© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Bestäubungs-Einrichtungen einiger Nyctaginaceen.

Von

Dr. **Anton Heimerl,**

k. k. Professor an der Sechshauser Staats-Oberrealschule bei Wien.

(Mit 3 Holzschnitten.)

(Vorgelegt in der Versammlung am 7. November 1888.)

Die folgenden Zeilen, zu deren Abfassung mich gelegentlich vom Herrn Hofrathe A. v. Kerner gemachte Aeusserungen über die Bestäubungsvorgänge der *Mirabilis Jalapa* L. anregten, mögen als kleiner Beitrag zur Kenntniss der interessanten Nyctaginaceen nicht für überflüssig erachtet werden.

Ich will die Schilderung der einschlägigen Verhältnisse mit dem *Oxybaphus viscosus* l'Héritier beginnen. Die bei mir zum Blühen und zur ganz normalen Fruchtentwicklung gekommenen Exemplare erzog ich aus von Haage und Schmidt bezogenen, als „*Calyxhymenia chilensis*" bezeichneten Früchten, und blühten diese Stöcke vom August bis Anfang October in der Weise, dass sich in den ersten Morgenstunden (6—7 Uhr Früh) die Blüthen entfalteten, um sich dann gegen Mittag (oder im September bei kühlem Wetter erst gegen 2 bis 3 Uhr Nachmittags) wieder zu schliessen. Den allgemeinen Bau der Mirabileenblüthen als bekannt voraussetzend, möge folgendes, hier besonders Wichtiges eingefügt werden. Der freie obere Perigontheil besitzt eine schöne purpurviolette Farbe und ist weitglockig bis fast radförmig geöffnet; der schwach eingekrümmte, ungefähr 14—15 *mm* im Durchmesser haltende Saum verengt sich beiläufig in halber Höhe trichterförmig und sitzt mit seinem sehr engen Grunde dem unscheinbaren basalen, hier uns nicht weiter interessirenden Perianthabschnitte auf. Er wird von fünf grünlichen stärkeren Nerven, welche den Mitteltheilen der fünf verwachsenen Perigonblätter entsprechen, durchzogen, mit welchen fünf andere feinere Nerven abwechseln und in der Weise in den zierlichen fünflappigen Saum auslaufen, dass die stärkeren Nerven in die tieferen Buchten zwischen den fünf Lappen einmünden, die fünf zarteren hingegen in der Mitte der herzförmig ausgerandeten Perianthabschnitte enden. Aus dem dunkelpurpurn gefärbten und Nectartropfen bergenden Grunde des Perianthes ragen bei voller Anthese zumeist drei (selten vier) Staubfäden, sowie der lange Griffel in der sofort näher zu schildernden Weise heraus.[1])

[1]) Ein Stamen entspringt vorne (in diagrammatischer Bezeichnung), die anderen zwei symmetrisch zur Blüthenmediane hinten ganz dicht beieinander ⁘, so dass mit Rücksicht auf das

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Untersucht man frisch geöffnete Blüthen, so findet man die schön purpurnen Filamente dicht neben einander verlaufend und die Blüthe um etwa das Doppelte überragend vorgestreckt, und zwar sind sie nicht völlig gerade, sondern biegen sich in mässiger Krümmung nach abwärts, um dann an der herausragenden Partie sich wieder schwach emporzukrümmen, wodurch die offene Blüthe entschieden zygomorphen Habitus, mit Förderung der Unterseite erhält. Fast genau die gleiche Krümmung wie die Filamente zeigt der ebenfalls purpurne Griffel, dessen äusserst zierliche, kugelige, derb papillöse Narbe[1]) bei dem Umstande, als der Griffel nur unbedeutend die Filamente an Länge übertrifft, aber etwas stärkere Herabbiegung zeigt, unter und etwas vor die mittlere Anthere fällt. (Fig. 1.)

Die Antheren von schön gelber Farbe sind noch geschlossen, in ihrer Nachbarschaft aber unter ihnen endet der Griffel mit einer relativ grossen kugeligen Narbe, die schon jetzt, wie man leicht nachweisen kann, empfängnissfähig ist, und an der Pollenkörner sofort haften bleiben. Kommt daher ein pollenbeladenes Insect und sucht es in den Schlund der Blüthen einzudringen, so ist es leicht möglich, dass die Pollenkörner an der schon empfängnissfähigen Narbe haften bleiben und so eine Fremdbestäubung durchgeführt wird; eine sichere Beobachtung hierüber liegt aber nicht vor, indem es mir nicht gelang, ein Insect in dieser Hinsicht an den Blüthen anzutreffen.

Sehr rasch schreitet aber die Blüthe aus diesem ersten Stadium, wie wir es nennen wollen, in ein anderes, das zweite vor, welches dadurch gekennzeichnet ist, dass die Antheren aufplatzen und ihre Pollenkörner zugänglich machen. Den nicht uninteressanten Vorgang schildere ich in etwas ausführlicher Weise. Die Antheren (ungefähr 1·5 *mm* lang und breit) sind oben und unten ausgerandet, so dass die zwei Thecae etwa nierenförmigen Umriss bekommen. Das Oeffnen jeder Theca erfolgt nun in der Weise, dass sich längs ihres ganzen äusseren Umfanges ein halbkreisförmiger Riss bildet, gewöhnlich bei einer Theca früher als bei der anderen, und sich nun beide so entstehende Klappen etwa um 90° drehen und zurückschlagen, wodurch dann je zwei Thecenklappen mit ihren Aussenseiten aufeinander zu liegen kommen und ihre Innenseiten nach aussen wenden. Diesen Innenseiten haften nun anfangs in mehr weniger deutlichen Reihen (nicht selten ziemlich regelmässig in drei) die grossen, leuchtend gelben Pollenkörner[2]) an, später fallen sie allmälig ab. Es genügt daher in diesem Stadium eine leichte Erschütterung der ganzen Pflanze oder ein Stoss an eine

---

gelegentlich auftretende vierte Stamen und auf die pentandischren *Oxybaphus*-Arten ein Abort der zwei vorderen Stamina angenommen werden kann; vergl. Eichler's Blüthendiagramme, II, S. 100.

[1]) Ihren Bau (sowie Zeichnungen der korallenähnlich verzweigten, 1·5 *mm* im Durchmesser haltenden Narbe) findet man bei Duchartre in den Annales des sciences naturelles, sér. III, vol. IX beschrieben; *Mirabilis*, über welche Duchartre dort handelt, stimmt ganz mit unserem *Oxybaphus* überein.

[2]) Ueber den Bau dieser Körner handeln Schacht in Pringsheim's Jahrbüchern etc., II, S. 115—117 und Strasburger im Botan. Practicum, S. 505 ff.; sie erreichen bei *Oxybaphus* 137 bis 146 μ im Durchmesser und gehören wohl zu den grössten im Pflanzenreich vorkommenden.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Blüthe, um das Herabfallen von Pollenkörnern zu erzielen, späterhin geschieht es, wie eben bemerkt, von selbst. Bedenkt man nun die Stellung der Narbe, welche sich ja unterhalb einer der drei Antheren, gewöhnlich unter der mittleren befindet, so leuchtet ein, was die Betrachtung der Blüthen selbst bestätigt, dass nicht selten Pollenkörner auf diese Weise an die Narbenfläche gelangen werden.

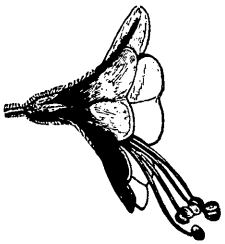

Fig. 1.
(7 Uhr Vorm.)

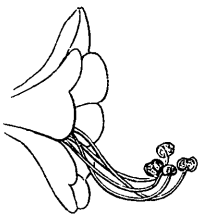

Fig. 2.
(10 Uhr 45 Min. Vorm.)

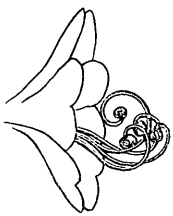

Fig. 3.
(12 Uhr 30 Min. Nchm.)

Eine Blüthe des *Oxybaphus viscosus* l'Héritier in drei aufeinander folgenden Zuständen (zweimal vergrössert).

Gleichgiltig aber, ob die Bestäubung auf eine oder die andere Weise bereits erfolgt ist, pflegen sich die Blüthen in einer sicher wirkenden und einfach erfolgenden Weise selbst zu bestäuben, welches Stadium ich als das dritte in unserer Reihenfolge bezeichnen will. Es beginnt nämlich einige Zeit nach dem Oeffnen der Thecen der vordere Theil des Griffels und ebenfalls, aber öfter bemerklich später, die vorderen Partien der Staubgefässe sich im Bogen nach auf- und einwärts zu krümmen (Fig. 2), ein Vorgang, der offenbar auf ungleichseitigem Längenwachsthum beruht (durch Einlegen in Kochsalzlösung nicht rückgängig gemacht werden kann) und dem entsprechend von den Temperaturverhältnissen sehr bemerklich beeinflusst wird; in der That konnte ich bei warmem Wetter schon um 8 Uhr Früh die beginnende Einrollung bemerken, wogegen sie an kühlen Octobertagen sich erst um 10 Uhr Vormittags zu zeigen begann. Nicht lange darauf hat sich die vordere Griffelpartie mit der Narbe halbkreisförmig eingedreht, welche Krümmung sich mehr minder rasch zu einer bis zwei vollen Kreiswindungen fortzusetzen beginnt. (Fig. 3.) Dabei streift nun aber die klebrige Narbenfläche so verlässlich und regelmässig an einer oder der anderen offenen Thece an, dass beispielsweise in sämmtlichen sieben offenen Blüthen eines mir eben vorliegenden Exemplares die Narben durch Anstreifen an den Antheren sich einseitig mit einigen Pollenkörnern (ich zähle bis zu 14) behaftet haben. Indem sich auch die Filamente immer mehr einzurollen streben, ist es klar, dass die in der Krümmung etwas vorauseilende Griffelpartie in der mannigfaltigsten Weise ihre Narbe an eine der drei Antheren andrücken kann, oder diese Theile zusammenstossen können, wobei sie dann schraubige Krümmungen, welche gleichsam zum Zurückkehren der Filamente und Griffel in das Perianth führen, ausführen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bei allen diesen Vorgängen ist das Perianth selbst noch weit geöffnet, und erst wenn die Einrollung der eben geschilderten Blüthentheile fortgeschritten ist, beginnt sich auch am Perianthe selbst eine Einkrümmung zu zeigen, so dass selbstverständlicher Weise die Ansicht, als würde das Perianth die Ursache der Einrollung der Filamente und des Griffels sein, letztere gewissermassen durch dasselbe mit eingerollt werden, ganz unhaltbar wäre. Ich erwähnte eingangs, dass das Perianth von fünf stärkeren, den Mitteltheilen der Perianthabschnitte entsprechenden Nerven durchzogen werde; längs der Aussenseite dieser Nerven und der angrenzenden Gewebspartien beginnt sich nun vermehrtes Längenwachsthum einzustellen, wodurch sie sich nach einwärts zu krümmen beginnen und die zwischenliegenden Stellen mitziehen, so dass das Perianth ganz in der Weise wie die Corollen von *Convolvulus* eingerollt und eingeschlagen wird. Zugleich werden die Stamina und Griffel, welche schon viel früher ihre Einkrümmung begonnen und sich daher auch weiter in den Schlund des Perianthes zurückgezogen haben, von diesem enge eingeschlossen, so dass man nach vollendeter Einrollung des Perianthes eine Blüthenknospe mit noch eingeschlossenen Filamenten und Griffel vor sich zu haben glaubt, ja die Aehnlichkeit mit einer Blüthenknospe wird hiebei noch dadurch erhöht, dass in der That in den Blüthenknospen Filamente und Griffel eingekrümmt beisammen liegen. Auch die Abhängigkeit von Wärmeeinflüssen, deren früher Erwähnung gethan wurde, kann daraus leicht erkannt werden, dass das Einrollen des Perianthes bei warmem Wetter schon um $^1/_2 10-10$ Uhr Vormittags, bei kühlem aber erst viel später, etwa gegen 2—3 Uhr Nachmittags eintritt.

Nicht unerwähnt will ich auch das Verhalten des anfangs blos 3—3·5 *mm* langen, glockigen Involucrums lassen. Nach dem Abfallen des oberen Perianthabschnittes beginnt es sich zu vergrössern, bleibt eng geschlossen und hängt am sich scharf geotropisch über seiner Basis nach abwärts krümmenden (früher fast horizontalen) Blüthenstiele senkrecht herab. Ist aber die eingeschlossene Frucht (Anthocarp) dem Reifen nahe, so breitet sich das nun bedeutend vergrösserte, dünnhäutig und bräunlich gewordene Involucrum flach horizontal aus, einem Schirme vergleichbar, und trägt im Mittelpunkte seiner Unterseite die kleine keulenförmige Frucht, so gewissermassen die verschleimten Fruchtwände vor vorzeitiger Durchnässung schützend.[1])

Wenden wir uns jetzt den Blüthenverhältnissen der *Mirabilis Jalapa* L. zu, so können wir uns geradezu auf den eben besprochenen Fall von *Oxybaphus* berufen, indem in dem Wesen des Vorganges kein bemerkenswerther Unterschied obwaltet. Aus dem bekanntlich ansehnlichen, corollenähnlichen Perigone von röhrig-trichteriger Form ragen mit schwacher Biegung nach abwärts fast stets fünf (sehr selten sechs) Filamente, sowie der die längsten Staubfäden mehr minder deutlich überragende Griffel hervor. Die Staubfäden sind sehr bemerklich ungleich lang, im Allgemeinen sind zwei am längsten und unter sich fast gleich lang, zwei weitere wieder fast gleich lange kürzer und eines am allerkürzesten, welches ungleiche Längenverhältniss mir bei dem Einkrümmen des Griffels und Andrücken der Narbe an die Antheren offenbar günstig zu wirken scheint, indem dadurch dieses Zusammentreffen leichter und wahrscheinlicher zu erfolgen pflegt, als wenn die Filamente gleiche Länge hätten. Mit Bezug auf die früherhin für *Oxybaphus viscosus* l'Héritier gegebene Schilderung mag es genügen, einfach folgende Daten anzuführen. Bei drei am 18. August dieses Jahres bei trübem Wetter beobachteten Blüthen erfolgte das Oeffnen der Knospen um 3 Uhr 45 Min. Nachmittags, um 4 Uhr waren sie völlig entfaltet und ragten die noch geschlossenen Antheren auf fast geraden Filamenten heraus (I. Stadium); um 4 Uhr 15 Min. erfolgte in der bekannten Weise das Oeffnen der Thecen und

[1]) Von Hildebrand wurde in den Verbreitungsmitteln der Früchte und Samen auf die zweite Wirksamkeit dieses Involucrums, das einen Flugapparat für die Frucht darstellt, hingewiesen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zugänglichsein des Pollens;[1]) gegen 4 Uhr 45 Min. waren alle Antheren geöffnet und boten die Pollenkörner dar, zugleich berührte noch in keiner Blüthe die Narbe eine Anthere (II. Stadium). Letzteres trat bei zwei Blüthen um 5 Uhr 10 Min. ein, indem durch eine deutliche Aufwärtskrümmung des Griffels der Narbenkopf der nächststehenden Anthere angedrückt und von ihr reichlich mit Pollen behaftet wurde, eine halbe Stunde später war letzteres auch bei der dritten beobachteten Blüthe und somit bei allen die Selbstbestäubung erfolgt, worauf die Einkrümmung der Filamente etc. ganz wie bei *Oxybaphus*, nur bemerklich träger erfolgte, so dass sich erst bis zum nächsten Morgen diese Theile in das Perianth zurückgekrümmt hatten und sich erst die Perianthabschnitte mit ihren Spitzen berührten. Nicht selten trifft man übrigens auch an grösseren *Mirabilis*-Stöcken Blüthen, die sich schon in der Frühe oder Vormittags entfalten und während des Tages, nicht erst Abends sich selbst bestäuben. Im Gegensatze zu solchen Exemplaren der *Mirabilis Jalapa* L. spielen sich die entsprechenden Vorgänge bei der *Mirabilis longiflora* L., welche ich ebenfalls in dieser Hinsicht beobachtete, in der Nacht ab. Die fein duftenden, weissen oder blassvioletten[2]) Blüthen entfalten sich spät Abends, dann gehen die früher geschilderten Vorgänge vor, bis sich in den ersten Stunden nach Mitternacht die Blüthen zu schliessen beginnen und regelmässig am Morgen dann geschlossen herabhängen. Selbstverständlich ist hier, wie bei *Mirabilis Jalapa* L. und *Oxybaphus viscosus* l'Héritier, eine Fremdbestäubung durch Insecten leicht möglich, und obwohl ich hierüber keine Erfahrungen und Beobachtungen vorbringen kann, dürfte es kaum zweifelhaft sein, dass wenigstens im Heimatslande (Mexico etc.) langrüsselige Schwärmer die Blüthen von *Mirabilis longiflora* L. Nachts aufsuchen, um den in der langen Perianthröhre verborgenen Nectar zu saugen; vereinigt ja die Blüthe alle Eigenschaften der Schwärmerblumen, als: lange und enge Blumenröhre, lichte helle Farbe, starken Duft, Oeffnen zur späten Abendzeit etc.

In der Section der Mirabileen, von welcher wir bisher allein gehandelt haben, kommen auch bei mehreren Gattungen kleistogamische Blüthen vor; ich beobachtete solche bei dem im Wiener botanischen Garten cultivirten *Oxybaphus nyctagineus* Sweet, dann trifft man sie in den Gattungen *Boerhavia, Acleisanthes, Pentacrophys, Selinocarpus* häufig an, und es lassen sich geradezu alle Uebergänge von Arten mit nur gelegentlich geschlossen bleibenden Blüthen (z. B. der oben genannte *Oxybaphus*), zu solchen, die ebenso häufig geschlossen als offen blühen (z. B. *Boerhavia gibbosa* Pavon), und endlich zu fast stets kleistogam sich bestäubenden (z. B. *Pentacrophys Wrightii* Asa Gray) zusammenstellen, sowie auch andererseits bei einer und derselben Art und reichem Materiale alle Zwischenformen beider Blüthenextreme beobachtet werden können. Ich habe über diese interessanten Blüthenverhältnisse in meiner demnächst in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" erscheinenden Bearbeitung der Nyctaginaceen Näheres mitgetheilt, und möchte hier nur darauf aufmerksam machen, dass die nahe Beziehung aller dieser Verhältnisse einfach dadurch ausgedrückt werden kann, dass man blos die sonst nach Oeffnung der Blüthe eintretende Selbstbestäubung schon innerhalb des nicht geöffneten Periantbes eintreten zu lassen braucht, um den Fall einer kleistogamen Nyctaginaceenblüthe zu haben. Besonders erleichtert wird dieses kleistogame Blühen noch dadurch, dass sich in den Knospen der Mirabileen meist Filamente und Griffel im gekrümmten und mehr minder eingerollten Zustande befinden, wo dann leicht die Pollenkörner auf die oft dicht einer Anthere anliegende Narbe gelangen können; sie strecken sich erst späterhin bei Oeffnung der Blüthen gerade heraus. Die Krümmungen,

[1]) In zwei Antheren zählte ich je 60—64 Pollenkörner von 137—146 μ Durchmesser; sie stimmen also in der Grösse ganz genau mit jenen von *Oxybaphus viscosus* l'Héritier überein.

[2]) Beide Spielarten erzog ich aus von Haage und Schmidt gesendeten Früchten.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

welche bei offenblühenden Exemplaren von den Filamenten und insbesondere vom Griffel ausgeführt werden, erfolgen unabhängig davon, ob die Antheren und Narbe vorhanden sind oder entfernt wurden, aus inneren Ursachen, ebenso krümmt und schliesst sich das Perianth in ganz regelmässiger Weise auch nach Entfernung von Narben und Antheren in sich eben öffnenden Blüthen.

Es erübrigt nur noch der Vertreterin einer sehr eigenthümlichen Nyctaginaceentribus, der Gattung *Abronia* in Hinsicht der Bestäubungsverhältnisse zu gedenken. Die Blüthen der schönen *Abronia umbellata* Lam. stehen in mässig reich (circa 20blüthigen) Köpfchen, sind also zu einer augenfälligen Blüthengesellschaft vereinigt, welche auf gemeinschaftlichem, ziemlich langem Stiele angebracht, von einigen Hochblättern behüllt wird; die einzelnen Blüthen sind röhrig-präsentirtellerförmig, mit tief fünftheiligem Saum (circa 16 *mm* lang, 7—8 *mm* im Durchmesser), rosenroth gefärbt und duften angenehm, etwa an Narcissen erinnernd. Eingeschlossen in der engen Röhre, scheinbar[1]) der Wand angewachsen, sind fünf (selten sechs) länglich-elliptische Antheren. Der kurze, fädige, kaum die Hälfte der Perianthröhre erreichende Griffel geht in eine relativ lange, durch einseitig reihenweise übereinander stehende Narbenpapillen bürstenähnliche Narbenfläche über, oberhalb welcher erst die der Röhre anhängenden Antheren stehen. Letztere erzeugen, im Gegensatze zu den Mirabileen, zahlreiche Pollenkörner von beträchtlich geringerer Grösse (44—47 μ) und netzigen Verdickungen der Exine, welche aus den Thecen herausfallend mit Leichtigkeit an den vorstehenden Narbenpapillen haften bleiben, übrigens ausserdem die Innenfläche der Perianthröhre bedecken; ich traf öfters eine ganze Menge von Pollenkörnern auf der Narbenbürste, welche alle Pollenschläuche getrieben hatten und wie an Stielen, an diesen abstanden. Es ist also auch hier für sicher wirkende Selbstbestäubung gesorgt, während der ganze Blüthenbau offenbar auf Insectenbesuch hinweist.

Fassen wir nun die Ergebnisse, welche die vorliegende Untersuchung geliefert hat, zusammen, so kann angegeben werden, dass bei *Mirabilis*, *Oxybaphus* und *Abronia* das relativ ansehnliche Perianth, dessen schöne Färbung, der feine Duft, welchen öfter die Blüthen zeigen, auf Fremdbestäubung durch Insecten hinweisen, wozu noch kommt, dass in dem von uns als erstes Stadium bezeichneten Falle der bei geschlossenen Antheren vorragende Narbenkopf (bei den ersteren zwei Gattungen) offenbar von anfliegenden Insecten berührt und möglicher Weise mit Pollen behaftet werden wird. Hievon abgesehen, pflegen sich aber alle angeführten Arten in durchaus sicher eintretender Weise selbst zu bestäuben, indem einerseits bei *Mirabilis* und *Oxybaphus* durch Krümmung des Griffels der Narbenkopf an die geöffneten Antheren angedrückt und so bestäubt wird, andererseits bei *Abronia* der kleinkörnige Pollen auf die bürstenähnliche, darunter befindliche Narbe fällt und diese mit Pollen behaftet. In scharfem Gegensatze zu diesen Vorgängen stellt sich die Abtheilung der Pisonieen, tropische und subtropische Bäume und Sträucher umfassend, deren kleine Blüthen durch Abort des einen Geschlechtes und Vertheilung der einzelnen Geschlechter auf getrennte Stöcke (so wenigstens bei den meisten der zahlreichen Arten) sich der Selbstbestäubung völlig entzogen und der Fremdbestäubung angepasst haben.

[1]) Es ist leicht sich zu überzeugen, dass ihre feinen Filamente blos der Wand der Perianthröhre anhaften; man kann sie von ihr ohne Schwierigkeit lospräpariren.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Heimerl Anton

Artikel/Article: Die Bestäubungs-Einrichtungen einiger Nyctaginaceen. 769-774