

PHYTON

ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 35, FASC. 1

PAG. 1-176

28. 7. 1995

Phyton (Horn, Austria)	Vol. 35	Fasc. 1	1-24	28. 7. 1995
------------------------	---------	---------	------	-------------

Bau und Funktion der Asclepiadaceenblüte

Von

Henning KUNZE*)

Mit 25 Abbildungen

Eingelangt am 24. April 1994

Key words: *Asclepiadaceae*, *Asclepias*, *Araujia*, *Vincetoxicum*, *Oxypetalum*, *Piранthus*, *Sarcostemma*, *Periplocaceae*. – Flower morphology, androecium, colleters, corona, gynoecium, translator. – Flower ecology.

Summary

KUNZE H. 1995. Structure and function of the flower in *Asclepiadaceae*. – *Phyton* (Horn, Austria) 35 (1): 1-24, with 25 figures. – German with English summary.

The complex morphology of the floral organs in *Asclepiadaceae* is analyzed. Special attention is paid to the corona and the gynostegium. Postgenital fusion of the apical parts of the two carpels leading to the stigma head is described for *Araujia sericifera*. The structures and mechanisms involved in pollination are described and a general assessment of the pollination strategy in *Asclepiadaceae* is given. Aspects of corona morphology and evolution are presented, and a morphological series of translators of *Apocynaceae*, *Periplocaceae*, and *Asclepiadaceae* is set up in which possible evolutionary stages are reflected.

Zusammenfassung

KUNZE H. 1995. Bau und Funktion der Asclepiadaceenblüte. – *Phyton* (Horn, Austria) 35 (1): 1-24, mit 25 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

*) Dr. Henning KUNZE, Kläperstadt 46, D-32425 Minden, Deutschland

Die komplexe Morphologie der Blütenorgane der *Asclepiadaceae* wird analysiert. Besonderes Gewicht wird dabei auf Corona und Gynostegium gelegt. Für *Araujia sericifera* wird die postgenitale Fusion der apikalen Teile der beiden Karpelle, die zur Bildung des Griffelkopfes führt, beschrieben. Die für die Bestäubung wichtigen Strukturen und Mechanismen werden behandelt und eine allgemeine Beurteilung der Bestäubungsstrategie bei *Asclepiadaceae* wird gebracht. Morphologie und Evolution der Corona werden dargestellt. Die Translatoren bei Vertretern der *Apocynaceae*, *Periplocaceae* und *Asclepiadaceae* werden in einer morphologischen Reihe angeordnet, die mögliche Evolutionsschritte widerspiegelt.

1. Einleitung

Innerhalb der Dikotylen haben die *Asclepiadaceae* einen extremen Grad der strukturellen Differenzierung und der Synorganisation ihrer Blütenorgane erreicht. Dabei spielen Umbildungen der „klassischen“ Blütenorgane ebenso eine Rolle wie die Entwicklung ganz neuer Elemente. Die auffallendste Neubildung ist die Nebenkronen (Corona), die in vielfältiger Gestalt im Bereich zwischen Kronröhre und Androeceum ausgebildet wird. Andererseits führten erhebliche Umgestaltungen des Staubblattkreises und des Gynoeceums zur Entstehung des Gynostegiums, das strukturell und funktionell eine Einheit aus beiden Organkreisen darstellt.

Nach der Klärung der morphologischen Gegebenheiten wird im zweiten Abschnitt näher auf den blütenbiologischen, funktionellen Aspekt eingegangen. Die Frage der Evolution der *Asclepiadaceenblüte* bzw. einiger ihrer Organe wird im letzten Teil angeschnitten.

2. Material und Methode

Art	Herkunft	Sammler	Nummer
<i>Asclepias</i> sp.	N. C., USA	KIRCHOFF	s. n.
<i>Araujia sericifera</i> BROT.	Johannesburg, S. A.	KUNZE	304
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> MED.	Minden	KUNZE	101
<i>Cynanchum pachycladon</i> CHOUX	Madagaskar	LIEDE	2663
<i>Oxypetalum solanoides</i> HOOK. & ARN	Bot. G. Graz	TEPPNER	s. n.
<i>Piuranthus decorus</i> subsp. <i>cornutus</i> (N. E. BROWN) MEVE	S. Afr.	BRUYNS	s. n.
<i>Sarcostemma clausum</i> (JACQ.) SCHULTES	Mexico	LIEDE	2599

Die Präparate wurden mit 8 µm am Rotationsmikrotom geschnitten und mit Haematoxylin/Safranin gefärbt. Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung wurde das Material über den kritischen Punkt getrocknet und mit Gold besputtert. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenspiegels angefertigt.

3. Morphologie der *Asclepiadaceenblüte*

Den komplexen Blütenbau zeigen die Abb. 1 und 2 am Beispiel der in Europa heimischen Schwalbenwurz (*Vincetoxicum hirundinaria*; zur Nomenklatur vgl. MARKGRAF 1971). An dem aus fünf an der Basis miteinander

II 90764

O.Ö. LANDESMUSEUM

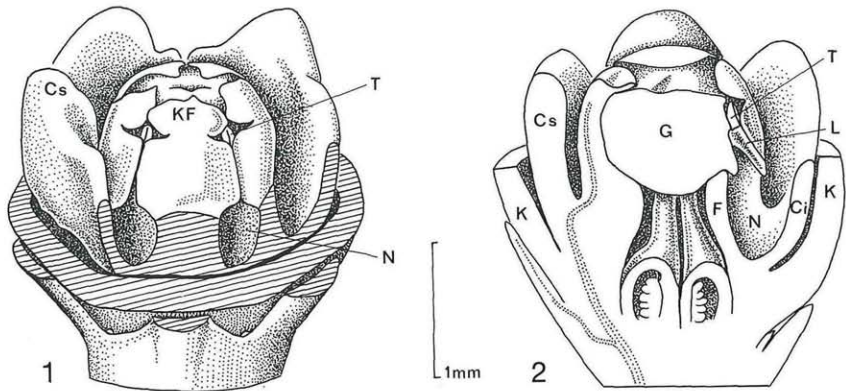


Abb. 1, 2. Blütenbau von *Vincetoxicum hirundinaria*. – Ci, Cs interstaminale und staminale Corona, F Filamentröhre, G Griffelkopf, K Kronröhre, KF Konnektivfortsatz, L Leitschiene, N Nektarium, T Translator.

verwachsenen Blättchen bestehenden Kelch sind in den Blattwinkeln in Ein- oder Zweizahl stehende Emergenzen bemerkenswert. Diese für den vegetativen Bereich der *Asclepiadaceae* charakteristischen Anhangsorgane sind Auswüchse der Epidermis mit einem Kern mesophyllärer Herkunft (Abb. 3; FRYE 1902). Als Drüsenorgane dienen sie mit ihrem Sekret dem Knospenschutz, man bezeichnet sie daher als Kolleteren. – Die gelblich-weiß gefärbte Blütenkrone ist in der unteren Hälfte verwachsen und bildet eine glockenförmige Kronröhre, an der die fünf freien Zipfel in contorter Deckung sitzen.

Nach innen folgt die auffällige Nebenkronen, die an der Basis der Kronröhre und des Staubblattkreises sitzt. Sie umgibt das Gynostegium becherförmig, wobei ihr Rand in den interstaminalen Sektoren eingebuchtet ist. Wie am Längsschnitt erkennbar (Abb. 2), wird das staminale Leitbündel ein Stück in die Corona verschleppt. Man kann dies als Hinweis darauf werten, daß es sich in diesem Bereich der Nebenkronen um einen dorsalen Auswuchs der Staubblätter handelt. Zusätzlicher Aufschluß über die Ableitung der Corona ergibt sich aus der Ontogenese. Es zeigt sich dabei, daß der interstaminale Abschnitt der Corona aus dem Receptaculum entsteht (KUNZE 1990). Die gesamte becherförmige Nebenkronen von *Vincetoxicum* besteht daher aus zwei morphologisch zu unterscheidenden Bereichen: den staminalen (Cs) und den interstaminalen Abschnitten (Ci). In vielen Gattungen, z. B. *Asclepias*, auch bei manchen Stapelien, sind beide Nebenkronenabschnitte nicht verwachsen und zeigen damit noch deutlicher ihre morphologische Eigenständigkeit.

Die Nebenkronenformen sind ein wichtiges systematisches Kennzeichen innerhalb der Familie, sie werden vor allem zur Gattungsbegrenzung

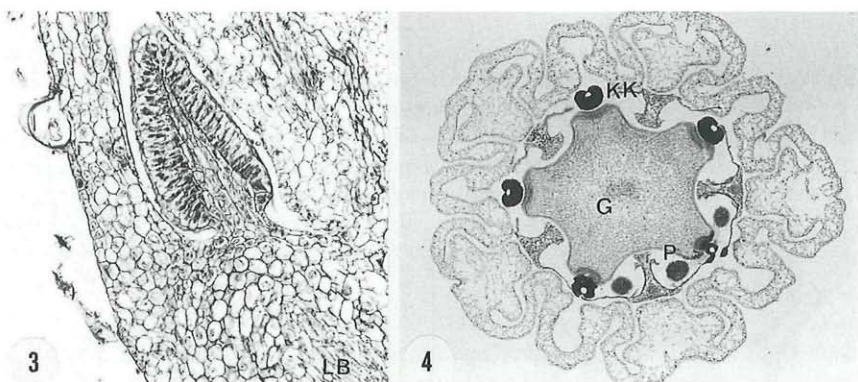


Abb. 3. *Matelea reticulata*, Kolletere in der Kelchblattachsel. – Abb. 4. *Cynanchum pachycladon*, Querschnitt durch das Gynostegium und die stark gefaltete Nebenkronen. – G Griffelkopf, KK Klemmkörper, LB Leitbündel, P Pollinium.

herangezogen. Für die Gattung *Cynanchum* und *Vincetoxicum* ist die becherförmige Corona – nach der Nomenklatur von LIEDE & KUNZE 1993 als C(is) bezeichnet – charakteristisch, sie trennt die Gattung deutlich von ähnlichen Formen wie *Sarcostemma* oder *Tylophora* ab. Dabei kann die Becherform durch zusätzliche Faltungen und Leisten noch komplexer werden, wie das Beispiel von *Cynanchum pachycladon* (Abb. 4) zeigt.

Das Androeceum hat bei den Asclepiadaceen beträchtliche Umwandlungen erfahren. Mit Ausnahme der Gattung *Secamone* (Unterfamilie *Secamonoideae*) bilden alle Asclepiadaceen nur noch die beiden ventralen Pollensäcke aus, die dorsalen sind völlig reduziert. Man kann diese Ausbildung von nur einem Sporangium pro Theca mit TRAPP 1956: 4 als faziale Reduktion bezeichnen, eine relativ seltene Erscheinung, die bei anderen sympetalen Verwandtschaftskreisen nicht auftritt (TRAPP 1956: 13, ENDRESS & STUMPF 1990). Abgeleitet ist auch die Ausbildung von Pollinien in den Pollensäcken. Die Pollenkörner eines Faches sind zusammen eingeschlossen von einer festen, aus dem Tapetum abgeschiedenen Hülle aus Sporopollenin, die einer Ektoexine entspricht (LINSKENS & SUREN 1969). Der Inhalt eines Pollensacks kann somit nur als Ganzes übertragen werden.

Eine weitere Umbildung der Staubblätter liegt in der Fusion der Filamente vor, die zu einer geschlossenen Röhre verwachsen sind. In den interstaminalen Abschnitten ist diese Röhre oft bauchig nach innen eingebuchtet, hier befinden sich gewöhnlich die Nektarien (N in Abb. 1 u. 2). Diese Buchten werden außen von den schwalbenschwanzartig herablaufenden Antherenflügeln überdeckt. Jeweils zwei aneinander stoßende Antherenflügel bilden hier die Leitschiene, der eine wesentliche Funktion bei der Bestäubung zukommt. Einerseits wird der Rüssel des Bestäubers beim Zurückziehen aus dem Nektarium von der Leitschiene eingeklemmt

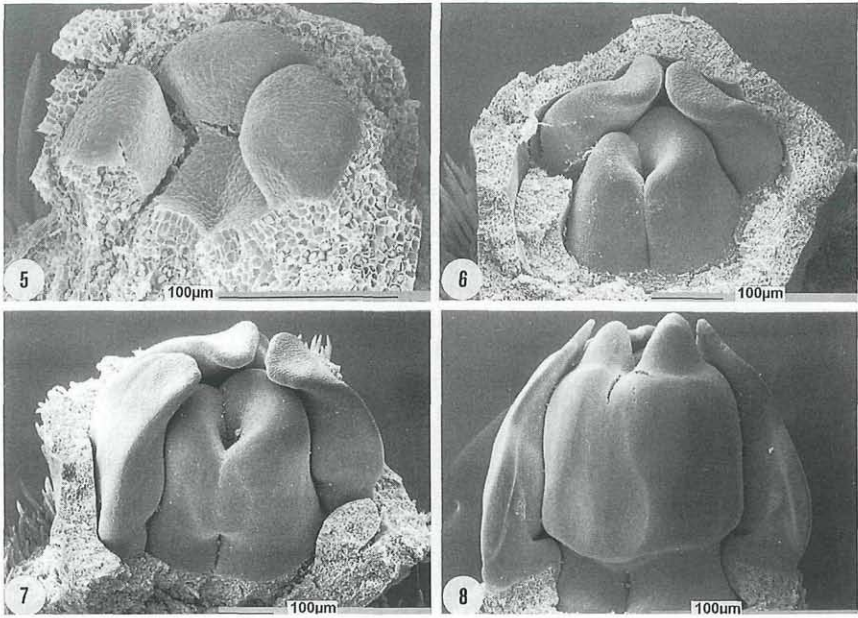


Abb. 5–8. *Araujia sericifera*, Ontogenese des Gynoeceums und postgenitale Verwachsung des Griffelkopfes. Bei den Präparaten wurden jeweils 2–3 Stamina stehen gelassen.

und aufwärts zum Translator geführt, der die Pollinien trägt. Dadurch ist gewährleistet, daß der Translator an einer Hautfalte oder einem Haar des Bestäuberrüssels festklemmt. Andererseits dient die Leitschiene auch der Einführung des Polliniums in die Narbenkammer, wo dann die Pollenschläuche auskeimen. Die Narbenkammer befindet sich innerhalb der Leitschiene und wird von verschiedenen Flächen begrenzt: nach außen wird sie verschlossen durch die Antherenflügel, die die Leitschiene bilden; die beiden Seitenwände bestehen aus den Filamentflanken, an denen sich das Epithelnektarium befindet. Der innere Abschluß wird von der Filamentröhre und im oberen Abschnitt vom Griffelkopf bzw. der Narbenfläche gebildet. Diese enge funktionale Verbindung zwischen Androeceum und Gynoeceum kommt auch strukturell in postgenitalen Verwachsungen zwischen beiden Organkreisen zum Ausdruck.

Das Gynoeceum wird aus zwei mehr oder weniger oberständigen Karpellen gebildet, die zunächst getrennt angelegt werden. Die Abb. 5–8 zeigen die Ontogenese des Gynoeceums bei *Araujia sericifera*. Innerhalb des Staubblattkreises bildet sich die erste Anlage der Karpelle in zwei durch eine zentrale Furche getrennten Wülsten. Sie wachsen zu zwei konvex gekrümmten, blattartigen Organen heran, die sich an den seitlichen Rändern berühren. Im weiteren Wachstumsverlauf findet im oberen, im

Wachstum deutlich geförderten Abschnitt der beiden Karpelle eine post-genitale Verwachsung statt, die schließlich zur vollständigen Vereinigung beider Karpelle in diesem Bereich führt (vgl. BAUM 1948). Auch im Querschnitt ist dann keine anatomische Grenze zwischen beiden Anteilen zu sehen. Die basalen Abschnitte der Karpelle bleiben isoliert. Es liegt damit der merkwürdige Fall vor, daß in einem ursprünglich synkarpem Verwandtschaftskreis (die *Gentianales* sind primär synkarp, auch bei den nahe verwandten *Apocynaceae* finden sich noch primitivere Arten mit Synkarpie) eine sekundäre Apokarpie auftritt, die aber nur im basalen Abschnitt der Karpelle erhalten bleibt. Die Griffelspitzen verwachsen und vergrößern sich zum Griffelkopf, an dessen Unterseite sich die Narben in den Interstaminalsektoren befinden.

Nach der Befruchtung wird der Griffelkopf abgestoßen, die Karpelle entwickeln sich getrennt zu gewöhnlich recht großen Balgfrüchten. Eine mögliche Erklärung der Evolution sekundärer Apokarpie und gleichzeitiger Ausbildung eines gemeinsamen Griffelkopfes wird von ENDRESS, JENNY & FALLEN 1983 gegeben. Die Verfasser betonen den Vorteil freier Karpelle bei der Fruchtreife, die es auch der Pflanze ermöglichen, einzelne Karpelle ohne befruchtete Samenanlagen abzuwerfen und somit sparsamer bei der Fruchtreife zu verfahren. Andererseits liegt zumindest die wohl ursprüngliche Bedeutung des gemeinsamen Griffelkopfes in der damit möglichen Verteilung der Pollenschläuche auf das gesamte Gynoeceum. Bei den Asclepiadaceen ist allerdings diese Funktion eines Compitums (CARR & CARR 1961) nur teilweise vorhanden (KUNZE 1991).

Eine im Pflanzenreich wohl einzigartige Bildung stellen die fünf vom Griffelkopf ausgeschiedenen Translatoren dar. Ihre Funktion besteht darin, daß sie die Pollinien je einer Theka zweier benachbarter Staubblätter miteinander verknüpfen und die Anheftung dieses „Pollinariums“ an den Bestäuber gewährleisten. Bei den Asclepiadaceen wird die Anheftung durch den Klemmkörper bewirkt, der sich an einer Hautfalte, einer Borste oder dem Fußlappen des Insekts festklemmt (Abb. 13, 24, 25). Bei den höher entwickelten Triben der Familie sind die Pollinien mit Hilfe von zwei Armen, den Caudiculae, am Klemmkörper befestigt. Morphologisch interessant ist dabei die Tatsache, daß der Translator ein reines Sekretionsprodukt des Griffelkopfes ist, ohne zellulären Aufbau. Er wird in einem Drüsenfeld zunächst als flüssiges Sekret ausgeschieden und erhärtet im Laufe der Ontogenese. Seine Substanz stellt eine Emulsion aus lipophilen und hydrophilen Komponenten dar (SCHNEFF & al. 1979). Die komplexe Gestalt des Klemmkörpers wird durch zeitlich und substantiell differenzierte Sekretionstätigkeit des Drüsenfeldes erzeugt (KUNZE 1994). Im Schnittbild zeigt der Klemmkörper eine charakteristische Streifung, die darauf zurückzuführen ist, daß aus jeder Drüsenzelle ein Sekretfaden ausgeschieden wird, dessen Grenze zum Nachbarfaden sichtbar bleibt.

Die Beschreibung von Androeceum und Gynoeceum der *Asclepiadaceae* läßt bereits den außerordentlich hohen Grad an Synorganisation erkennen, der zwischen beiden Organkreisen entstanden ist. Die funktionalen Zusammenhänge zwischen Leitschiene, Lage des Klemmkörpers und Lage der Narbe einerseits und zwischen dem Translator und den Pollinien andererseits haben auch strukturell zu einer engen Verbindung beider Organkreise und damit zur Ausbildung des Gynostegiums geführt. Die fünf Stamina verwachsen jeweils direkt unterhalb der Pollensäcke postgenital mit dem Griffelkopf, so daß insbesondere die Position der Leitschiene unterhalb der Klemmkörper fest fixiert ist. Zumindest bei den *Asclepiadeae* und den *Gonolobeae* sind auch die die Leitschiene bildenden Antherenränder im oberen Abschnitt mit dem Griffelkopf postgenital verbunden. Zu diesen Elementen, die die strukturelle und funktionale Einheit des Gynostegiums konstituieren, kommt noch die Filamentröhre hinzu, die in den allermeisten Fällen den basalen, apokarpen Abschnitt des Gynoeceums umgibt und bis an die Unterseite des Griffelkopfes hinaufreicht. Der interstaminale Zusammenschluß der Filamente hat mindestens zwei Funktionen: einerseits liegt hier normalerweise das Nektarium, andererseits zwingt die Filamentröhre die unter der Leitschiene auskeimenden Pollenschläuche, bis zur Unterseite des Griffelkopfes hinaufzuwachsen.

4. Systematisch bedeutsame Strukturvarianten

Für die Einteilung der *Asclepiadaceae* in Unterfamilien und Triben wurde vorrangig die Ausbildung des Pollinariums herangezogen (BENTHAM & HOOKER 1876, SCHUMANN 1895, BRUYNS & FORSTER 1991). Es zeigen sich hier nämlich insgesamt sechs Varianten, die jeweils unterschiedliche Lösungen der Aufgaben des Pollinariums widerspiegeln.

Die *Secamonoideae* werden aufgrund ihrer vier fertilen Pollensäcke je Anthere von der Unterfamilie *Asclepiadoideae* abgetrennt. Entsprechend sind an jedem Translator auch vier Pollinien angeheftet. Innerhalb der zweiten Unterfamilie finden sich drei Triben mit aufrecht am Translator stehenden Pollinien (*Fockeeae*, *Marsdenieae*, *Stapelieae*) und eine mit hängenden Pollinien (*Asclepiadeae*). Die *Fockeeae* wurden aufgrund ihres primitiven Klemmkörperbaus, der im Zusammenhang mit dem Fehlen von Caudiculae steht, als eigene Tribus abgetrennt (KUNZE & al. 1994). Bei der letzten verbleibenden Tribus, den *Gonolobeae*, läßt sich keine einheitliche Lagebeziehung zwischen Translator und Pollinium erkennen; meistens erstrecken sich die Pollinien mit den Caudiculae mehr oder weniger waagrecht vom Klemmkörper aus. Unschwer läßt sich erkennen, daß bei dem Evolutionsschritt zur hängenden Anordnung der Pollinien die Leitschiene, die ja immer bis zum Klemmkörper hinaufreichen muß, auch am fertilen Antherenabschnitt entlangziehen muß. Die Umgestaltungen des Pollinariums haben also immer auch Folgen für weitere Strukturelemente.

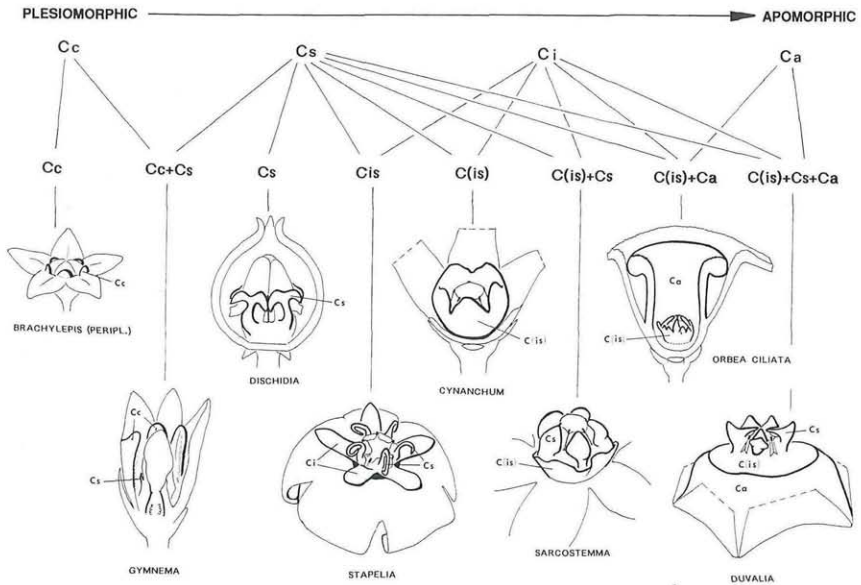


Abb. 9. Typologie der Nebenkronen bei *Periplocaceae* und *Asclepiadaceae*. Die Beispiele demonstrieren verschiedene Kombinationsmöglichkeiten der vier Grundformen. – Ca annuläre Corona, Cc corollinische Corona, Ci interstaminale Corona, Cs staminale Corona. Bei der C(is) sind die staminalen und interstaminalen Abschnitte miteinander verwachsen und bilden eine ring- oder becherförmige Nebenkronen. (Aus LIEDE & KUNZE 1993, Plant Syst. Evol. 185: 276).

In seiner Systematik der *Asclepiadaceae* in dem klassischen Werk von ENGLER & PRANTL hat SCHUMANN 1895 für die unterschiedliche Anordnung der Pollinien eine Verlagerung des pollenerzeugenden Gewebes in der Anthere angenommen. Seiner Ansicht nach hat sich bei den Triben mit aufrecht an den Translatoren stehenden Pollinien der fertile Bereich in den „Endkörper“, also den apikalen Konnektivfortsatz verlagert (SCHUMANN 1895: 197). Diese Interpretation ist unzutreffend (KUNZE 1981). Aus einer genauen Strukturanalyse der *Asclepiadaceae*stamina ergibt sich zweifelsfrei, daß keine Verlagerung der Pollenfächer in ursprünglich sterile Bereiche stattgefunden hat, und daß die aufrechte Anordnung der Pollinien im Pollinarium die einfachere, ursprüngliche Situation darstellt. Die hängende Position ist dagegen verbunden mit einer erheblichen vertikalen Stauchung und Krümmung des Staubblattes, wobei die Pollenfächer und Leitschienen in gleicher Höhe parallel zueinander liegen.

Systematisch bedeutsam ist auch der Aspekt, ob bei der Bestäubung das ganze Pollinium in die Leitschiene eingezogen wird, oder nur ein speziell dafür ausgestalteter Bereich. Bei den *Stapelieae* findet sich an jedem Pollinium eine hakenförmig ansetzende Schiene, die in die Leitschiene

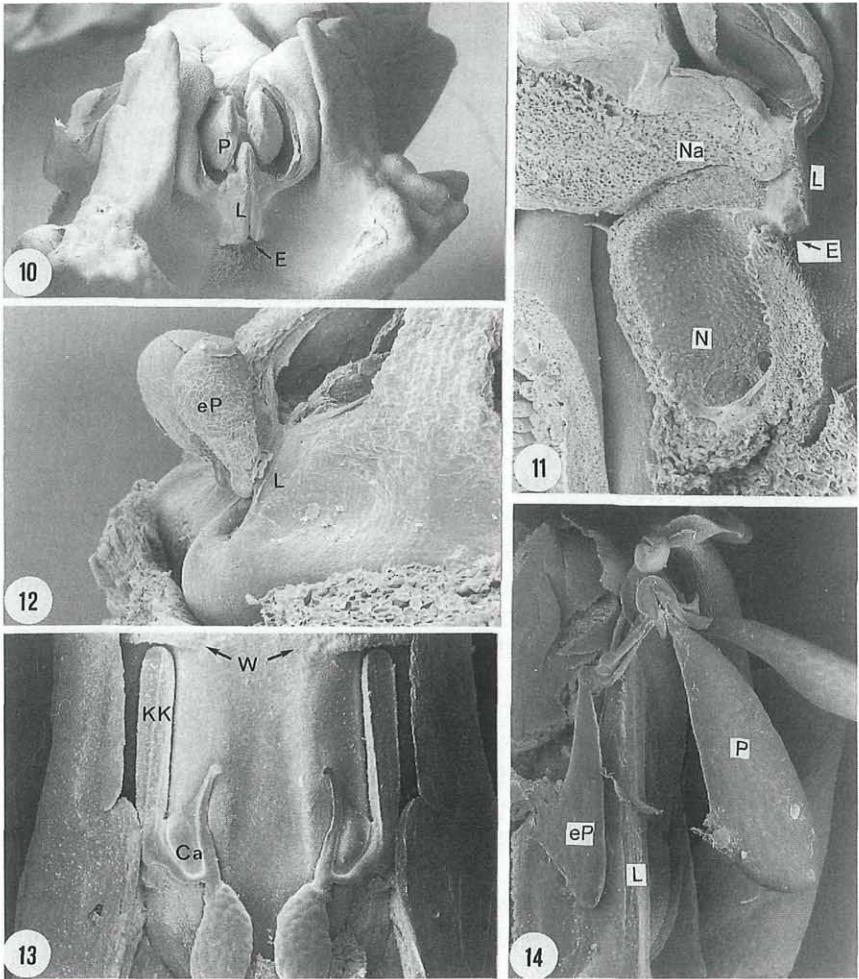


Abb. 10–14. Zusammenhang von Struktur und Funktion bei der Pollenübertragung. – Abb. 10, 11. *Piaranthus decorus* subsp. *cornutus*, relative Lage der bestäubungsrelevanten Strukturen. Die Pollinien sind jeweils mit einem hakenförmigen Keimmund ausgestattet. – Abb. 12. *Leptadenia* sp., bestäubte Blüte. Ein Pollinium wurde mit dem Keimmund in die Leitschiene eingezogen; das zweite noch am Translator hängende Pollinium ist nutzlos. – Abb. 13. *Oxypetalum solanoides*, Translator mit hakenförmigen Caudiculae. – Abb. 14. *Asclepias* sp., Mehrfacheinzug von Translatoren. Beim Einzug eines Polliniums in die Leitschiene hat die abbrechende Caudicula das noch vor Ort befindliche Pollinarium erfaßt. Das Bild zeigt zwei auf diese Weise miteinander verkettete Pollinarien. – Ca Caudicula, E Eingang zum Nektarium, eP eingezogenes Pollinium, KK Klemmkörper, L Leitschiene, N Nektarium, Na Narbe, W Wulst über dem Klemmkörper.

eingeführt wird, während das Pollinium selbst außerhalb bleibt (Abb. 10, 12). Da die Pollenschläuche durch diese Schiene auskeimen, wird sie auch als Keimmund bezeichnet (VOLK 1950). Allerdings treten auch in anderen Triben solche Einzugsanten auf, z. B. in der Gattung *Hoya* und insbesondere bei den *Gonolobeae*. Ihre Ausbildung ist offensichtlich mehrfach unabhängig voneinander erfolgt.

Bei der Gattungsgliederung innerhalb der Tribus wird vielfach die Corona berücksichtigt. Ihre Ausbildung ist einerseits so mannigfaltig, andererseits aber auch wieder auf wenige Typen zurückführbar, daß sie sich als brauchbares Element der systematischen Gliederung erwiesen hat. Es ließen sich vier morphologische Grundelemente der Asclepiadaceencorona herausgliedern, deren unterschiedliche Ausbildung und Kombination zu der fast unüberschaubaren Formenfülle führen (KUNZE 1990, LIEDE & KUNZE 1993). Diese vier Grundelemente werden nach ihrer Lage unterschieden:

1. Die corollinische Nebenkrone unterhalb der Kronröhrenbuchten (Cc). Diese Form ist typisch für die *Apocynaceae* und die *Periplocaceae*, bei den *Asclepiadaceae* kommt sie nur vereinzelt vor. Dieser Außengruppenvergleich zeigt, daß die Cc bei den *Asclepiadaceae* ein plesiomorphes Element darstellt.

2. Die staminale Corona (Cs), die im selben Sektor wie die Cc, aber weiter innen liegt.

3. Im Interstaminalsektor kann aus dem Rezeptakulum eine Interstaminalcorona (Ci) gebildet werden, die entweder einzelne Strahlen aufweist oder mit der staminalen Corona verwächst.

4. Viele *Asclepiadaceae* haben schließlich noch eine ringförmige Verdickung der Kronröhrenoberseite, die als annuläre Nebenkrone (Ca) bezeichnet wird.

Die Abb. 9 zeigt eine Reihe möglicher Kombinationen und Ausbildungsformen dieser Nebenkronen-Elemente.

5. Zur Biologie der Asclepiadaceenblüte

Aufgrund der strukturellen Besonderheiten im Zusammenhang mit der Pollinientnahme und -einführung sind die Asclepiadaceen in ihrem Bestäuberkreis ganz auf Insekten eingeschränkt. Die Leitschienenkonstruktion, die ihnen auch die Bezeichnung „Klemmfallenblumen“ eingetragen hat, und der Klemm-Mechanismus des Translators schließen eine Bestäubung durch Vögel oder Fledermäuse vollständig aus. Innerhalb der Insekten findet sich aber ein breites Spektrum von Blütenbesuchern, die in der Lage sind, die Pollinien zu übertragen. Unter den Hautflüglern sind Bienen und Hummeln die vorherrschenden Bestäuber. Am besten untersucht sind Arten der Gattung *Asclepias*, bei denen Hummeln und Bienen als Pollinienüberträger an erster Stelle stehen (ROBERTSON 1887,

FROST 1965, MACIOR 1965, LYNCH 1977, MORSE & FRITZ 1983, SOUTHWICK 1983, MORSE 1985). Die relativ großen Blüten von *Calotropis gigantea* und *C. procera* werden fast ausschließlich von den bis zu 5 cm großen Holzbienen (*Xylocopa* spp.) bestäubt (WANNTORP 1974, RAMAKRISHNA & GOVINDAPPA 1979, ESIKOWITCH 1986, ALI & ALI 1989). Aber auch Wespen kommen in Frage (z. B. bei *Cynanchum acutum*, KUGLER 1973) und sogar Ameisen wurden in wenigen Fällen als Pollinienüberträger ermittelt (PANT & al. 1982, PANT & CHATURVEDI 1986).

Neben den Hautflüglern kommen vor allem bei vielen *Stapelieae* Fliegen als Bestäuber vor. Fleischfarbene, Aasgeruch verströmende Blüten locken mit dieser Mimikry Aasfliegen an, die ihre Eier auf den Blüten ablegen und dabei die Übertragung der Pollinarien bewirken (WHITTINGTON 1989, MEVE & LIEDE 1994). Bei *Caralluma schweinfurthii* konnte AGNEW 1976 sogar mehrere *Drosophila*-Arten als reguläre Bestäuber feststellen. Die Gattung *Ceropegia* hat sich auf die Ausbildung von Kessel-fallenblumen spezialisiert, in denen kleine Fliegen vorübergehend gefangen gehalten werden (VOGEL 1961, CHATURVEDI 1993). Wie bei den Stapelieen ist auch in der Tribus *Gonolobeae* Myiophilie verbreitet (LIEDE in Druck). Unser einheimisches *Vincetoxicum hirundinaria* wird ebenfalls von Musciden bestäubt. Schon diese Aufzählung zeigt, daß sich Myiophilie sicherlich mehrfach unabhängig voneinander in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen herausgebildet hat.

Als weitere Bestäubergruppe kommen Schmetterlinge (Lepidoptera) in Frage. Die weißen, röhrenförmigen Blüten der Krankschlinge (*Stephanotis floribunda*) werden von Nachfaltern bestäubt. Schon DELPINO zog Mitte des vorigen Jahrhunderts aus den Blüteneigenschaften den Schluß, daß es sich hier um eine Nachtfalterblume handeln müsse (zit. nach HILDEBRAND 1867: 268). Auch *Araujia sericifera* gehört zu den Falterblumen, wobei wohl in erster Linie Nachtfalter beteiligt sind (KNUTH 1905). Aber auch tagsüber wurde Schmetterlingsbesuch beobachtet, so im Botanischen Garten Graz (H. TEPPNER, mdl. Mitt.) und in Spanien (*Macroglossum stellatarum*, AGENJO 1972). Nach Beobachtungen von FORSTER 1992 wird *Hoya australis* von tagaktiven Dickkopffaltern (Hesperiidae) bestäubt. Wie die häufig bei uns kultivierte *Hoya carnosa* zeigt *H. australis* aber eine stärkere Duftemission am Abend, was auf zusätzliche nächtliche Bestäubung hinweist.

Damit wird die Frage der Spezialisierung der Blüten auf ihre Bestäuber angesprochen. Die komplexe Blütenstruktur hängt keineswegs mit einer weitgehenden Beschränkung auf spezielle Bestäubergruppen zusammen. So werden viele Arten der Gattung *Asclepias* von einem breiten Spektrum von Insekten bestäubt. ROBERTSON 1887 beobachtete Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, Coleopteren und Hemiptera an *A. verticillata*, die alle in der Lage waren, Pollinarien aufzunehmen. Dabei kann

die Anheftung des Klemmkörpers am Rüssel, an Körperhaaren oder an den Beinen erfolgen. FROST 1965 sammelte über 60 Insektenarten an den Blüten von *A. syriaca*, *A. incarnata* und *A. tuberosa*, von denen die meisten mit Pollinarien beladen waren. Er berichtet auch von nächtlichen Besuchern, eine Beobachtung, die später auch von anderen bestätigt wurde (BERTIN & WILLSON 1980, MORSE & FRITZ 1983, SOUTHWICK 1983): *A. syriaca* wird zusätzlich zu den Taginsekten regelmäßig auch von Nachtfaltern besucht, die allerdings nur maximal 25% des Bestäubungserfolgs leisten. Interessant ist, daß auch hier ähnlich wie bei *Hoya* die Blüten eine spezifische nächtliche Aktivität zeigen: die Nektarbildung ist nachts weitaus stärker (etwa doppelte Glucosemenge) als am Tage. MORSE & FRITZ 1983 und MORSE 1985 deuten dieses Phänomen als eine Strategie, mit der die Pflanze bei einer offensichtlich begrenzten Anzahl von Fremdpollinien möglichst viele Bestäuber anlockt.

Vielfach wurde davon berichtet, daß blütenbesuchende Insekten mit dem Rüssel oder mit einem Bein in der Leitschiene festklemmen und sich nicht mehr befreien können (SPRENGEL 1793, TREVIRANUS 1847, KNUTH 1905, FROST 1965). *Araujia sericifera* wird in Brasilien wegen dieser Eigenschaft als „grausame Pflanze“ bezeichnet, da man häufig tote Schmetterlinge in den Blüten findet (AGENJO 1972). Es handelt sich dabei aber keineswegs um Insektivorie; das Festklemmen kleiner und schwacher Insekten ist ein Nebeneffekt des Leitschienen-Mechanismus, der für die präzise Hinführung des Insektenorgans zum Spalt des Klemmkörpers notwendig ist.

Als letzter Aspekt zur Bestäubungsbiologie der *Asclepiadaceae* sei noch die Möglichkeit der Selbstbestäubung erwähnt. Die auch wegen ihrer Schlauchblätter interessante und in Gewächshäusern oft gehaltene *Dischidia pectenoides* fruchtet nach Selbstbestäubung und bringt dabei auch keimfähige Samen hervor (KUNZE 1991: 250). Auch bei *Asclepias*-Arten und bei *Tylophora hirsuta* wurde Autogamie beobachtet (BOOKMAN 1984, CHATURVEDI 1989). Dabei keimen die Pollenschläuche bereits in den noch in der Anthere sitzenden Pollinien aus und wachsen von oben durch die Leitschiene zur Narbe. Bei der Bewertung von Selbstbestäubung muß allerdings beachtet werden, daß zumindest in der Gattung *Asclepias* die Inkompatibilitätsreaktion sehr spät, nämlich erst im Ovar stattfindet. Auch Pollenschläuche, die den Narbenbereich durchdringen und durch den Griffelkanal bis zum Ovar vordringen, müssen daher nicht unbedingt zur Fruchtbildung führen (WYATT & BROYLES 1994: 427).

Die für den Bestäubungsvorgang zentrale Struktur ist in der Anordnung der Elemente Nektarium – Leitschiene – Narbe – Translator zu sehen. In den meisten Fällen liegen diese Elemente in vertikaler Anordnung übereinander, so daß das Insekt mit dem Rüssel ganz nach unten in die

Blüte vordringen muß, um an den Nektar zu gelangen. Beim Zurückziehen des Rüssels gelangt eine Borste oder eine Hautfalte in die nach unten erweiterte Öffnung der Leitschiene und wird durch die Führungsstruktur der Leitschiene nach oben zum Klemmkörper des Translators geführt. Die Abb. 10 und 11 zeigen diese Anordnung der bestäubungsrelevanten Elemente bei *Piaranthus decorus* subsp. *cornutus*. Bei dieser stammsukkulenten Stapeliee sind die Nektarien tief geborgen und nur durch eine kleine Öffnung direkt unter dem Leitschieneingang zu erreichen. Der Rüssel des Bestäubers wird beim Zurückziehen fast zwangsläufig in die Leitschiene eingezogen. Häufig leistet der Klemmkörper durch einen über ihm liegenden Gewebewulst des Griffelkopfes stärkeren Widerstand gegen die Zugrichtung, so daß das Insektenorgan fest in den Spalt eingeklemmt wird (W in Abb. 13; KUNZE 1991). Beim Versuch sich zu befreien zieht das Insekt das ganze Pollinarium heraus. Dieser Vorgang kann pro Blüte nur fünfmal stattfinden, da nur fünf Pollinarien vorhanden sind.

Bei vielen Arten ist zu beobachten, daß die Pollinien bzw. die Caudiculae nach dem Herausziehen eine Bewegung ausführen, durch die erst eine dem Pollinieneinzug entsprechende Position gewonnen wird. Bei den Stapelieen kippen die Pollinien nach unten, dabei erreicht der Keimmund seine hakenförmig aufwärts gerichtete Lage und kann in die Leitschiene eingezogen werden (Abb. 12). Bei vielen *Asclepiadeae* und auch bei Gonoloben bewegen sich die Caudiculae nach hinten, so daß die Pollinien in einer Ebene mit dem Klemmkörper-Schlitz stehen und damit eine optimale Lage für den Einzug haben. Wenn dann das Insekt mit dem Pollinium beladen eine andere Blüte besucht, kann bei dem prinzipiell gleichen Bewegungsablauf anstelle eines Insektenorgans ein Pollinium in die Leitschieneöffnung geraten und in die Narbenkammer hinaufgezogen werden. Bei *Vincetoxicum* und anderen *Asclepiadeae* besitzt die Leitschiene eine zweite innere Führungsleiste (KUNZE 1981), die der genauen Positionierung des Polliniums unterhalb des Griffelkopfes in der Narbenkammer dient (Abb. 15, 17). Auch die Funktion des Pollinieneinzugs in die Leitschiene hat sich vielfältig in organischer Strukturbildung niederschlagen. Die Abb. 10 und 13 zeigen einige Varianten der Hakenbildung, die das Einfädeln des Polliniums in die Leitschiene ermöglicht. In der Gattung *Asclepias* sind die Translatores so gestaltet, daß beim Einzug das Pollinium in der Narbenkammer abreißt und die Caudicula weiter aufwärts gleitet und sich selbst in dem neuen Klemmkörper verhakt. Auf diese Weise können ganze Ketten von Pollinarien entstehen (Abb. 14; BROWN 1833, CORRY 1884, FROST 1965, MACIOR 1965, WYATT 1976).

An den Antherenflanken innerhalb der Leitschiene liegt häufig ein Epithelnektarium (Abb. 15, 17, 18), aus dem einerseits der Nektar herabfließt und sich unten an der Leitschieneöffnung sammelt, das andererseits aber auch das eingezogene Pollinium mit Nektar befeuchtet und

dadurch die Keimung der Pollenschläuche einleitet (EISIKOWITCH 1986, KEVAN & al. 1989). Eine interessante Variante der hier geschilderten Grundstruktur in der Anordnung der biologisch wichtigen Elemente hat sich in der Gattung *Asclepias* und *Calotropis* herausgebildet. Hier tragen die Staubblätter auffallende tütenförmige (*Asclepias*) bzw. schneckenförmig eingerollte (*Calotropis*) Nebenkronen, die während der Anthese mit Nektar gefüllt sind. Auf den Untersuchungen Stadlers 1886 aufbauend, konnten GALIL & ZERONI 1965 für *Asclepias* nachweisen, daß das primäre Nektarium auch hier interstaminal innerhalb der Leitschiene liegt, der Nektar jedoch durch enge Spalten der Corona kapillar in die Tüten geleitet wird. Nach eigenen Untersuchungen an *Calotropis procera* und *C. gigantea* liegt bei diesen Arten ein gleichartiger Mechanismus der Nektarleitung vor (KUNZE unveröff.). Die Hauptnektarquelle für die Bestäuber liegt damit nicht mehr unterhalb der Leitschiene, sondern seitlich neben ihr. Schon DELPINO (s. HILDEBRAND 1867: 267, 268) erkannte den Zusammenhang dieser Lage der Nektaren mit der Pollinienübertragung durch das Insektenbein. Bei *Asclepias* und *Calotropis* geraten die bestäubenden Hymenopteren während der Nektarsuche häufig auch mit den Beinen in die Vertiefungen unter den Leitschienen, beim Herausziehen wird ein Teil des Fußes – Borsten, Pulvillus – eingeklemmt.

Den inneren Abschluß der Narbenkammer bildet die Wand der Filamentröhre, die damit das Wachstum der Pollenschläuche nach oben zum Griffelkopf lenkt (Abb. 15). Die Pollenschläuche wachsen genau über dem oberen Rand der Filamentröhre in den Griffelkopf hinein, indem sie die Epidermis durchbrechen. Über die Lage der Narbe, also die Eintrittsstelle der Pollenschläuche in den Griffelkopf, bestand lange Zeit Unklarheit. BROWN 1833 beschreibt das Auskeimen der Pollenschläuche bei einigen *Asclepias*-Arten. Nach seinen Beobachtungen wächst der Strang von Pollenschläuchen über die Oberkante der Filamentröhre und entlang der Griffelkopf-Unterseite bis zum Ansatz der beiden Griffel. Erst hier treten sie seiner Meinung nach durch eine Öffnung in den Griffel ein (BROWN 1833: 725). CORRY 1884 schließt sich dem an, während DEMETER 1922 zu einer etwas modifizierten Auffassung gelangt: die eigentliche Narbe liege ringförmig um die Ansatzstelle der beiden Griffel, die Pollenschläuche wachsen also zunächst noch in den Griffelkopf hinein. Erst später wurde erkannt, daß die Eintrittsstelle der Pollenschläuche in den Griffelkopf direkt über dem Ansatz der Filamentröhre liegt, d. h. die rezeptive Oberfläche der Narbe liegt im oberen Teil der Narbenkammer (HOLM 1950, GALIL & ZERONI 1965). Ausführliche Untersuchungen anhand von Mikrotomschnitten bestäubter Blüten zeigen die Richtigkeit dieser Auffassung (KUNZE 1991, KUNZE & LIEDE 1991). Es gibt also in jeder Blüte fünf getrennte Narbenflächen; die Pollenschläuche eines eingezogenen Polliniums können nur an der Narbenfläche ihrer Narbenkammer in den Griffelkopf

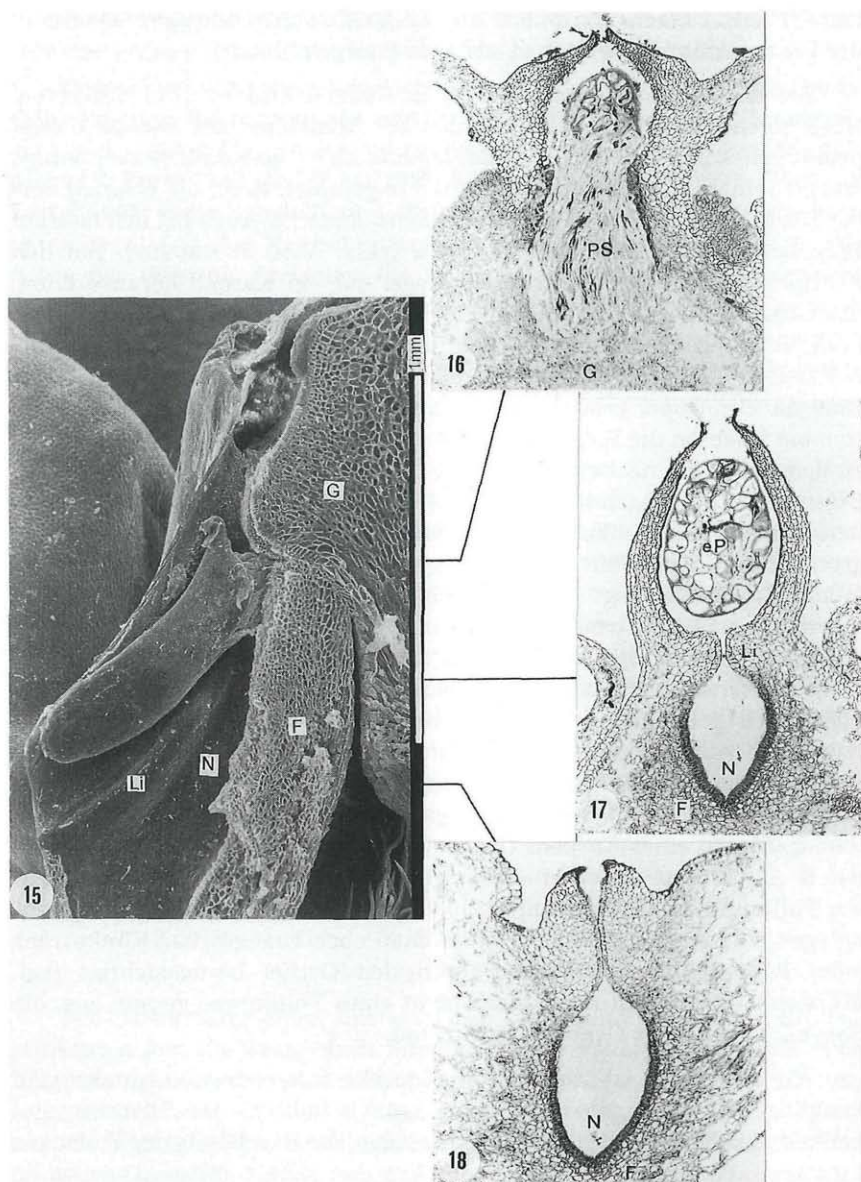


Abb. 15–18. Pollination bei *Sarcostemma clausum*. – Abb. 15. In die Leitschiene eingezogenes Fremdpollinium mit beginnender Pollenschlauch-Keimung. – Abb. 16–18. Querschnitte durch drei Regionen der Leitschiene mit eingezogenem Fremdpollinium. – eP eingezogenes Pollinium, F Filamenttröhre, G Griffelkopf, Li innere Leitschiene, N Epithelnektarium, Na Narbe, PS Pollenschläuche.

eintreten. Ein Wachstum außen an der Griffelkopf-Unterseite innerhalb der Filamentröhre scheint normalerweise ausgeschlossen.

Bei der Fruchtbildung der Asclepiadaceen gibt es zwei Varianten. Nach eigenen Beobachtungen werden bei *Secamone* und *Fockea* – zwei primitiven Taxa innerhalb der *Asclepiadaceae* – gewöhnlich zweiteilige, wie Büffelhörner aussehende Balgfrüchte gebildet, d. h., die Ovarien beider Karpelle wurden von Pollenschläuchen erreicht. Auch bei den meisten *Stapeliae* reifen solche Doppelfrüchte (pers. Mitt. P. BRUYNS). Bei den *Asclepiadeae* jedoch scheint in der Regel nur ein Karpell heranzureifen, das zweite obliertiert. In diesem Fall erreichen die Pollenschläuche eines Polliniums regelmäßig nur ein Ovar, wie CORRY 1884, FRYE 1902, SPARROW & PEARSON 1948 und SAGE & al. 1990 an *Asclepias*-Arten und ALI & ALI 1989 an *Calotropis procera* herausfanden. Auch in der Gattung *Sarcostemma* wachsen die Pollenschläuche eines Polliniums jeweils geschlossen zu dem ihnen am nächsten liegenden Griffelkanal (KUNZE & LIEDE 1991). Eigene Beobachtungen deuten darauf hin, daß diesem Verhalten der Pollenschläuche anatomische Gegebenheiten im Griffelkopfgewebe zugrundeliegen. Zwischen den beiden Ansätzen der Griffel an der Griffelkopf-Unterseite liegt eine Zone mit sehr kleinen, dicht gepackten Zellen, die sich deutlich vom großzelligen und lockeren Transmissionsgewebe abheben. – Eine Doppelfrucht wird demnach bei diesen Gattungen nur dann entstehen, wenn zwei Narbenkammern, die nicht zum selben Karpellbereich gehören, mit Pollinien belegt werden. Damit ist in diesen Fällen die wahrscheinlich ursprüngliche Funktion des Griffelkopfes, die Pollenschläuche immer beiden Ovarien zuzuführen (Compitum, s. o.), wieder aufgehoben zugunsten einer möglichst vollständigen Befruchtung der Samenanlagen eines Karpells (KUNZE 1991). Interessant sind hier die von ALI & ALI 1989 mitgeteilten Zahlenwerte: bei *Calotropis procera* enthält ein Pollinium im Durchschnitt 350 Pollenkörner, ein Ovar 285 Samenanlagen (ALI & ALI 1989: 178). Wenn man noch eine gewisse Konkurrenz beim Pollenschlauchwachstum durch den Griffel berücksichtigt (vgl. MULCAHY 1979), dann reicht der Vorrat eines Polliniums gerade aus, die Samenanlagen eines Ovars zu befruchten.

Wie erfolgreich ist nun diese strukturelle aufwendige und funktionell komplexe Methode der Pollenübertragung? Anhand der Strukturgegebenheiten läßt sich zunächst folgendes sagen: die Bündelung des Pollens in insgesamt 10 Pollinien/Blüte vermindert das zahlenmäßige Angebot an Übertragungseinheiten, hebt aber andererseits bei erfolgreicher Einführung eines Polliniums durch die große Anzahl der damit übertragenden Pollen die mögliche Zahl befruchteter Samenanlagen. Die Anordnung in 5 separat zu besuchenden Blütenabschnitten („Revolverbüte“) setzt zudem die Chancen einer Pollinarienentnahme nach jedem erfolgreichen Besuch um 20% herab, da die Wahrscheinlichkeit, in eine Leitschiene mit noch vorhandenem

Pollinarium zu geraten, jeweils um ein Fünftel verringert wird. Gleiches gilt vice versa für die Insertion eines Polliniums in die Narbenkammer.

Obwohl verallgemeinernde Aussagen aufgrund der wenigen und stark differierenden Beobachtungen von Pollinienübertragung und Fruchtsatz in der Natur (DOCTERS VAN LEEUWEN 1913, WYATT 1976, LYNCH 1977, MORSE & FRITZ 1983, ALI & ALI 1989, LIEDE & WHITEHEAD 1991, KUNZE & LIEDE 1991) kaum möglich sind, läßt sich den vorliegenden Ergebnissen entnehmen, daß der Bestäubungserfolg meist relativ niedrig liegt. Für Arten der Gattung *Asclepias*, die in den USA umfangreich untersucht wird, wird der Fruchtsatz mit Durchschnittswerten von 0,3–5% angegeben (WYATT & BROYLES 1994). Andererseits bedeutet aber eine gelungene Befruchtung gleich die Reifung vieler Samen, so daß die *Asclepiadaceae* wohl eher mit einer Langzeitstrategie als mit Massenproduktion von Samen arbeiten.

Eine interessante Hypothese über die Funktion der Leitschiene bzw. der Narbenkammer hat HOLM 1950 aufgestellt: seiner Ansicht nach funktionieren Pollinium und Narbenkammer einer Art wie Schlüssel und Schloß. „In several closely related species of *Sarcostemma* which occupy the same or contiguous areas, there are differences in the shape of the pollinium-sac and corpusculum and complementary differences in the anther wings which would make hybridization very difficult“ (HOLM 1950: 499). Damit stellten Leitschiene und Pollinium einen vor der Bestäubung wirksamen Isolationsmechanismus dar. – Diese Annahme hat sich nicht bestätigen lassen. KEPHART & HEISER 1980 haben bei drei nahe zusammen wachsenden *Asclepias*-Arten interspezifische Pollinienübertragung festgestellt. „Neither the proposed lock and key mechanism nor differential placement of pollinium types on insects is sufficient to prevent inter-specific pollinium transfer“ (KEPHART & HEISER 1980: 743).

6. Zur Evolution von Blüteneigenschaften der *Asclepiadaceae*

Die Ausbildung einer solchen Fülle neuer und komplexer Blütenstrukturen legt die Frage nach ihrer Evolution nahe. Es zeigt sich auch hier, wie in vielen anderen Fällen, die Blüte als ein Mosaik aus unterschiedlich weit evolvierten Einzelorganen. Trotz der starken Neigung zur Entwicklung neuer Organe und Strukturzusammenhänge haben natürlich auch die *Asclepiadaceae* alte Grundzüge der Angiospermenblüte bewahrt. Als ursprünglich sind die Abfolge der Organkreise vom Kelch bis zum Gynoeceum wie auch die Pentamerie anzusehen. Nirgends in der Familie scheint auch die Radiärsymmetrie verlassen worden zu sein. Auf dem Boden dieser konservativen Strukturen haben sich dann weitgehend unabhängig voneinander die verschiedenen Um- und Neubildungen vollzogen. Unter den Umbildungen sind besonders diejenigen

bemerkenswert, die sich an gewöhnlich sehr stabilen Grundstrukturen vollzogen haben: die faziale Antherenreduktion, die Verlagerung der Narbe an die Unterseite des Griffelkopfes, und die sekundäre Apokarpie der basalen Karpellabschnitte. Ganz unterschiedliche Grade des Entwicklungszustandes zeigen sich vor allem in den Neubildungen. So finden sich z. B. bei *Fockea* primitiv gebaute Translatoren und eine kaum entwickelte Leitschiene neben einer hoch differenzierten und abgeleiteten Corona. Umgekehrt bildet bei einer Gruppe innerhalb der *Asclepiadeae*, den *Astephaninae*, eine Reihe von Arten mit abgeleitetem Translatorbau überhaupt keine Nebenkronen aus (LIEDE 1994). Es läßt sich daher nicht an einigen Beispielen die Evolution der Asclepiadaceenblüte insgesamt zeigen, sondern nur die mögliche Entwicklung einzelner Organe und Organsysteme nachvollziehen. Dies soll hier am Beispiel der Corona und des Translators, den auffälligsten Neubildungen der Asclepiadaceenblüte, versucht werden.

6.1. Corona

Aus vergleichend-morphologischen Untersuchungen läßt sich zeigen, daß die *Asclepiadaceae* bei der Ausbildung ihrer Nebenkronen nicht völliges Neuland betraten, sondern zunächst auf Potenzen aus dem vegetativen Bereich zurückgreifen konnten. Die primäre Form der Corona, die auch bei den nahe verwandten Familien *Apocynaceae* und *Periplocaceae* regelmäßig zu finden ist, ist die in den Kronblattbuchten stehende corollinische Nebenkronen (Cc). Nach Stellung und Ausbildung stimmt diese Corona mit den in Laubblattachseln und in den Kelchbuchten stehenden Kollateralen überein. Die Blüten haben sozusagen dieses Anlagemuster aus dem vegetativen Bereich übernommen, die neuen Organe aber mit anderen Funktionen (Schauapparat, Leitstrukturen) versehen (KUNZE 1990). Während es aber bei den *Apocynaceae* und den *Periplocaceae* bei der Ausbildung der corollinischen Corona geblieben ist, haben die *Asclepiadaceae* ganz neue Aktivitäten entfaltet und die Cc weitgehend ersetzt durch Neubildungen aus dem rezeptakulären und staminalen Bereich. Dabei läßt sich die Evolution neuer Coronelemente in zentrifugaler Folge erkennen: Die einfachste und wahrscheinlich plesiomorphe Form ist die staminale Nebenkronen in Gestalt einzelner blattartiger Anhängsel am Staubblattücken, wie sie vielfach bei *Marsdenieae* und auch schon bei den *Secamonoideae* zu finden ist. Die Anlage von weiteren fünf Elementen in den Interstaminalsektoren ist ein 2. Evolutionsschritt, der auch zur Verschmelzung beider Nebenkronen und damit zur ringförmigen Corona führen kann. Als jüngstes Glied in dieser Serie ist die annuläre Nebenkronen auf der Kronröhre zu betrachten, die sicherlich in mehreren Verwandtschaftskreisen unabhängig entstanden ist (z. B. *Stapelieae*, *Gonolobeae*, *Tylophora*; vgl. Abb. 9).

6.2. Translator

Als reines Sekretionsprodukt stellt der Translator der *Asclepiadaceae* in seiner komplexen Gestalt ein wohl einmaliges Gebilde innerhalb der Angiospermen dar. Funktional vergleichbar ist allenfalls der zelluläre Stipes der *Orchidaceae*, an dem in ähnlicher Weise die zu Pollinien vereinten Pollen haften. Analog zu den *Asclepiadaceae* ist auch der Stipes mit seiner basalen Klebscheibe eine Bildung des Gynoeceums, und zwar der Narbenregion des medianen Karpells. Die Strukturbildung hat hier allerdings keineswegs den Komplexitätsgrad des *Asclepiadaceae*-translators erreicht.

In den drei Taxa, die aufgrund der Ausbildung eines Griffelkopfes als eine engere Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Gentianales betrachtet werden – *Apocynaceae*, *Periplocaceae*, *Asclepiadaceae* – zeigen sich mehrere Stufen in der Ausbildung der Funktionsgestalt des Translators. Die einfachste Form liegt bei der Mehrzahl der *Apocynaceae* vor, deren Griffelkopf ein klebriges Sekret abscheidet, das nach der Ausscheidung nicht erhärtet. Der hier nicht zu Pollinien vereinte Pollen fällt aus den Pollenfächern auf den oberen Griffelabschnitt bzw. das Klebsekret und wird durch einen im Prinzip gleichartigen Bewegungsablauf wie bei den *Asclepiadaceae* vom Bestäuber entnommen (vgl. SCHICK 1980, 1982, FALLEN 1986, NILSSON & al. 1993). Die Bildung eines solchen Klebsekrets ist vermutlich auf die ursprüngliche, der Pollenkeimung dienende Ausscheidung eines Narbensekrets zurückzuführen. Mit Recht spricht man in diesem Fall von sekundärer Pollenpräsentation (YEO 1993). Auf demselben Weg wird dann die Pollenfracht auch wieder eingeführt und dabei an die untere Hälfte des Griffelkopfes gebracht, wo die Pollenschläuche auskeimen. Sowohl strukturell wie auch funktional ist das Klebsekret der *Apocynaceae* durchaus als ein einfacher Vorläufer der festen und ausgestalteten Translatoren bei den *Periplocaceae* und den *Asclepiadaceae* anzusehen. Bei den *Apocynaceae* lassen sich zwei Stufen in der funktionalen Differenzierung des Griffelkopfes unterscheiden (SCHICK 1980). Bei der primitiveren Form scheidet die gesamte Griffelkopf-Oberfläche ein Sekret ab, das sowohl der Pollenanheftung und -übertragung dient, wie auch der Pollenkeimung. Die Funktion des Narbensekrets und des Translatorssekrets sind strukturell nicht getrennt. Dagegen findet sich bei weiter evolvierten *Apocynaceae*blüten eine klare räumliche Trennung beider Funktionen. Das Translatorsekret wird von der oberen Griffelkopfhälfte gebildet, während die Narbenregion zunehmend an die Unterseite des Griffelkopfes verlagert wird (Abb. 19, 20).

Einen weiteren Evolutionsschritt zeigen die *Periplocaceae*, die zwar noch bei dem Klebprinzip bleiben, aber einen differenziert ausgestalteten festen Translator ausbilden. Er besteht aus der basalen Klebplatte zum Anheften an das Insekt, einem Stiel und der apikalen Schaufel, auf der der

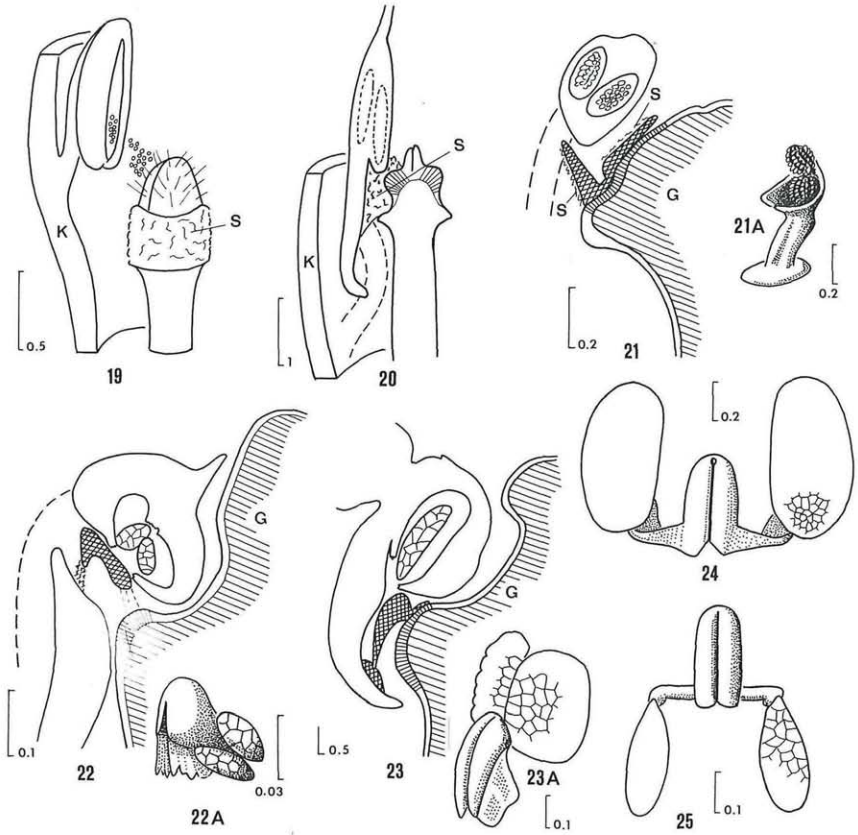


Abb. 19–25. Morphologische Reihe der Translatoren bei den *Apocynaceae*, *Periplocaceae* und *Asclepiadaceae*, in der sich die mögliche Evolution vom einfachen Narbensekret bis zum hochdifferenzierten Translator widerspiegelt. – Abb. 19. *Carissa hematocarpa* (*Apocynaceae*). – Abb. 20. *Nerium indicum* (*Apocynaceae*). – Abb. 21, 21A. *Hemidesmus indicus* (*Periplocaceae*). – Abb. 22, 22A. *Secamone alpinii*. – Abb. 23, 23A. *Fockea sinuata*. – Abb. 24. *Stephanotis floribunda*. – Abb. 25. *Vincetoxicum hirsutaria*. – G Griffelkopf, K Kronröhre, S klebriges Sekret. Maßstab in mm.

Pollen haftet. Auch hier ist der Übertragungsablauf mit den *Asclepiadaceae* vergleichbar. Von der funktionalen Seite betrachtet, hat das undifferenzierte Klebsekret der *Apocynaceae* ebenfalls zwei unterschiedliche Regionen: im oberen Bereich sammelt sich der festhaftende Pollen, das eingeführte Insektenorgan kommt von unten her an das Sekret. Etwas vereinfacht vorgestellt, ist bei den *Periplocaceae* zwischen den beiden funk-

tionalen Klebbereichen eine feste Verbindung mit plattenförmigen Klebflächen entstanden (Abb. 21).

Durch genaue Strukturanalyse der Translatorelemente konnte nachgewiesen werden, daß der Translator der Asclepiadaceen zumindest in seiner primitiven Ausprägung bei den *Secamonoideae* und den *Fockeeae* (vgl. KUNZE & al. 1994) Homologien mit dem Translator der *Periplocaceae* aufweist. Er läßt sich durch relativ wenige einfache Entwicklungsschritte von ihm ableiten (KUNZE 1993). Innerhalb der Familie lassen sich zudem Formenreihen aufzeigen, die die Weiterentwicklung bis zum höchstentwickelten Klemmkörper mit stabiler Bodenbildung, sich in Längsrichtung eindrehenden Klemmkanten und Caudiculae zur Pollinie nanheftung dokumentieren (KUNZE 1994).

Allerdings sind bei dem übereinstimmenden Bewegungsablauf bei der Pollenentnahme und ihrer Wiedereinführung gleichartige Funktionsstrukturen (Konstruktionen) zu erwarten. Der Nachweis lagegleicher Elemente und eines gemeinsamen Grundbauplans bei den Translatoren aller drei Familien schließt daher eine bis zu einem gewissen Grad unabhängige Entstehung der Translatorenformen nicht aus. Andererseits repräsentieren die Translatoren der *Apocynaceae* – *Periplocaceae* – *Secamonoideae* – *Fockeeae* – *Marsdenieae* – *Asclepiadeae* eine Stufenleiter von funktionaler und struktureller Höherentwicklung (Abb. 19–25). In dieser Weise könnte man sich die Evolution vom formlosen Klebsekret bis zum ausgestalteten Asclepiadaceentranslator vorstellen.

7. Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. H. TEPPNER (Graz) für die Anregung zu dieser Arbeit und für die Überlassung von Blütenmaterial aus dem Botanischen Garten der Universität Graz. Herrn Prof. Dr. A. WEBER (Wien) sowie Herrn Prof. Dr. H. UHLARZ (Kiel) danke ich für die Gelegenheit zu den rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen. Herrn Dr. B. KIRCHOFF (Greensboro, USA) danke ich für Blütenmaterial.

8. Literatur

- AGENJO R. 1972. Localizacion en Santander del Aclimatado Arbusto Brasileiro *Araujia sericifera* BROTT, *Asclepiadaceae*. – Graellsia 28: 3–13.
- AGNEW J. D. 1976. A case of myophily involving Drosophilidae (Diptera). – J. S. Afr. Bot. 42: 85–95.
- ALI T. & ALI S. I. 1989. Pollination Biology of *Calotropis procera* subsp. *hamiltonii* (*Asclepiadaceae*). – Phytos (Horn, Austria) 29 (2): 175–188.
- BAUM H. 1948. Postgenitale Verwachsungen in und zwischen Karpell- und Staubblattkreisen. – Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1. Abt. 157: 17–38.
- BAYER M. B. 1978. Pollination and hybridisation in Stapeliads. – *Asclepiadaceae* 13: 4–6.

- BENTHAM G. & HOOKER J. D. 1976. *Genera Plantarum* 2. – Reeve, Williams & Norgate, London.
- BERTIN R. I. & WILLSON M. F. 1980. Effectiveness of diurnal and nocturnal pollination of two milkweeds. – *Can. J. Bot.* 58: 1744–1746.
- BOOKMAN S. S. 1984. Evidence for selective fruit production in *Asclepias*. – *Evolution* 38: 72–86.
- BROWN R. 1833. Observations on the origin and mode of fecundation in *Orchideae* and *Asclepiadaceae*. – *Transact. Linn. Soc. London (Bot.)* 16: 685–745.
- BRUYNS P. V. & FORSTER P. I. 1991. Recircumscription of the *Stapelieae* (*Asclepiadaceae*). – *Taxon* 40: 381–391.
- CARR S. G. M. & CARR D. J. 1961. The functional significance of syncarpy. – *Phytomorphology* 11: 249–256.
- CHATURVEDI S. K. 1989. Abiotic pollination in *Tylophora hirsuta* WIGHT (*Asclepiadaceae*). – *Asklepias* 45: 58–62.
- 1993. Modes of pollination in some Indian *Ceropegias* (*Asclepiadaceae*). – *Proc. int. Symp. Pollin. Trop.* 1993, India, p. 160–164.
- CORRY T. H. 1884. On the structure and development of the gynostegium and the mode of fertilization in *Asclepias cornuti*. – *Transact. Linn. Soc. London* 2(2): 173–207.
- DEMETER K. 1922. Vergleichende Asclepiadeenstudien. – *Flora N. F.* 15: 130–176.
- DOCTERS VAN LEEUWEN W. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger *Dischidia*-Arten. – *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg* 27: 65–91.
- EISIKOWITCH D. 1986. Morpho-ecological aspects on the pollination of *Calotropis procera* (*Asclepiadaceae*) in Israel. – *Plant. Syst. Evol.* 152: 185–194.
- ENDRESS P. K., JENNY M. & FALLEN M. E. 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecea in higher advanced dicotyledons (*Sapindales*, *Malvales*, *Gentianales*). – *Nord. J. Bot.* 3: 293–300.
- & STUMPF S. 1990. Non-tetrasporangiate stamens in the angiosperms: structure, systematic distribution and evolutionary aspects. – *Bot. Jahrb. Syst.* 112: 193–240.
- FALLEN M. E. 1986. Floral structure in the *Apocynaceae*: Morphological, functional and evolutionary aspects. – *Bot. Jahrb. Syst.* 106: 245–286.
- FROST S. W. 1965. Insects and pollinia. – *Ecology* 46: 556–558.
- FRYE T. C. 1902. A morphological study of certain *Asclepiadaceae*. – *Bot. Gaz.* 34: 389–413.
- GALIL J. & ZERONI M. 1965. Nectar system of *Asclepias curassavica*. – *Bot. Gaz.* 126: 144–148.
- HILDEBRANDT F. 1867. Frederigo Delpino's Beobachtungen über die Bestäubungsvorrichtungen bei den Phanerogamen. Mit Zusätzen und Illustrationen. – *Bot. Zeitg.* 28: 265–287.
- HOLM R. W. 1950. The American species of *Sarcostemma* R. BR. (*Asclepiadaceae*). – *Ann. Miss. bot. Gard.* 37: 477–560.
- KEPHART S. R. & HEISER C. B. 1980. Reproductive isolation in *Asclepias*: lock an key hypothesis reconsidered. – *Evolution* 34: 738–746.
- KEVAN P. G., EISIKOWITCH D. & RATHWELL B. 1989. The role of nectar in the germination of pollen in *Asclepias syriaca* L. – *Bot. Gaz.* 150: 266–270.
- KNUTH P. 1899, 1905. *Handbuch der Blütenbiologie*, 2(2), 3(2). – Leipzig.

- KUGLER H. 1973. Zur Bestäubung von *Cynanchum acutum* L. durch Faltenwespen (Vespidae). – In: BRANTJES N. B. M. & LINSKENS H. F. (eds.): Pollination and dispersal, p. 61–68. – Nijmegen.
- KUNZE H. 1981. Morphogenese und Synorganisation des Bestäubungsapparates einiger Asclepiadaceen. – Beitr. Biol. Pfl. 56: 133–170.
- 1990: Morphology and evolution of the corona in *Asclepiadaceae* and related families. – Trop. subtop. Pflanzenwelt 76: 1–51.
- 1991. Structure and function in asclepiad pollination. – Plant Syst. Evol. 176: 227–253.
- 1993. Evolution of the translator in *Periplocaceae* and *Asclepiadaceae*. Plant Syst. Evol. 185: 99–122.
- 1994. Ontogeny of the translator in *Asclepiadaceae* s. str. – Plant Syst. Evol. (in press).
- & LIEDE S. 1991: Observations on pollination in *Sarcostemma* (Asclepiadaceae). – Plant Syst. Evol. 178: 95–105.
- MEVE U. & LIEDE S. 1994. *Cibirhiza albersiana*, a new species of *Asclepiadaceae*, and establishment of the tribe *Fockeeae*. – Taxon 43: 367–376.
- LIEDE S. 1994. Myth and reality of the subtribe *Astephaninae* (DECNE.) SCHUMANN (*Asclepiadaceae*). – Bot. J. Linn. Soc. 114: 81–98.
- (im Druck). Some observations on pollination in Mexican *Asclepiadaceae* – Madroño.
- & KUNZE H. 1993. A descriptive system for corona analysis in *Asclepiadaceae* and *Periplocaceae*. – Plant Syst. Evol. 185: 275–284.
- & WHITEHEAD V. 1991. Studies in the pollination biology of *Sarcostemma viminalis* R. Br. s. l. – S. Afr. J. Bot. 57: 115–122.
- LINSKENS H. F. & SUREN M. L. 1969. Die Entwicklung des Polliniums von *Asclepias curassavica*. – Ber. deutsch. bot. Ges. 82: 527–534.
- LYNCH S. P. 1977. The floral ecology of *Asclepias solanoana* Woods. – Madroño 24: 159–177.
- MACIOR L. W. 1965. Insect adaptation and behavior in *Asclepias* pollination. – Bull. Torrey bot. Club 92: 114–126.
- MARKGRAF F. 1971. Beobachtungen an den europäischen Arten der Gattung *Vincetoxicum*. – Bot. J. Linn. Soc. 64: 370–376.
- MEVE U. & LIEDE S. 1994. Floral biology and pollination in Stapeliads – new results and a literature review. – Plant Syst. Evol. 192: 99–116.
- MORSE D. H. 1985. Die Seidenpflanze und ihre Besucher. – Spektrum d. Wissenschaften 1985 (9): 48–56.
- & FRITZ R. S. 1983. Contribution of diurnal and nocturnal insects to the pollination of common milkweed (*Asclepias syriaca* L.) in a pollen-limited system. – Oecologia (Berlin) 60: 190–197.
- MULCAHY D. L. 1979. The rise of the angiosperms: a genealogical factor. – Science 206: 20–23.
- NILSSON S., ENDRESS M. E. & GRAFSTRÖM E. 1993. On the relationship of the *Apoynaceae* and *Periplocaceae*. – Grana Suppl. 2: 3–20.
- PANT D. D. & CHATURVEDI S. K. 1986. Pollination ecology of *Asclepias curassavica* L. – Geophytology 16: 119–121.
- , NAUTIYAL D. D. & CHATURVEDI S. K. 1982. Pollination Ecology of some Indian Asclepiads. – Phytomorphol. 32 (4): 302–313.

- RAMAKRISHNA T. M. & GOVINDAPPA D. A. 1979. Pollination biology of *Calotropis gigantea* (L.) R. Br. – Curr. Science 48: 212.
- ROBERTSON C. 1887. Insect relations of certain Asclepiads. I. – Bot. Gaz. 1887: 207–216.
- SAGE T. L., BROYLES S. B. & WYATT R. 1990. The relationship between the five stigmatic chambers and two ovaries of milkweed (*Asclepias amplexicaulis* Sm.). – Isr. J. Bot. 39: 187–196.
- SCHICK B. 1980. Untersuchungen über die Biotechnik der Apocynaceenblüte. I. Morphologie und Funktion des Narbenkopfes. – Flora 170: 394–432.
- 1982. Untersuchungen über die Biotechnik der Apocynaceenblüte II. Bau und Funktion des Bestäubungsapparates. – Flora 172: 347–371.
- SCHNEFF E., WITZIG F. & SCHILL R. 1979. Über Bildung und Feinstruktur des Translators der Pollinarien von *Asclepias curassavica* und *Gomphocarpus fruticosus*. Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 25: 7–39.
- SCHUMANN K. 1895. *Asclepiadaceae*. – In: ENGLER A. & PRANTL W., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 4 (2): 189–306. – Leipzig.
- SOUTHWICK E. E. 1983. Nectar biology and nectar feeders of comon milkweed, *Asclepias syriaca* L. – Bull. Torrey bot. Club 110: 324–334.
- SPARROW F. K. & PEARSON N. L. 1948. Pollen compatibility in *Asclepias syriaca*. – J. Agr. Res. 77: 187–199.
- SPRENGEL C. K. 1793. Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Berlin.
- STADLER S. 1886. Beiträge zur Kenntnis der Nectarien und Biologie der Blüten. – R. Friedländer, Berlin.
- TRAPP A. 1956. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Staubblätter sympetalen Blüten. – Bot. Studien 5: 1–93.
- TREVIRANUS L. C. 1847. Insecten durch Blüten von Asclepiadeen gefangen. – Bot. Zeitg. 4: 647–651.
- VOGEL S. 1961. Die Bestäubung der Kesselfallenblüten von *Ceropegia*. – Beitr. Biol. Pfl. 36: 159–237.
- VOLK O. H. 1950. Zur Kenntnis der Pollinien der Asclepiadaceen. – Ber. deutsch. bot. Ges. 62: 68–72.
- WANNTORP H. E. 1974. *Calotropis gigantea* (Asclepiadaceae) and *Xylocopa tenuiscapa* (Hymenoptera, Apidae). – Svensk bot. Tidskrift 68: 25–32.
- WHITTINGTON A. E. 1989. A short comparative biology of two stapelioid plants. – Veld & Flora 1989 (12): 126–129.
- WYATT R. 1976. Pollination and fruit-set in *Asclepias*: a reappraisal. – Am. J. Bot. 63: 845–851.
- & BROYLES S. B. 1994. Ecology and evolution of reproduction in milkweeds. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 25: 423–441.
- YEO P. F. 1993. Secondary Pollen Presentation. Form, Function and Evolution. – Plant Syst. Evol., Suppl. 6.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [35_1](#)

Autor(en)/Author(s): Kunze Henning

Artikel/Article: [Bau und Funktion der Asclepiadaceenblüte. 1-24](#)