

Blütenbiologische und morphologische Studien an *Bulbine semibarbata*

Von

Ingrid ROTH

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

Mit 11 Abbildungen

Eingelangt am 2. April 1957

Bulbine semibarbata (R. Br.) HAW., eine Liliiflore, stellt nach DIELS ein panaustralisches Florenelement dar. Ihre Blüte ist wie die der meisten Liliaceen radiär gebaut und besitzt sechs gleichartige, gelb gefärbte Perigonblätter, drei kürzere, kahle, und drei längere, behaarte Staubblätter (worauf sich ihr Artnamen bezieht), sowie einen dreifächigen Fruchtknoten. Die Blüten stehen in reicher Zahl in einer 0,5 bis 1 m langen Traube. Besondere Saftmale, Nektarabscheidungen oder der gleichen lassen sich in den Blüten nicht finden. Die einzige Besonderheit sind die als „Fruchthaare“ bezeichneten Staubfadenhaare unterhalb der Antheren der längeren Stamina. Die Blüte charakterisiert sich durch eine derartige Beschreibung mit aller Wahrscheinlichkeit als „Pollenblume“. Darauf weist einerseits die bei Pollenblumen nicht seltene gelbe Farbe hin; zudem sind gelbe Blüten meist melittophil; ferner spricht dafür die den Pollenblumen häufig eigene Homogamie bei *Bulbine* und in ähnlicher Weise auch der aktinomorphe Blütenbau. Auch findet sich bei manchen Pollenblumen Heterantherie. In den Blüten von *Bulbine* treten Staubblätter von verschiedener Form und wohl auch andersartiger Funktion auf, so die kürzeren „Befruchtungs“- und die längeren „Beköstigungs“-Staubblätter. Bei verwandten Familien, wie etwa den *Commelinaceae*, kommen sogar spezielle Befruchtungs-, Beköstigungs-, Anlockungs- und Ankammerungs-Staubblätter vor. Die mit den Futterhaaren besetzten Staubblätter würden demnach die Hauptaufmerksamkeit der besuchenden Insekten auf sich ziehen; der Pollen dieser als „Schauapparat“ dienenden Staubblätter dürfte somit den Insekten als Lockspeise dienen, während die kahlen Staubblätter dabei den Befruchtungspollen an ihnen abstreifen sollen.

1. Blütenbiologische Beobachtungen

a) Öffnungs- und Schließbewegungen der Perigonblätter

Beobachtet man einen einzelnen Blütenstand während einer Blühpériode, so kann man feststellen: Ein Blütenstand bildet im ganzen etwa

35 bis 40 oder mehr (ich zählte bis zu 56) funktionsfähige Blüten aus. Er hat eine relativ lange Lebensdauer, da die Blüten nicht alle auf einmal, sondern nacheinander aufblühen. Im Normalfall öffnen sich täglich ein, zwei oder sehr selten drei Blüten eines Blütenstandes. Auf diese Weise kann man an ein- und demselben Blütenstand sämtliche Stadien der Blüten- bzw. Fruchtbildung verfolgen. Während zu unterst bereits mehr oder weniger voll ausgebildete Früchte stehen, folgen nach oben hin vertrocknete Blüten, eben geöffnete Blüten und darüber Blütenknospen (Abb. 1). Die obersten Blütenknospen werden bei uns allerdings nicht mehr voll entwickelt.

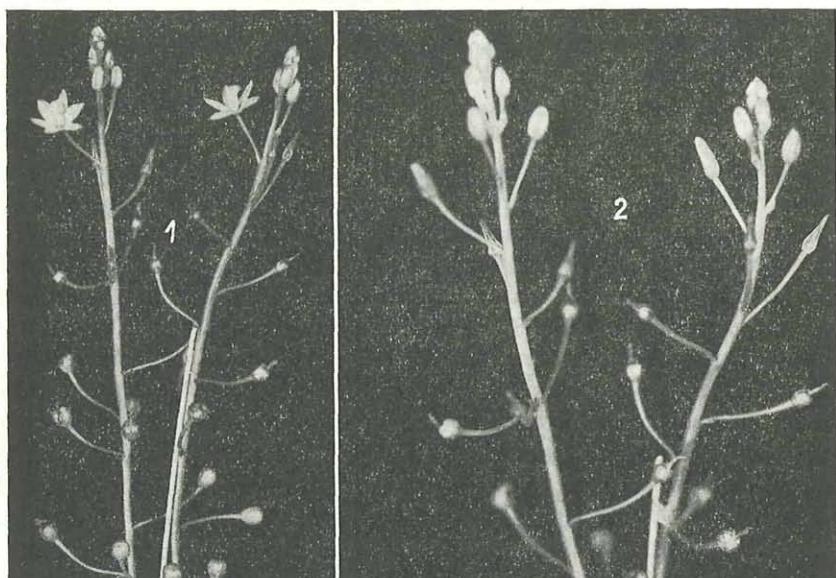


Abb. 1 und 2: *Bulbine semibarbata*. — Abb. 1: Zwei Blütenstände, die blühbereiten Blüten sind am Vormittage (ca. 9 Uhr) weit offen. Photo HAGERUP. — Abb. 2: Zwei Blütenstände, alle Blüten sind am Nachmittage (ca. 13 Uhr) bereits wieder geschlossen. Photo HAGERUP.

Beobachtet man den Blütenstand am hellen Nachmittage, so könnte man die Blüten für kleistogam halten, denn sie sind sämtlich geschlossen (Abb. 2). Dieser Umstand röhrt aber davon her, daß sich jede Blüte nur für wenige Stunden eines einzigen Tages öffnet. Ich habe die Blüten zuerst im Botanischen Garten in Copenhagen beobachtet und sah, daß sie sich etwa zwischen 5 und 6 Uhr früh zu öffnen beginnen. In den frühen Morgenstunden werden sie dann bestäubt und nachmittags gegen 14 Uhr sind sie zum größten Teil schon wieder ganz geschlossen. Ich konnte die Aufblüh- und Schließzeiten während einiger

Tage beobachten und habe sie auf der Tabelle (S. 265) nebst den zugehörigen Witterungsangaben notiert. Aus dieser Tabelle geht mit ziemlicher Deutlichkeit hervor, daß sich die Blüten unabhängig von den jeweiligen Umweltbedingungen zu öffnen und zu schließen scheinen. Da sich also pro Tag durchschnittlich ein bis zwei Blüten eines Blütenstandes öffnen, so kann man sich bei einer Gesamtzahl von etwa 35 bis 40 Blüten errechnen, daß ein Blütenstand mehrere Wochen hindurch in Blüte steht (mindestens 18 bis 20 Tage).

b) Bewegungen der Filamente und des Griffels

Dieses Öffnen und Schließen des Perigons während eines Tages ist aber nicht die einzige Bewegung, die man an einer Blüte von *Bulbine* bemerken kann. Hinzu kommt noch eine auffällige Bewegung der Staubblätter sowie des Griffels. Sich eben öffnende Blüten zeigen nämlich bereits eine Verbiegung von Staubblättern und Griffel, die an sehr jungen ungeöffneten Blüten noch nicht zu beobachten ist. An geöffneten Blüten ist zu erkennen, daß die drei längeren Staubblätter sich einerseits in der Mitte etwas zusammenneigen und außerdem gemeinsam leicht nach oben biegen (von dieser Biegung wird hauptsächlich das mediane Staubblatt betroffen), so daß sich ihre Haare berühren und teilweise ineinander verzahnen (Abb. 3 und 4). Die Filamente der drei kürzeren Staubblätter biegen sich dagegen jedes einzeln für sich etwas nach unten, eine Bewegung, die sie mit dem Griffel zugleich durchführen (Abb. 4 und 7). Für die kürzeren Staubblätter wäre noch hinzuzufügen, daß ihre Antheren durch Abspreizen noch zusätzlich eine für die Bestäubung günstige Lage einnehmen (Abb. 11).

c) Krümmungen der Blütenstiele

Bevor wir diese Frage genauer erörtern, haben wir noch zu erwähnen, daß der Blütenstiel selbst im Verlauf der Blühperiode seine Lage zur Blütenstandsspindele ebenfalls verändert. Während nämlich die Stiele der Blütenknospen der Spindel eng anliegen, spreizen sie sich von dieser zur Zeit des Öffnens der Blüte ab und machen postfloral außerdem nochmals eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung durch, die im Folgenden genauer geschildert wird.

Etwa zwischen 15 und 16 Uhr des Vortages beginnen sich die Blütenstiele der Knospen, die sich am nächsten Tag öffnen sollen, von der Blütenstandsachse wegzukrümmen. Um Mitternacht ist diese Abkrümmung vollzogen. Dieses Abbiegen scheint hauptsächlich an der Basis des Blütenstiel vor sich zu gehen und wird wohl aller Wahrscheinlichkeit nach durch ein gefördertes (epinastisches) Wachstum auf der Oberseite des Blütenstiel hervorgerufen.

Eine weitere postflorale Krümmung des Blütenstiel wird dann häufig aber auch unterhalb der befruchteten Blüte vollzogen, nachdem

sich der Fruchstiel noch stärker von der Achse weggebogen hat (Abb. 5). Die zweite Krümmung erfolgt durch stärkeres Wachstum der Unterseite des Stieles, also durch hyponastisches Wachstum. Die Krümmung des Fruchstieles vollzieht sich jedoch langsamer und kann in

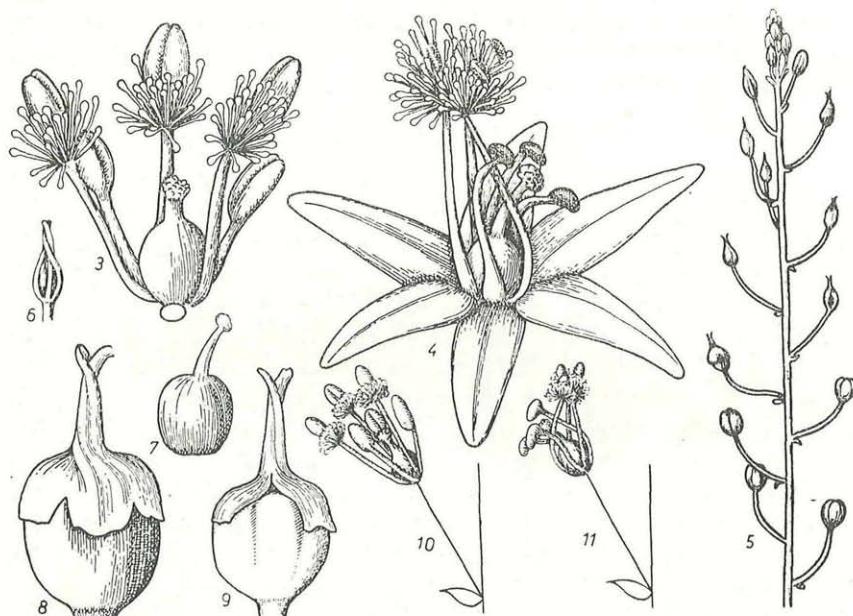


Abb. 3 bis 11: *Bulbine semibarbata*. — Abb. 3: Blütenknospe, die am nächsten Tage geblüht hätte; Perigon und ein kurzes Staubblatt entfernt; es ist noch keinerlei Griffel- und Filamentkrümmung zu erkennen. — Abb. 4: Offene Blüte mit Krümmung von Staubblättern und Griffel. — Abb. 5: Ganzer Blütenstand, oben noch ungeöffnete Blütenknospen, darunter bereits geschlossene Blüten, zu unterst Früchte mit und ohne „Hüttchen“. — Abb. 6: Perigon einer wieder geschlossenen Blüte mit etwas „contorten“ Perigonblättern, d. h. umeinander gedrehten Perigonzipfeln. — Abb. 7: Junge Frucht mit gebogenem Griffel; die Krümmung bleibt auch nach der Befruchtung erhalten. — Abb. 8 und 9: Etwa sechs Tage alte Frucht mit „Hüttchen“; die Perigonblätter haben sich mit Hilfe eines Trennungsmeristems an der Basis abgelöst und werden vom wachsenden Fruchtknoten emporgehoben. — Abb. 10 und 11: Schema zur Veranschaulichung der Stellung von Knospe (am Vormittage vor der Öffnung) und geöffneter Blüte zum Blütenstand; Perigon abpräpariert.

ihren einzelnen Stadien an einem Blütenstand wie ihn Abb. 5 wiedergibt, verfolgt werden. Man darf auf Grund dieser Beobachtungen wohl annehmen, daß alle diese Bewegungen irgendwie ursächlich miteinander in Zusammenhang stehen.

T a b e l l e

Datum	Ort	Beginn des Öffnens	Völlig offen	Beginn des Schließens	Völlig geschlossen	Witterung
31. 7	Copenhagen			11 Uhr 00	13 Uhr 30	Sonniger Morgen, später bewölkt
1. 8.	„	5 Uhr 15	6 Uhr 30	11 Uhr 30	13 Uhr 00	Zimmer
1. 8.	„				13 Uhr 45	Trüber Tag, völlig bedeckt
2. 8	„	5 Uhr 15	6 Uhr 30	11 Uhr 00 sonnig, wenig bewölkt	14 Uhr 00 ganz klarer Himmel	Erst ganz bedeckt, später aufklarend
18. 8.	„				14 Uhr 00	Am Morgen bedeckt, später Aufklaren
23. 8.	München				14 Uhr 10	Sonnig, wolkenlos
24. 8.	„				14 Uhr 30	Sonnig, teilweise bewölkt
25. 8.	„	5 Uhr 00		9 Uhr 00	15 Uhr 00	Himmel bedeckt
26. 8.	„				15 Uhr 00	Sonnig, aber etwas dunstig

d) V o r g ä n g e w ä h r e n d d e s B l ü h e n s

Die erste „Blühvorbereitung“ an *Bulbine*, die in der Abspreizung der Blütenstile besteht, haben wir bereits kennen gelernt. Diese Bewegung beginnt schon am Nachmittag des Vortages zwischen 15 und 16 Uhr. Wie steht es aber mit der Krümmung der Staubblätter und des Griffels? Präpariert man am Vormittage eine Blütenknospe auf, die am nächsten Tag zur Blüte kommen wird (man kann dies ja nach der Stellung am Blütenstand berechnen), so ist noch keinerlei Krümmung der Staubblätter und des Griffels zu bemerken (Abb. 3); an Blüten, die sich eben zu öffnen beginnen, ist sie aber schon voll ausgeprägt. Man muß, um den Anfang dieser Krümmungsbewegungen verfolgen zu können, deshalb bereits am Nachmittage vor dem Tag des Aufblühens mit der Beobachtung der Blütenknospen beginnen. Öffnet man die Knospen ca. um 16 Uhr, so erkennt man, daß gerade die Krümmung der Griffel eingeleitet wird, beziehungsweise, daß einige Griffel schon etwas gekrümmmt sind. Die Staubblätter dagegen zeigen noch keinerlei Bewegungen. Ihre Krümmung setzt nämlich mit einiger Verzögerung ein und beginnt ein bis zwei Stunden später als die des Griffels; sie erstreckt sich aber über längere Zeit. Öffnet man die Blüten etwa um 19 Uhr 30', so sieht man, daß die Staubblattkrümmung in den meisten Blüten schon ziemlich weit fortgeschritten ist: um 24 Uhr ist sie dann zum größten Teil schon vollzogen, doch kann man immer noch einige Blüten beobachten, in denen sie gerade erst beginnt. Verfolgt man die Krümmungsbewegungen schrittweise nacheinander, so sieht man sie zunächst bei den kürzeren Staubblättern des äußeren Kreises einsetzen und dann auf die längeren Staubblätter übergreifen. Die Bewegung sowohl der kurzen wie der langen Staubblätter beginnt auf der abaxialen Seite der Blüte, d. h., die von der Blütenstandsachse abgewandten Staubblätter krümmen sich zuerst.

Wenn diese „Blühvorbereitungen“ getroffen sind, verharrt die Blüte einige Stunden bis zum Morgen in Ruhe. Beobachtet man dann die Blüten etwa um 5 Uhr im Freien, so sind noch alle geschlossen. Aber eine Viertelstunde später beginnen sich bereits einige zu öffnen. Die Öffnungsbewegung jeder einzelnen Blüte bis zum völligen Offenstehen erstreckt sich über längere Zeit; man kann im Ganzen etwa mit dem Zeitraum einer Stunde bis zur völligen Öffnung rechnen. Um 6 Uhr 30' sind fast alle Blüten ganz offen. Vorher können sie kaum als bestäubungsfähig gelten, da sich ihre Antheren bei Berührung noch nicht öffnen. Um 8 Uhr etwa beginnt ein reger Insektenbesuch. Die Insekten, es waren hauptsächlich Bienen, setzen sich flüchtig auf die Blüten und machen sich zwischen den Staubfadenhaaren zu schaffen. Bei diesem Besuch werden zuerst die Antheren der langen Staubblätter geöffnet, während die der kurzen zunächst noch geschlossen bleiben. Bei

ihrem Besuch halten sich die Bienen an den langen Filamenten fest und gehen zunächst ausschließlich an die Staubbeutel der langen Staubblätter. Erst wenn der Vorrat dort erschöpft ist, machen sie sich an den Pollen der kurzen Staubblätter. Ich konnte dabei nicht feststellen, daß die Staubfadenhaare als „Futterhaare“ dienen. Nach meinen Untersuchungen bleiben sie fast alle intakt. Vielleicht haben sie den Zweck, den Pollen der langen Staubblätter abzufangen, damit er nicht auf die Narbe der eigenen Blüte fällt. Dafür würde auch die Krümmung des Griffels sprechen. Erst wenn die Bienen an die kurzen Staubblätter gehen, werden dabei die Narben bestäubt. Wenn die Staubbeutel der langen Staubblätter abgeerntet sind und die der kurzen darankommen, dauert der Blütenbesuch pro Blüte auch länger. Die Bienen fliegen von unten an und gelangen zuerst an die vorgebogene Narbe und dann an die Antheren der kurzen Staubblätter. So ist auf einfache Weise die Fremdbestäubung gewährleistet. Meist wird das mediane Staubblatt des äußeren Kreises zuletzt geöffnet.

Um 9 Uhr etwa dürften dann alle Narben bestäubt sein, und um 11 Uhr beginnen sich die Blüten bereits wieder zu schließen. Um 12 Uhr sind die meisten Blüten halb geschlossen, um 13 Uhr findet man an fast ganz geschlossenen Blüten oben noch eine kleine Öffnung und um 14 Uhr ist die Schließung dann vollkommen vollzogen. Von 14 Uhr an beginnen sich bereits postflorale Erscheinungen bemerkbar zu machen: Die Staubbeutel fangen an, stark durch die Blumenblätter durchzuleuchten; eine halbe Stunde später werden die Blumenblätter bräunlich und trocknen an der Spitze etwas an. Um 15 Uhr sind die Staubfadenhaare, deren Plasma kurz vor dem Schließen der Blüte noch in Bewegung war, eine schleimige Masse. Gegen 16 Uhr sind sie in völliger Auflösung begriffen; ihre Zellwände sind zusammengeschrumpft, der Zellinhalt hat sich zu einer gelben Masse zusammengeballt. Diese Degenerationserscheinungen der Staubblätter haben bereits vor 12 Uhr damit begonnen, daß die Filamente schlaff wurden und infolge von Zellauflösung an ihrer Basis mit großen Luftblasen erfüllt schienen. Nur einige wenige Staubfadenhaare wurden während des Insektenbesuches tatsächlich verletzt und zeigten keine Plasmaströmung mehr. Diese Plamaströmung ist im übrigen besonders stark und rasch am Vortage vor dem Aufblühen. Nach 17 Uhr beginnen sich die Perigonblätter, wohl infolge des Eintrocknens, leicht einzudrehen. Am nächsten Morgen ist dann das Eindrehen schon weiter fortgeschritten (Abb. 6).

Nach einigen Tagen trennen sich die an den Spitzen eingedrehten Perigonblätter an ihrem Grunde von der jungen Frucht ab, werden aber nicht abgeworfen, sondern bleiben als „Hütchen“ auf den Früchten oben sitzen, wie dies vergleichsweise auch bei *Vitis* — allerdings präfloral — der Fall ist (Abb. 8 und 9).

Am Grunde des Perigons ist ein primäres Trennungsgewebe vorhanden, das aus kleinen, englumigen Zellen besteht, die von vornherein meristematisch bleiben. Die „Hütchen“ haften sehr fest auf den Früchten und wurden trotz des teilweise starken Windes nicht abgeschüttelt. Erst nach etwa acht Tagen fällt das „Hütchen“ ab. Vielleicht ist diese Vorrichtung als Schutz der jungen Frucht gegen allzu starke Sonnenbestrahlung aufzufassen?

2. Morphologisch systematische Betrachtungen

a) *Liliaceae*

Aus den oben angeführten Beobachtungen ergibt sich zunächst eine Feststellung morphologischer Natur: Aus einer ihrer ganzen Anlage nach aktinomorphen Blüte entsteht durch gewisse Staubblatt- und Griffelbewegungen eine effektiv zygomorphe. Diese Zygomorphie wird vor allem beim Bestäubungsvorgang offensichtlich und steht einzig und allein in seinem Dienste. Ihrer morphologischen Natur nach ist die Blüte von *Bulbine* völlig aktinomorph gebaut wie fast alle Liliaceen-Blüten. Lediglich infolge einer Filament- und Griffelbewegung, also eines physiologischen Vorganges, scheint uns die Blüte im Endstadium zygomorph zu sein. Wie steht es nun mit der Zygomorphie im Verwandtschaftskreise der Liliaceen? Es ist bekannt, daß eine schwach angedeutete Zygomorphie in verschiedenen Gruppen vorgebildet ist — entweder dadurch, daß die Staubblätter und der Griffel eine gewisse Biegung erfahren, oder auf die Weise, daß die Perigonblätter untereinander verschieden gestaltet werden, so daß sich schließlich sogar fast zweilippige Blüten ergeben. Noch auffallender tritt diese Zygomorphie hervor, wenn ein Teil der Staubblätter steril wird — wie etwa bei *Gethyrum*, bei dem nur die drei unteren (abaxialen) Staubblätter fertig bleiben.

Einen weiteren Fall, bei dem infolge aktiver Krümmungsbewegungen Zygomorphie erzielt wird, habe ich bei *Gloriosa Rothschildiana* O'BRIEN beobachtet. Die an sich aktinomorphe Liliaceen-Blüte wird durch Krümmungen des Griffels zygomorph. Hier tritt aber die Griffelbewegung noch später auf als bei *Bulbine*, nämlich erst während der eigentlichen Entfaltung der Blüte. Sie offenbart sich hierdurch noch eindringlicher als Entfaltungsbewegung. Wenn die Perigonblätter schon zu einem gewissen Teil auseinander gespreizt sind und die Staubblätter noch in der Mitte zusammenneigen, biegt sich der Griffel infolge einer doppelten Krümmung aus seiner vertikalen Stellung heraus und stellt sich in horizontale Lage ein. Der Fruchtknoten selbst ist hier aber von vornherein nicht radiär, sondern zygomorph gebaut, da die beiden abaxialen Fruchtknotenfächer stärker entwickelt werden. Diese einseitige Förderung der Fruchtknotenfächer ist aber rein äußerlich; im inneren

Bau lassen sich keine Ungleichheiten, wie etwa stärkere Samenproduktion usw. erkennen. Schließlich steht der Griffel also mehr oder weniger horizontal und weist gegen die Abstammungssachse hin, während die Blüten in geöffnetem Zustand nach unten hängen. Der abaxiale Teil des Fruchtknotens ist im Wachstum gefördert und die Bewegung des Griffels scheint auch auf Wachstumsvorgängen zu beruhen. So ist zunächst die abaxiale Seite des Griffels im Wachstum gefördert — infolgedessen krümmt er sich gegen die Achse hin; bei der zweiten Wachstumsbewegung im oberen Teil des Griffels tritt dann die Unterseite als die geförderte hervor. Dadurch wird die Narbe nach oben gerichtet.

b) *Amaryllidaceae*

Ganz Ähnliches gilt auch für die weitere Verwandtschaft der Liliaceen. So findet man auch bei den Amaryllidaceen infolge von Filament- und Griffelkrümmungen zygomorph gewordene Blüten. Eine so ausgeprägte Zygomorphie wie bei den Liliaceen scheint allerdings nicht vorzukommen. Eine Ausnahme bildet *Alstroemeria*; hier neigen die beiden oberen Perigonblätter des inneren Kreises zusammen und fallen durch ihre besondere Färbung auf; sie besitzen meist auch eine auffallende Zeichnung, während die übrigen Perigonblätter gleichmäßiger gefärbt sind.

c) *Iridaceae*

Wenn auch die Blüten der Iridaceen überwiegend gleichmäßig gebaut erscheinen, so kommt doch auch hier Zygomorphie vor. Man denke nur an *Gladiolus*, wo sich infolge gewisser Umformungen der Perigonblätter eine regelrechte „Ober-“ und „Unterlippe“ ausgebildet hat. Noch augenscheinlicher ist die Zygomorphie bei *Diplarhena*, wo je ein Staubblatt und ein Griffelast abortiert.

Alles in allem genommen können wir behaupten, daß eine gewisse Neigung zur Zygomorphie im Verwandtschaftskreise der Liliifloren vorhanden ist und innerhalb der Familie der Liliaceen offensichtlich am stärksten ausgeprägt zu sein scheint. Diese Zygomorphie kann entweder von vornherein morphologisch festgelegt sein, etwa wenn sich die Perigonblätter zu einer Ober- und Unterlippe zusammenschließen oder wenn sogar einzelne Organteile steril werden oder abortieren. Auf der anderen Seite kann sie aber lediglich durch Krümmungen von Filamenten und Griffel hervorgerufen werden und so den Anschein größerer Labilität erhalten. Wie diese Krümmungen in allen Fällen zustandekommen, bleibt noch zu untersuchen. Im Falle von *Bulbine* wissen wir jedenfalls, daß sie erst im Laufe der Entwicklung herbeigeführt werden, ja daß sie eigentlich erst kurz vor der Öffnungsbewegung der Kronblätter einsetzen. Was also in einem Falle im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung erreicht wird, kann hier innerhalb einiger

Stunden durch Krümmungsbewegungen erzielt werden. [Es ist dabei freilich festzuhalten, daß auch diese Krümmungsbewegungen genetisch in der Pflanze festgelegt sind.] Man kann aber weiterhin aus diesem Beispiel noch entnehmen, wie eng morphologisch-entwicklungsgeschichtliche und physiologische Vorgänge miteinander in Verbindung stehen. Durch die Tatsache, daß die Zygomorphie bei *Bulbine* erst am Ende des Entwicklungsablaufes durch einfache Krümmungsbewegungen erreicht wird, läßt sich wohl auch die Vermutung WETTSTEINS, wonach die Zygomorphie ein Anpassungsphänomen darstellt, das die betreffende Blütenform als abgeleitet erscheinen läßt, auf Entwicklungsgeschichtlicher Basis bekräftigen.

Diskussion

Zur Klärung der Ursachen von Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten hat man vor allem die Wirkung von Licht und Temperatur herangezogen. In diesem Sinne äußert sich schon KERNER von MARILAUN, wenn er die Blumenuhr von LINNÉ bespricht. Meistens handelt es sich jedoch bei diesen Beispielen um ein mehrmaliges Öffnen an mehreren Tagen hintereinander. Im Extremfall sollen sich die Blumen sogar 12 Tage lang öffnen und schließen können. Außerdem wird eine Abhängigkeit der Öffnungs- und Schließbewegungen von der geographischen Breite festgestellt. Ein Unterschied von ca. 13 Breitengraden bedingt eine Verspätung des Öffnens um ein bis zwei Stunden und eine Verzögerung des Schließens bis zu 6 Stunden. Auch die jahreszeitlich bedingte Tageslänge spielt natürlich eine Rolle. Pflanzen, die im Juli blühen, öffnen sich früher als Augustblüher. Daß also bei diesen Beobachtungen das Licht ein maßgebender Faktor ist, scheint selbstverständlich. Die Lichtstrahlen sollen in Wärme umgesetzt werden und dadurch die Öffnung bedingen. Aus der Tabelle von LINNÉ ist aber auch zu entnehmen, daß die Mehrzahl der Pflanzen ihre Blüten nicht bei abnehmender Beleuchtung, sondern bei hohem Sonnenstande schließt. Auch von physiologischer Seite (BÜNNING 1953) hören wir, daß es sich bei der Blütenöffnung meist um einen photoperiodisch bedingten Vorgang handelt.

Im übrigen wurden auch Versuche durchgeführt, die darauf hindeuten, daß es temperaturabhängige Bewegungen gibt. So konnte PFEFFER 1873 für Liliaceen-Blüten ein Temperaturmaximum von 29° finden, nach dessen Überschreiten sich die Blüten schließen. In Ergänzung dazu gibt CLAUS 1926 noch ein Temperaturminimum von 8° für das Öffnen von Gentianaceen-Blüten an.

Soweit die wenigen Beobachtungen an *Bulbine* ein Urteil zulassen, scheinen die Öffnungs- und Schließbewegungen hier doch relativ unabhängig von diesen Umweltfaktoren zu verlaufen. Die Öffnung findet unbeeinflußt von Zimmer- oder Freilandtemperatur und unabhängig

von der Tageslänge etwa um 5 Uhr morgens statt. Auch von sonstigen Witterungseinflüssen scheinen Öffnen und Schließen unbeeinträchtigt zu verlaufen. Die Verzögerung des Schließens, die Ende August in München beobachtet wurde, könnte vielleicht enger mit dem Umstande zusammenhängen, daß die Vegetationsperiode überhaupt schon ziemlich beendigt war und gerade noch die letzten Knospen zur Blüte gelangten.

Ein anderes Problem dagegen bietet die Frage nach der Art der Öffnungs- und Schließbewegungen. Hierbei kann nur an zweierlei Möglichkeiten gedacht werden: Entweder handelt es sich um Turgor- oder um Wachstumsbewegungen. Für Turgorbewegungen sprechen die Versuche von GOEBEL 1924 und CLAUS. Nach CLAUS handelt es sich bei den Gentianaceen um Turgorschwankungen auf der Innenseite der Blumenblätter. GOEBEL berichtet für die Kronblattbewegungen der Convolvulaceen, daß sich die Krone bei Turgorverminderung auf ihrer Oberseite schließt und bei Turgorsteigerung wieder öffnet. Da es sich im Falle von *Bulbine* aber um einmalige Bewegungen handelt, so ist viel eher zu vermuten, daß wir es mit Wachstumsbewegungen zu tun haben. So teilt auch PFEFFER mit, daß sich die Perigonblätter gewisser Liliaceen auf Grund eines antagonistischen Wachstums zweier verschiedener Gewebe bewegen. Auch BÜNNING 1953 bestätigt, daß die tagesperiodischen Bewegungen der Blüten im allgemeinen durch epi- und hyponastisches Wachstum der Blumenblätter hervorgerufen werden.

Mit noch größerer Wahrscheinlichkeit aber sind die Bewegungen der Staubblätter und des Griffels von *Bulbine*, die lange vor Öffnung der Blüten am späten Nachmittag des Vortages erfolgen, von den oben besprochenen Faktoren unabhängig. Sie vollziehen sich ja innerhalb der geschlossenen Knospe und werden sicherlich nur von den inneren Wachstumsbedingungen der Pflanze bestimmt. Kurz vor der Krümmung der Filamente und des Griffels findet dagegen die Abspreizung der Blütenstile von der Blütenstandsspindel statt und es ist daher sehr wahrscheinlich, daß beide Bewegungen in ursächlichem Zusammenhang miteinander stehen. Auch das Abspreizen der Blütenstile muß als Wachstumsbewegung betrachtet werden. Desgleichen hat die Krümmung des Griffels, die bald nach dem Abspreizen des Blütenstiles erfolgt und auch nach der Befruchtung dauernd erhalten bleibt, mit ziemlicher Sicherheit als Wachstumsbewegung zu gelten. Krümmt sich doch auch der Griffel von der Achse weg, woraus man schließen darf, daß eine adaxiale Wachstumsförderung vorliegt. Fraglich dagegen bleibt die Art der Krümmungsbewegungen der Staubblätter, deren Filamente sehr turgeszent sind und die nach der Befruchtung rasch einschrumpfen und einem baldigen Auflösungsprozeß anheimfallen. Nach diesen Beobachtungen wäre es immerhin möglich, daß bei ihrer Bewegung Turgorschwankungen von Bedeutung sind.

In engerem Zusammenhang mit meinen Beobachtungen stehen die Versuche von PILET. Dieser entdeckte ähnliche Krümmungsbewegungen von Filamenten und Griffel bei *Hosta caerulea*. Während hier nämlich die Staubblätter in der Knospe noch 24 Stunden vor der Öffnung horizontal liegen, biegen sie sich einige Stunden vor dem Öffnen nach unten. Der Griffel macht diese Bewegung in geringerem Maße mit. Nun konnte PILET zeigen, daß es sich dabei um einfache Wachstumsbewegungen handelt, die durch ungleiche Wuchsstoffverteilung in den horizontal gelagerten Filamenten zustande kommen. Da — nach PILET's Meinung — die Wuchsstoffe unter der Einwirkung der Schwerkraft nach der Unterseite der Filamente verschoben werden, sich hier an-sammeln, beziehungsweise an dieser Stelle besondere Aktivität ent-falten, scheint auf dieser Seite eine supra-optimale Konzentration zu entstehen, die zu einer Wachstumshemmung führt. Dagegen nähert sich durch die erfolgte Änderung der Konzentration — gemäß dieser An-nahme — der Wuchsstoffspiegel auf der Oberseite dem Optimum; dadurch soll die beobachtete positiv geotropische Krümmung erreicht werden. Im Moment der Öffnung dagegen beginnen die Staubblätter sich wieder aufzurichten; dies wird von PILET der Einwirkung des Lichtes zugeschrieben. Durch die jetzt mögliche Bestrahlung der Filamente kann der bisher aktive Wuchsstoff teilweise photo-oxydativ zerstört werden, wodurch seine Konzentration aus dem supra-optimalen in den optimalen Bereich verschoben wird; auf diese Weise sollen die negativ geotropischen Krümmungen bewirkt werden.

Die Verhältnisse scheinen im Falle von *Bulbine* allerdings etwas anders zu liegen, da die Staubblätter zunächst nicht horizontal in der Knospe stehen, sondern infolge der geringen Abspreizung der Blüten-stiele schräg nach oben gerichtet sind (Abb. 10). Die asymmetrische Wuchsstoffverteilung könnte demnach hier keine so große Rolle spielen. Außerdem biegen sich nur die kurzen Staubblätter positiv geotropisch nach unten, während sich das lange mediane Staubblatt gerade um-gekehrt negativ geotropisch nach oben krümmt. Zudem bleibt auch die Krümmung der Filamente und des Griffels dauernd erhalten, wogegen PILET eine Rückkrümmung beobachtete. Es bleibt also durchaus frag-lich, ob bei *Bulbine* eine geotropische Krümmung vorliegt, da die Staub-blätter in so verschiedener Weise reagieren. Hierzu ließe sich höchstens folgende Vermutung — als reine Arbeitshypothese — äußern: Wenn man bei gleichartigen Organen einen inversen Reaktionssinn beobachtet, kann das dadurch interpretiert werden, daß die Wirkungskurve der Wuchsstoffe für die beiden Organe verschieden liegt, indem sie beim positiv reagierenden Organ nach dem niedrigeren Niveau verschoben ist („Wurzeltypus“) und umgekehrt. Daß sich die kürzeren Staubblätter im übrigen positiv geotropisch (nach unten) wenden und in

dieser Lage auch nach der Öffnung der Blüte verharren, mag zunächst etwas absurd anmuten; wenn man aber bedenkt, daß die Biegung lediglich auf eine für die Bestäubung günstige Lage der einzelnen Organe zueinander hinzielt, wird diese Tatsache weniger verwunderlich erscheinen.

Im ganzen überblickt handelt es sich also bei den Entfaltungsbewegungen von *Bulbine* wahrscheinlich um einen von Umweltfaktoren weitgehend unabhängigen endogenen Rhythmus, der durch das Abspreizen der Blütenstile eingeleitet wird.

Beachtung verdient ferner die Tatsache, daß eben durch diese Staubblatt- und Griffelbewegungen sekundär eine effektive Zygomorphie der Blüte hergestellt wird, welche sicherlich eine Anpassungserscheinung an die Insektenbestäubung darstellt. Infolge der Filamentkrümmungen vereinigen sich die Antheren zu zwei Gruppen, was für die Pollenübertragung von Vorteil ist. Dadurch daß sich der Griffel aus seiner Vertikalstellung herauswendet, wird auch die Fremdbestäubung begünstigt. Die Entwicklung von der aktinomorphen zur zygomorphen Blüte, sonst meist nur auf phylogenetischem Wege verfolgbar, wird also hier lediglich durch Entfaltungsbewegungen von Filamenten und Griffel erreicht. Eine gewisse Tendenz zur Zygomorphie scheint auch tatsächlich in der Liliaceen-Blüte phylogenetisch begründet zu sein. In unserem Falle aber läßt sie sich noch Entwicklungsgeschichtlich verfolgen.

Herrn Prof. Dr. O. HAGERUP danke ich herzlichst für freundliche Aufnahme und Unterstützung am Botanischen Museum in Kopenhagen.

Zusammenfassung

1. Die Blumenblätter von *Bulbine semibarbata* zeigen Öffnungs- und Schließbewegungen, die wahrscheinlich auf Wachstumsvorgängen beruhen. Die Einzelblüte öffnet sich einmal und zwar in den frühen Morgenstunden und schließt sich schon wieder zur Mittagszeit.

2. Am Tage vor dem Aufblühen werden bereits die Blütenstile von der Blütenstandsachse abgespreizt.

3. Auch der Griffel und die Filamente machen Krümmungsbewegungen durch, die noch in der geschlossenen Blütenknospe am Vortage vor dem Aufblühen vollzogen werden. Dabei wenden sich die kürzeren Staubblätter sowie der Griffel positiv geotropisch nach unten, wogegen sich vor allem das lange mediane Staubblatt negativ geotropisch aufrichtet. Diese Stellung von Griffel und Staubblättern bleibt bis zum gänzlichen Abblühen dauernd erhalten.

4. Durch die Krümmungsbewegungen von Griffel und Staubblättern wird der Bestäubungsvorgang durch Insekten begünstigt und Selbstbestäubung verhindert.

5. Sowohl die Öffnungs- und Schließbewegungen der Perigonblätter wie die Krümmungsbewegungen von Griffel und Filamenten scheinen einem von gewissen Umweltfaktoren (Licht, Temperatur, Tageslänge) weitgehend unabhängigen endonomen Rhythmus zu unterliegen.

6. Die Perigonblätter werden nach der Befruchtung zunächst nicht abgeworfen, sondern hüllen die junge Frucht noch ein, lösen sich dann an der Basis ab und bleiben längere Zeit als „Hütchen“ auf der Frucht sitzen.

7. Infolge der Staubblatt- und Griffelkrümmungen wird die ihrer Anlage nach ursprünglich aktinomorphe Blüte effektiv zygomorph. Eine gewisse Neigung zur Zygomorphie lässt sich auch bei anderen Liliifloren feststellen.

Schrifttum

- BENTHAM G. 1878. *Flora Australiensis*. 7 (*Liliaceae*). London.
- BÜNNING E. 1953. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- CLAUS G. 1926. Die Blütenbewegungen der Gentianaceen. *Flora* 20: 198.
- ENGLER A. 1888. *Liliaceae*. In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 (5). Leipzig.
- GOEBEL K. v. 1924. Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. 2. Aufl. Jena.
- KERNER v. MARILAUN A. 1891. *Pflanzenleben*. 2. Leipzig und Wien.
- NEGER F. W. 1913. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart.
- PAX F. 1888. *Amaryllidaceae*. In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 (5). Leipzig.
- 1888. *Iridaceae*. In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 (5). Leipzig.
- PFEFFER W. 1873. Physiologische Untersuchungen. Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüthen. Leipzig.
- PFEIFFER H. 1928. Die pflanzlichen Trennungsgewebe. In: LINSBAUER K., Handbuch der Pflanzenanatomie. 1 (2). Berlin.
- PILET P. E. 1949 a. Contribution à l'étude du géotropisme des étamines d'*Hosta caerulea* TRATT. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.* 64 (273): 185—194.
- 1949 b. Géotropisme des étamines d'*Hosta caerulea* TRATT. *Act. Soc. helvet. Sci. nat.* 129: 155—156.
- 1950. Nouvelle contribution à l'étude du géotropisme des étamines d'*Hosta caerulea* TRATT. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 60: 5—14.
- TROLL W. 1922. Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. *Flora* 15: 191.
- WETTSTEIN R. 1935. Handbuch der Systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig und Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1958

Band/Volume: [7_4](#)

Autor(en)/Author(s): Roth Ingrid

Artikel/Article: [Blütenbiologische und morphologische Studien an Bulbine semibarbata. 261-274](#)