätter, Entwickelung eines oberen Nectariums, Förderung des unteren Blumenblattes: das sind die Stufen, welche in diesen Fällen die Umwandlung der aktinomorphen Blume in die zygomorphe durchzumachen pflegt.

Es mag hier noch auf einen Punkt hingewiesen werden, der fernere Beachtung verdient. nämlich auf die Beziehung zwischen Insektenthätigkeit und Honigabsonderung. Nägeli hat den Gedanken ausgesprochen, der durch krabbelnde Insekten ausgeübte Reiz bewirke im Laufe der Generationen ein Wachsthum der Kronblätter und führe zur Entstehung grosser Blumen. Die Thatsachen widerlegen diese Vorstellung schon bei oberflächlicher Prüfung. Viele der am reichlichsten von Insekten besuchten Blumen sind klein, stehen aber in grosser Zahl bei einander und werden dadurch augenfällig; man denke an Compositen, Kleearten, Weiden, Buchweizen, *Calluna* u. s. w. Die grossen Blumen schliessen dagegen meistens die kleineren Insekten vom Honiggenusse aus; sie haben in der Regel nur einen spärlichen, aber um so wirksameren Besuch durch Schwärmer oder andere Falter und grosse Hummeln. Dagegen zeigt sich die Nägeli'sche Idee wahrscheinlich sehr fruchtbar für das Verständniss der Nektarienbildung. Wenn bestimmte Stellen der Blume stets von neuem durch Insektenrüssel gereizt werden, zumal wenn dabei das Gewebe angestochen wird, so kann vielleicht an dieser Stelle eine anfangs pathologische Saftabsonderung im Laufe der Generationen normal und physiologisch werden. Diese Auffassung verdient wenigstens eine nähere Prüfung, zumal da sie geeignet scheint, die Lage der Honiggruben in manchen Fällen gut zu erklären.

Auch ein anderer Einfluss der Insekten spielt vielleicht eine gewisse Rolle. Bei den traubig oder in irgend einer anderen Weise um eine Mittelachse gruppirten Blumen werden die Insekten immer in einer bestimmten Richtung anfliegen, nämlich von aussen her auf die Achse zu. Es lässt sich wohl denken, dass in röhrigen Blumen durch das stets von derselben Seite erfolgende Hineinzwängen des

 Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Insektenkörpers in die Röhre eine Erweiterung oder selbst Aufschlitzung der Blumenmündung erfolgte, während gleichzeitig Griffel und Staubgefässe an die hintere Wand der Blume gedrängt wurden, wie bei den Labiaten. Wenn nun aber auch bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse eine unmittelbare Einwirkung der Insektenthätigkeit auf den Blüthenbau nicht eben besonders wahrscheinlich ist, so kann doch der auf das Gesetz der Erhaltung des Zweckmässigen begründete züchtende Einfluss der Insekten kaum zweifelhaft sein.

Es mag hier noch bemerkt werden, dass die traubige Blüthenstellung, welche zur Zygomorphie führt, nicht mit der morphologischen Blüthentraube gleichbedeutend ist. Bei den Cruciferen z. B. pflegen erst die Früchte wirklich traubig zu stehen, während die Blüthen in der Regel fast in einer Ebene oder gewölbten Fläche liegen.

Es lassen sich nun einige Typen des zygomorphen Blüthenbaues unterscheiden, welche sich in den verschiedensten Pflanzenfamilien wiederholen. Der erste derselben, den wir Leguminosen-Typus nennen wollen, nimmt seinen Ausgang von einer derartigen Krümmung des Griffels, dass die concave Seite nach oben gerichtet ist. Eine solche Krümmung kann, wie erwähnt, zunächst einfach Folge des Lichtreizes sein. Der Typus findet sich bei Blumen mit freien oder nur am Grunde verwachsenen Kronblättern. Amaryllidaceen, Chrysobalaneen, Leguminosen und Geraniaceen sind sehr verschiedene Familien, in denen allen man aber sämmtliche Uebergangsstufen vom aktinomorphen zum zygomorphen Blüthenbau vorfindet. In der Stellung der Organe, der Anordnung und Bildung einer (oder weniger) Honiggrube oder Honigröhre u. s. w. zeigen sie die merkwürdigste Uebereinstimmung, die offenbar auf eine gleichartige Entstehungsgeschichte hinweist.

Es ist oben versucht worden, den Gang derselben kurz zu skizziren. Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn der Honig fehlt oder wenn er nicht vom Blüthengrunde, sondern von Kronblättern oder Fruchtblättern abgesondert wird. Immerhin zeigen die zygomorphen Blüthen bei Liliaceen (*Paradisia, Hemerocallis*), Ericaceen (*Rhododondron, Pirola*), Personaten (*Verbascum*), Capparidaceen (*Capparis*) und Sapindaceen (*Aesculus*) auffallende Analogien, wenn sie auch in einer oder der andern Beziehung abweichen.

Der Labiaten-Typus findet sich vorzüglich bei Blumen mit entschieden sympetalen Kronen, bei Lobeliaceen, Caprifoliaceen, Bignoniaceen, Personaten und Labiaten. Schon bei unvollkommener Ausprägung zeigen Blumen aus ganz verschiedenen Familien oft eine überraschende Aehnlichkeit in der allgemeinen Blüthentracht, z. B. *Linnaea, Echium, Wulfenia, Mentha, Gladiolus.* Bei vollständiger Ausprägung des Typus pflegt die Krone zweilippig zu werden, der Staubblattkreis oft didynamisch; der Griffel liegt an der Rückwand unter der Oberlippe. Modificirt ist dieser Typus bei den Labiati-

©Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

floren der Compositen und noch mehr bei den Ligulifloren. Ueber die Entstehungsgeschichte dieses Typus sind oben bereits einige Vermuthungen ausgesprochen worden.

Wesentlich schwieriger erscheint das Verständniss der Entstehung einiger anderen zygomorphen Blumen, bei denen wahrscheinlich die Züchtung durch Insekten in ganz eigenartiger Weise erfolgt ist; dahin gehören z. B. die Typen der Polygalaceen, Aristolochiaceen, *Canna*, und ein Theil der Fumariaceen. In einer grossen Zahl von andern Fällen (Ranunculaceae, Violaceae, Resedaceae, Orchidaceae) zeigen sich zwar mancherlei Eigenthümlichkeiten, aber doch keine allzu grossen Abweichungen von den bei den Leguminosen und Labiaten beobachteten Verhältnissen.

So weit wir auch noch davon entfernt sind, die Entstehungsgeschichte der einzelnen zygomorphen Blüthenformen wirklich zu kennen, so dürften doch die vorstehenden Betrachtungen zeigen, dass ihre Entwicklung durch sehr verschiedene Factoren bedingt ist, von denen manche sich in ihrer Wirkungsweise bereits sehr wohl würdigen und verstehen lassen.

Die auf den vorstehenden Blättern niedergelegten Beobachtungen und Betrachtungen waren so weit abgeschlossen, als mir die neue Arbeit des Herrn Professor Vöchting über Zygomorphie und deren Ursachen (Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. XVII, 1886) bekannt wurde. Es wird darin der Nachweis geführt, dass die Blüthen gewisser Pflanzen je nach ihrer aufrechten oder wagerechten Stellung aktinomorph oder zygomorph werden. Ich habe es vorgezogen, diese neuen Erfahrungen vorläufig von den obigen Betrachtungen auszuschliessen, möchte aber nicht unterlassen, hier auf jene wichtige Arbeit hinzuweisen, zumal da weitere Mittheilungen über denselben Gegenstand in Aussicht gestellt sind.

Bremen, am 13. December 1886.

Zur Homa- (Soma-) Frage.

Von **Prof. Dr. J. Palacký.**

Bekanntlich ist die heilige Pflanze der alten Arier, das göttliche Homa, ein Genussmittel gewesen, dessen Tradition sich nicht mehr erhalten hat.

Die Annahme, es sei der Saft der Asclepiadee *Asclepias acida* (Roxburgh = *aphylla* Roxburgh et Hooker Fl. f. british India) *Sarcostemma brevistigma* Wigth gewesen, ist doppelt unwahrscheinlich.

Erstens wächst diese nur im Dekan auf Felsen, wo die Arier zur Zeit des Somacultes noch nicht waren, am wenigsten die persischen Arier. Andererseits ist nicht anzunehmen, dass ein saurer Milchsaft in einem Lande, das so viele Früchte besass, göttliche

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: 037

Autor(en)/Author(s): Focke Wilhelm Olbers

Artikel/Article: Die Entstehung des zygomorphen Blüthenbaues. 157-161