© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Kleistogamie und das blütenbiologische Verhalten von Stellaria pallida Piré.

Von

E. Loew.

Die in der Ueberschrift genannte, zuerst von Dumortier als *Alsine pallida* 1827 beschriebene Art[1]) wird von den neueren Floristen in der Regel als eine der *Stellaria media* Cyr. zwar nahestehende, aber gut unterschiedene Species betrachtet. Andererseits wurde von Čelakovský[2]) und später auch von A. Schulz[3]) die Ansicht begründet, *Stellaria pallida* sei nichts weiter als eine Form oder Variation von *Stellaria media*, bei der die Bestäubung in geschlossener Knospe stattfände, und deren Kronblätter reduciert oder ganz verkümmert seien. A. Schulz[4]) sagt darüber: „Arten wie *Sagina Linnaei* var. *microcarpa* und *Stellaria media* var. *pallida* (*S. Boraeana* Jord.) haben einen weiteren Schritt zur Kleistogamie hin gethan, indem sie sich häufig auch in längeren Perioden warmer Witterung nicht öffnen; *Stellaria media* var. *pallida* ist sogar stellenweise völlig kleistogam geworden".

Angesichts dieses Widerspruchs der Anschauungen über *Stellaria pallida* schien mir eine speciellere, blütenbiologische Untersuchung der Pflanze wünschenswert zu sein, deren Ergebnisse ich in Folgendem mitteilen will.

In der näheren Umgebung Berlins beobachtete ich die in Rede stehende *Stellaria*-Art nach gütigem Hinweis von Prof. Ascherson im April 1895 an den Havelufern bei Pichelsberg. Sie wuchs dort an den grasigen Böschungen der Chaussee unweit der Schiffsbrücke und auch an ähnlichen Stellen der gegenüberliegenden Insel Pichelswerder. Später fand ich einen zweiten Standort der Pflanze bei Baumgartenbrück in der Birkenallee, die zum Karlsturm führt.

Schon die flüchtige Betrachtung der an genannten Orten wachsenden Pflanzen liess ihre Verschiedenheit von *Stellaria media* deutlich

---

[1]) Synonym ist *Stellaria Boraeana* Jord. Vgl. Koch's Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. 3. Aufl. Bd. I. S. 299.

[2]) Sitzungsber. d. K. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Prag 1881.

[3]) Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinricht. II. S. 55.

[4]) A. a. O.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erkennen. Der weniger ästige Wuchs, das blassere Grün der Blätter, die zugespitzten, länglich-lanzettlichen, bei *S. media* mehr eiförmigen und stumpferen Kelchblätter, vor allem aber die bei geöffneter Blüte als winzige, gelblich- oder grünlichweisse, zweilappige Rudimente am Grunde des Ovars sichtbaren Kronblätter, sowie die weiter unten zu erörternden Merkmale von Frucht und Samen beseitigten jeden Zweifel an der Richtigkeit der Bestimmung.

Eine an Ort und Stelle zunächst mit der Lupe vorgenommene genauere Musterung zahlreicher Blüten zeigte dieselben — allerdings nicht ausnahmslos — in einem ungewöhnlichen biologischen Zustande. Derselbe ist dadurch gekennzeichnet, dass in der wenig geöffneten Blüte das nur in der Einzahl vorhandene Staubgefäss sich mit seiner Anthere fest an die Narbenpapillen des zunächst benachbarten Griffels anheftet. Dabei steht auch das zugehörige Filament nicht wie sonst bei geöffneten Blüten von *Stellaria* frei vom Ovar ab, sondern liegt letzterem in seiner ganzen Länge an. Das Festhaften der Anthere an den Narbenpapillen wird, wie die mikroskopische Untersuchung bewies, durch feine aus der geöffneten Anthere hervorkommende Fäden — die Reste von Pollenschläuchen — bedingt, die allem Anschein nach bereits in dem vorausgehenden Knospenzustand der Blüte die Befruchtung bewirkt hatten. Die Abweichung von der gewöhnlichen Art der Kleistogamie scheint demnach in vorliegendem Fall darin zu bestehen, dass die in der geschlossenen Knospe kleistogam bestäubten Blüten — wenigstens teilweise — sich nachträglich öffnen, und da die Anthese der Einzelblüte wie bei *Stellaria media* nur wenige Stunden dauert, für diesen kurzen Zeitraum chasmogam werden. Das Anheften der Staubbeutel an die Narbe durch Pollenfäden ist eine bei kleistogamen Blüten längst bekannte Erscheinung, die z. B. von Mohl[1]) für Arten von *Viola*, *Impatiens* u. a. und von Ascherson[2]) für *Helianthemum*-Arten genauer beschrieben worden ist.

Das geschilderte Verhalten war, wie schon oben angedeutet, nicht an allen Blüten der *Stellaria pallida* gleichmässig zu beobachten, so dass ich mir die Frage vorlegen musste, welche Verschiedenheiten in dieser Beziehung auftreten, und wodurch sich überhaupt die genannte Art von der nahverwandten *St. media* in blütenbiologischer Hinsicht unterscheidet. Von letzterer Art ist ja seit langer Zeit[3]) bekannt,

---

[1]) Vgl. Mohl. Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Zeit. 1863, S. 322 ff.

[2]) Vgl. Ascherson. Die Bestäubung einiger *Helianthemum*-Arten. Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde. Berlin. 1880, S. 98 ff.

[3]) Schon Sprengel (Entdeckt. Geh. S. 160) erwähnt, dass die Blüten bei schlechtem Wetter geschlossen bleiben. Die Selbstbestäubung der Blüte wurde u. a. von Henslow (On the Self-fertilization of Plants. Trans. Linn. Soc. S. 2. V. I. p. 354) beschrieben; die von ihm gegebene Abbildung (Fig. 9 der Tafel) ist fehlerhaft, da sie eine *Stellaria*-Blüte mit einem einzigen Griffel und kopfförmiger Narbe darstellt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass auch sie nicht selten in der geschlossenen Knospe sich selbst bestäubende Blüten — und zwar, wie Vöchting[1]) und Hansgirg[2]) auf experimentellem Wege nachwiesen, in Folge von Lichtmangel — hervorbringt. Derartige Blüten producieren nach directen Versuchen der beiden genannten Forscher reife, keimfähige Samen; ihre Kronblätter sind, wie Vöchting bemerkt, vollkommen ausgebildet, während sie bei *Stellaria pallida* stark reduciert erscheinen. Auch ist der Bestäubungsvorgang in den beiderlei Blüten nicht der gleiche. Wir wollen daher im Folgenden die in geschlossenem Zustande sich bestäubenden Blüten von *Stellaria media* nach der Bezeichnungsweise von Hansgirg als pseudo-kleistogam von den kleisto-chasmogamen Blüten der *Stellaria pallida* unterscheiden. Mit Rücksicht auf diese Verschiedenheit muss auch die Frage ins Auge gefasst werden, ob etwa die Blüten in der Form, wie sie uns bei *Stellaria pallida* entgegentreten, auch bei der echten *Stellaria media* vorkommen.

Zunächst stellen sich bei einem genaueren Vergleich der geöffneten Blüten beiderlei Art folgende Unterschiede heraus:

Offene Büten von

Stellaria media	und *Stellaria pallida*
Bei Sonnenschein fast sternförmig ausgebreitet; Durchmesser der Blüte etwa 4 mm; Honigdrüsen an der Basis der Staubblätter deutlich glänzend.	Bei Sonnenschein nur halb geöffnet; Blütendurchmesser fast um die Hälfte kleiner. Honigdrüsen nicht sichtbar.
Kelchblätter eiförmig, stumpf, mit gegliederten Drüsenhaaren und vereinzelten Borstenhaaren.	Kelchblätter lanzettlich, zugespitzt, Behaarung ähnlich, aber etwas stärker als bei *S. media*.
Kronblätter schneeweiss, ca. 2,8—3 mm lang, länger als das Ovar, Zipfel breit.	Kronblätter gelblich oder grünlich weiss, höchstens 1 mm lang, kürzer als das Ovar, Zipfel schmal.
Staubblätter meist 3, selten 4 oder 5, Antheren rot, vereinzelt auch gelb und etwas kleiner, bei voller Anthese sämtlich geöffnet oder bisweilen eine einzelne noch geschlossen, niemals an den Narbenpapillen durch Fäden festgeheftet.	Staubblätter meist nur 1 mit halbverschrumpfter Anthere, die an den Narbenpapillen festhaftet; seltener 2 oder 3 Stamina, von denen dann mindestens eins eine reife Anthere trägt, die der Narbe nicht angeheftet ist.

[1]) Vöchting, in Pringsh. Jahrb. XXV (1893) S. 180/82.
[2]) Hansgirg. Physiologische etc. Untersuchungen. Prag 1893. S. 27 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stellaria media	*Stellaria pallida*
Nektarium am Grunde der Filamente als deutlich secernierender Höcker hervortretend.	Nektarium am Grunde des Filaments eine ganz unbedeutende Anschwellung bildend, ohne Honig.
Ovar kürzer als die Filamente.	Ovar von der Länge des Filaments.
Griffel fast von der halben Länge des Ovars, nur an der Spitze zurückgekrümmt; Narbenpapillen stark entwickelt.	Griffel kürzer, von der Basis aus zurückgekrümmt; Narbenpapillen schwächer entwickelt.

Aehnliche Unterschiede stellten sich auch beim Vergleich geschlossener Blütenknospen heraus, von denen immer je zwei möglichst gleich grosse und annähernd gleichaltrige Zustände miteinander verglichen wurden. Als Beispiel mögen die Messungen folgenden Einzelfalls dienen:

Fast erwachsene Blütenknospen von

Stellaria media und	*Stellaria pallida*
Kelchblätter 3,4 mm lang, 0,8 mm breit.	Kelchblätter 3,2 mm lang, 0,64 mm breit.
Kronblätter 1,04 mm lang	Kronblätter 0,8 mm lang.
Staubblätter 3, Antheren noch geschlossen, kräftig, rot, ca. 0,4 mm lang und 0,56 mm breit.	Staubblätter 1, Anthere geöffnet, zart, gelb, ca. 0,28 mm lang und 0,24 mm breit.
Ovar 0,96 mm lang.	Ovar 1,6 mm lang.
Griffel 0,6 mm lang.	Griffel 0,4 mm lang.

Hiernach tritt bei *Stellaria pallida* schon in der geschlossenen Blütenknospe eine Förderung in der Entwicklung der Sexualorgane ein, so dass Bestäubung und Befruchtung in verhältnismässig frühzeitigem Stadium — jedenfalls früher als in gleichaltrigen, normalen Blüten von *Stellaria media* — stattfinden können.

Um diesen Hauptpunkt ausser Zweifel zu stellen, wurde eine Reihe aufeinanderfolgender Entwicklungszustände der Blütenknospen von *Stellaria pallida* untersucht und dabei auch der befruchtete oder unbefruchtete Zustand der Samenanlagen mit berücksichtigt. Die Ergebnisse waren folgende:

I. Jüngster Zustand in einer Knospe von 2,4 mm Länge. Das einzige vorhandene Staubgefäss hat eine geschlossene Anthere und hat im Wachstum noch nicht die Höhe des ca. 1 mm langen Ovars erreicht; die Samenanlagen sind unbefruchtet.

II. Knospe von 2,8 mm Länge. Das einzige vorhandene Staubgefäss hat seine Anthere geöffnet und liegt mit derselben den bereits entwickelten Narbenpapillen des 1,2 mm langen Ovars an; die Samenanlagen erscheinen unbefruchtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III. Knospe von 3 mm Länge. Die Blüte enthält 3 Staubgefässe, von denen 2 ihre Antheren geöffnet haben, dieselben haften durch Fäden an den Narbenpapillen. 1 Anthere ist noch geschlossen. Die Kronblätter sind als winzige Höcker von 0,24 mm Länge sichtbar. Das bereits 1,2 mm lange Ovar enthält anscheinend befruchtete Samenanlagen.

IV. Knospe von 3,2 mm Länge. Die Blüte enthält nur 1 Staubgefäss, dessen Anthere deutlich einzuschrumpfen beginnt; an den Narbenpapillen hängen einzelne Pollenkörner; das auf 1,36 mm Länge herangewachsene Ovar enthält befruchtete Samen mit durchscheinendem Embryo.

V. Knospe von 4 mm Länge. Die Blüte enthält nur 1 Staubgefäss, dessen Anthere verschrumpft ist; das bis auf 3 mm angewachsene Ovar (Frucht) enthält etwa 10 junge Samen, deren Aussenhaut bereits die Spuren der späteren Warzen erkennen lässt.

Nach diesem Befunde erscheint die Kleistogamie von *Stellaria pallida* in Uebereinstimmung mit den Angaben von Čelakovský und Schulz als unzweifelhaft. Da die Bestäubung nicht nur in der geschlossenen Blüte eintritt, sondern sich — wenigstens in einer grossen Zahl von Fällen — in der Weise vollzieht, dass der Pollen aus der geöffneten Anthere seine Schläuche zu den in nächster Nähe befindlichen Narbenpapillen (chasmantherisch nach der Bezeichnungsweise Ascherson's) hintreibt, und da ferner hiermit eine starke Reduction oder völliger Schwund[1]) der Kronblätter verbunden ist, so haben wir wohl echte Kleistogamie und nicht etwa, wie bei *Stellaria media* Pseudokleistogamie anzunehmen. Bei letzterer tritt die Bestäubung in geschlossener Blüte nur unter dem Zwange äusserer Umstände, wie vor allem Lichtmangel ein, die Kronblätter erfahren dabei keine Verkümmerung und die Bestäubung erfolgt auf normalem Wege nach Ausfall der Pollenkörner, die auf der Narbe ihre Schläuche treiben, ohne die Anthere dauernd an derselben zu befestigen. Die notwendige Berührung der Antheren und Narbenpapillen wird in diesem Fall, wie auch sonst, offenbar durch den Blütenschluss bewirkt, der die gleich hochstehenden Bestäubungsorgane dicht aneinanderdrückt. Nun sind aber schon durch Mohl[2]) Fälle, z. B. von *Viola mirabilis*, bekannt, bei denen in ein- und derselben Blüte beide Modi der Bestäubung nebeneinander auftreten, und wir dürfen daher den oben hervor-

---

[1]) In floristischen Schriften z. B. bei R. v. Uechtritz im 55. Jahresb. d. Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur 1877 (citiert nach dem Bot. Jahresb. 1878, II. S. 582) findet sich die Angabe, dass *Stellaria pallida* neben der Form mit kurzen Kronblättern (var. *brachypetala* Junger ined.) auch mit völlig apetalen Blüten vorkommt. Auch ältere Floren, wie z. B. Döll, Rheinische Flora, S. 628, erwähnen eine Varietät *apetala*. Ich habe bisher dergleichen Blüten nicht gesehen.

[2]) A. a. O., S. 324.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gehobenen Unterschied nicht als einen absoluten betrachten. Es ist ja denkbar, dass auch in den pseudokleistogamen Blüten von *Stellaria media* unter Umständen der Pollen direct von der Anthere aus seine Schläuche zu den dicht benachbarten Narbenpapillen zu treiben und die Anthere in ähnlicher Weise an der Narbe zu befestigen vermöchte, wie dies bei *Stellaria pallida* in der Mehrzahl der Fälle geschieht. Thatsächlich beobachtet habe ich allerdings ein solches Verhalten bei *Stellaria media* niemals.

Ich komme nun zu jenen schon oben erwähnten Ausnahmefällen von *Stellaria pallida*, in denen ein oder das andere Staubgefäss die frühzeitige in der Knospe erfolgende Ausstäubung und die damit verbundene Anheftung der Anthere an die Narbe vermittels austreibender Pollenschläuche nicht vollzogen hatte, sondern sich erst während des Aufblühens öffnete. Es fand sich dieser Fall immer nur dann, wenn 2 oder 3 Staubgefässe von der Blüte ausgebildet worden waren. Dienen nun diese biologisch abweichenden Stamina etwa der Fremdbestäubung? Fasst man Entwicklungszustände in's Auge, wie den oben bei III angeführten Fall, in welchem ein solches abweichendes Stamen neben zwei bereits geöffneten und mit den Narben verbundenen Staubgefässen vorhanden war, so ist ohne weiteres ersichtlich, dass für die eigene, schon befruchtete Blüte das später eintretende Ausstäuben dieses Stamens bedeutungslos sein muss. Es könnte aber der Pollen dieses Staubgefässes nach Eintritt der Blütenöffnung durch Insecten auf die empfängnisfähigen Narben anderer *Stellaria*-Blüten übertragen werden. Abgesehen davon, dass die Blüten von *Stellaria pallida* — wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle — im Moment der Blütenöffnung bereits bestäubt und befruchtet sind, erscheint ein Besuch der winzigen, honiglosen Blüten dieser Art durch Insecten wenig wahrscheinlich[1]); ich glaube daher nicht fehlzugreifen, wenn ich die biologisch abweichenden, überzähligen Staubgefässe, die nicht der kleistogamen Bestäubung dienen, als ein unnütz gewordenes Rudiment von *Stellaria pallida* anspreche, das sich aus der Abstammung genannter Art von *Stellaria media* oder einer ihr nahestehenden Stammform erklärt. Als Stütze für diese Ansicht führe ich nach den Beobachtungen von Schulz[2]) die Thatsache an, dass unter den kleistogamen Blüten von *Stellaria pallida* gelegentlich auch ♀ Blüten vorkommen — vermutlich durch Vererbung aus der bisweilen gynodiöcisch auftretenden Stammform. Auch diese Blüten sind für die Fortpflanzung der Art

[1]) Mac Leod beobachtete bei Ostende innerhalb einer geschlossenen Blüte der Form *Stellaria media* var. *apetala* eine mit Pollen bedeckte kleine Milbe (Arch. de Biologie VII. 1886, p. 141). Diese in den Dünen auftretende Form besitzt geschlossene, kronlose oder fast kronlose Blüten (Bot. Jaarb. VI. p. 166) und ist vermutlich mit unserer *Stellaria pallida* identisch.

[2]) A. a. O. II. S. 183.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

biologisch wertlos, sofern sie nicht etwa durch den Pollen der eben erwähnten, abweichenden Stamina bestäubt werden sollten.

Abgesehen von dieser letzten Möglichkeit der Xenogamie ist bei *Stellaria pallida* nach den mitgeteilten Beobachtungen die Autogamie die einzige Form der sexuellen Fortpflanzung, die sich hier in der noch geschlossenen Blüte vollzieht. Von der gewöhnlichen Kleistogamie ist dieser Fall nur dadurch verschieden, dass die Blüten nachträglich auf kurze Zeit sich öffnen und in selteneren Fällen auch normal ausstäubende Stamina zu entwickeln vermögen. Mit der Reduktion der Kronblätter und Honigdrüsen steht auch der Schwund der Stamina bis auf eins offenbar in biologischem Zusammenhange.

Es erübrigt noch, des Vergleichs wegen, auf die Bestäubung von *Stellaria media* etwas näher einzugehen, eine Art, deren Blüteneinrichtungen bereits von zahlreichen Beobachtern, wie H. Müller[1]), Henslow[2]), Ludwig[3]), Warming[4]), Mac Leod[5]), Schulz[6]), in jüngster Zeit auch von Verhoeff[7]) und Warnstorf[8]) studiert worden sind. Als zusammenfassendes Ergebnis der bisherigen Beobachtungen ist zunächst hervorzuheben, dass genannte Art alle möglichen Uebergänge zwischen einer vorwiegend allogamen, mit 10 Staubblättern ausgestatteten, stark protandrischen und grossblütigen Form (var. *decandra* = *St. neglecta* Weihe) und einer vorwiegend autogamen, nur mit wenigen (oft nur 2-3) Staubgefässen versehenen, homogamen und kleinblumigen Form darbietet. Erstere wurde u. a. von Mac Leod bei Gent und von Schulz bei Halle beobachtet H. Müller brachte die Variabilität der Staubgefässzahl und der Blütengrösse in Zusammenhang mit der Jahreszeit und gab an, dass er bei Lippstadt die kleinsten Blüten mit 2 oder 3 Staubgefässen im Winter, grössere mit 4 oder 5 Staubgefässen dagegen erst im Frühjahr angetroffen habe. Mac Leod zählte bei der gewöhnlichen kleinblumigen Form 3—5 Staubgefässe, Verhoeff auf Norderney bei Exemplaren, deren Kronblätter 3—3,5 mm Länge besassen, 3—5, vereinzelt auch 6—7 Staubgefässe; Warnstorf fand bei Neu-Ruppin 2—5, selten 6—8 Staubgefässe[9]). Die verschiedenen Beobachter sind

[1]) Die Befrucht. d. Blum. S. 182—183; Weitere Beobacht. etc. II. S. 228.

[2]) A. a. O.

[3]) Zeitschr. f. d. ges. Naturw. 1880, S. 652 ff.; Bot. Centralbl. Bd. VIII (1880) N. 42.

[4]) Om Caryophyllaceernes Blomster. Kjöbenhavn. 1890. p. 20 d. Separ.

[5]) Bot. Jaarboek Dodonaea VI (1894) p. 165—167.

[6]) Beiträge etc. I. S. 20.

[7]) Blumen und Insekten auf der Insel Norderney. 1893 S. 105—106.

[8]) Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora. Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XXXVIII. S. 23—24.

[9]) In einzelnen Fällen wurde auch das Auftreten weiblicher Blüten in gynomonöcischer oder gynodiöcischer Verteilung (vgl. Schulz, a. a. O. II. S. 183) beobachtet. Ein von mir im April 1895 gefundenes Exemplar besass ebenfalls weibliche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ferner in Uebereinstimmung darüber, dass auch die kleinblumigen Formen mit 3—5 Staubgefässen wegen der Stellung und Entwicklung der Sexualorgane, wenigstens im Anfang des Blühens, auf Fremdbestäubung eingerichtet sind. Erst in einem späteren Blütenstadium, wenn durch Bewegung der Staubgefässe zur Blütenmitte hin die Antheren mit den Narben der eigenen Blüte in Berührung kommen (nach Warnstorf) oder in Folge des Blütenschlusses, wobei die Staubblätter an die Narbe gedrückt werden (nach Schulz), pflegt Autogamie einzutreten. Verhoeff[1]) betont, dass spontane Autogamie bei ausbleibendem Insectenbesuch durch Erschütterung der Blüte stattfinden könne, durch die der Pollen aus den Beuteln auf die Narbenpapillen herabfalle — eine bei der zuletzt meist extrorsen Lage der geöffneten Beutel wenig plausible Annahme. Thatsächlich werden die Blüten trotz ihrer geringen Grösse im Frühjahr ziemlich reichlich von Insecten besucht, unter denen kleinere kurzrüsslige Apiden (Arten von *Halictus* und *Anthrena*), sowie Fliegen vorherrschen[2]). Auch nach Verhoeff hat sich die Pflanze Xenogamie gesichert, welche die Besucher in den verschieden entwickelten Blüten durch Berührung ungleicher Genitalblätter — bald der Antheren, bald der Narben — vollziehen. Wie überhaupt an Honigblumen mit halbverborgenem Nektar (der Klasse AB nach H. Müller's Bezeichnung) pflegt bei schwach ausgeprägter Dichogamie, wie sie *Stellaria media* — abgesehen von der stark protandrischen Form var. *decandra* — besitzt, der Insectenbesuch nur dann mit Sicherheit Bestäubung herbeizuführen, wenn er reichlich und an vielen Blüten verschiedener Stöcke rasch hintereinander erfolgt. Dies kann bei unserer *Stellaria* offenbar nur in der wärmeren Jahreszeit und zumal im Frühjahr bei verhältnismässiger Spärlichkeit anderweitiger Honigblumen, nicht aber im Herbst oder gar im Winter bei Mangel blumenbesuchender Insecten der Fall sein. Bekanntlich gehört *Stellaria media* zu den hapaxanthen Pflanzen, die auch im Spätherbst und in milden Wintern die Production von Blüten und Samen fortsetzen. So wurde sie z. B. bei Dresden während des Winters 1883/84 von Wobst[3]) in continuierlichem Blühen beobachtet, desgl. bei Upsala

---

Blüten mit reducierten, kurzen Staubgefässen, deren gelbe Antheren geschlossen blieben und unvollkommen ausgebildeten Pollen enthielten. Dagegen zeichneten sich diese Blüten durch stark spreizende Griffel und reichlicher entwickelte Narbenpapillen vor den sonst auftretenden Zwitterblüten aus.

[1]) A. a. O. S. 106.

[2]) Vgl. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. II., S. 194—195. In Nordamerika (Illinois) fand Robertson die Blüten der *Stellaria media* im ersten Frühjahr reichlich von Insecten besucht; er zählte 20 Apiden, 23 Dipteren und 6 sonstige Kerbtierspecies als Besucher (Bot. Gaz. XVIII. 1893, p. 267—268), während H. Müller in Westfalen 15 Bienenarten, 8 Dipteren und 2 sonstige Insecten notierte.

[3]) Sitzungsber. d. Naturf. Gesellsch Isis zu Dresden. 1884 (cit. nach dem Bot. Jahresb. 1884. II, S. 106).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Wittrock[1]) im Dezember 1877. Ebenso sah sie J. Wiesner[2]) bei Wien in der Zeit vom 24. Dez. 1872 bis 9. Jan. 1873 bei einer Lufttemperatur, die zwischen —3° und +6,9° R. schwankte, blühen und Samen bilden.[3]) Nach Göppert[4]) vermag *Stellaria media* Temperaturen bis zu — 12,5° C. ohne Schaden zu ertragen, und Knabe[5]) beobachtete in Finnland zur Winterzeit sogar Exemplare, die ihre Blüten aus dem Schnee hervortrieben. Es darf als unzweifelhaft gelten, dass bei genannter Pflanze eine grosse Zahl der Herbst- und Winterblüten nur auf dem Wege der Autogamie — und zwar in geschlossenem Zustande — sich zu befruchten vermag. Letzteres folgt aus den schon erwähnten Versuchen von Hansgirg, nach denen schon eine geringe Herabsetzung der Lichtintensivität genügt, um die Oeffnungsbewegung der Kelch- und Kronblätter zu verhindern.

Bei diesem Verhalten von *Stellaria media* ist die Vorstellung nicht ohne Weiteres abzuweisen, dass die in aufeinander folgenden Generationen lange Zeit hindurch fortgesetzte Autogamie und Kleistogamie der Herbst- und Winterblüten schliesslich eine erblich übertragbare Reduction der Kronblätter, Honigdrüsen und einzelner Staubgefässe und damit die Entstehung der als *Stellaria pallida* bezeichneten Varietät veranlasst haben könnte. Es wäre dann letztere eine durch die Jahreszeit hervorgerufene, morphologisch und biologisch abweichende Generationsform. Es könnte das als neuer Fall von Saisondimorphismus gelten, bei dem die kleistogam erzeugte Wintergeneration durch *Stellaria pallida*, die chasmogame Sommergeneration durch die gewöhnliche *Stellaria media* dargestellt wäre.

Gegen diese Ansicht sprechen jedoch ausser den schon angeführten Unterschieden der vegetativen Teile und der Blüte vor allem auch Verschiedenheiten der Frucht und des Samens, die aus folgender Gegenüberstellung[6]) zu ersehen sind:

Frucht und Samen von:

Stellaria media.	*Stellaria pallida.*
Fruchtstiele zur Fruchtzeit 4—6 mal solang als der Kelch, zurückgeschlagen, einreihig behaart.	Fruchtstiele zuletzt höchstens 3mal solang als der Kelch, teilweise nur ebensolang, meist nur nickend oder seitwärts abstehend, ringsum zottig.

[1]) Botaniska Not. 1878 (cit. nach d. Bot. Jb. 1878. II, S. 469).

[2]) Oesterr. Bot. Zeitschr. 1873, S. 44.

[3]) Aehnliche Beobachtungen machten u. a. Högrell (nach Bot. Jahrb. 1887 II, S. 78) in Vestergötland und Jetter (ibid. S. 80) bei Wien.

[4]) Vgl. Bot. Jb. 1881 II, S. 308.

[5]) Ibid. 1882 II, S. 272.

[6]) Dieselbe ist den Diagnosen in Freyn's Flora von Süd-Istrien S. 292 und in Koch's Synopsis 3. Aufl. I. S. 298—99 entnommen. Ascherson und Graebner betrachten in ihrer Flora des nordostdeutschen Flachlandes *St. pallida* als Unterart

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stellaria media.	*Stellaria pallida.*
Kapsel länglich, unten gedunsen, viel länger als der Kelch.	Kapsel walzenförmig, am Grunde kaum bauchig, kürzer oder solang oder wenig länger als der Kelch.
Samen rostbraun, mit Knötchen besetzt, 1 mm breit, am Rücken mit 4 Reihen verlängerter Dörnchen.	Samen lichtbräunlich, mit kleineren Knötchen, nur 0.5 mm breit, am Rücken mit einer einzigen Reihe kurzer Dörnchen.

Soweit ich diese Unterschiede an dem mir zugänglichen Material — nämlich den lebenden Exemplaren des oben genannten Standorts — prüfen konnte, sind dieselben zutreffend. Freilich fehlt es hinsichtlich einzelner Merkmale auch nicht an Uebergängen. So ist es z. B. nicht schwer, unter einer grösseren Reihe von Samen der *Stellaria media* auch solche aufzufinden, die eine geringere Grösse, hellere Farbe und schwächere Ausbildung der warzenförmigen Knötchen besitzen als die normal ausgebildeten. Auch die Zahl der Dörnchenreihen am Rücken des Samens ist nicht völlig constant, sondern steigt bisweilen auch bei *St. pallida* auf 2 oder 3. Trotzdem lässt sich dem Gesamtverhalten nach die specifische Verschiedenheit von *Stellaria media* und *pallida* vom floristischen Standpunkt aus kaum bestreiten[1])

Auch einige andere Momente sprechen zu Gunsten dieser Ansicht. So wird für *Stellaria pallida* als Blütezeit ausschliesslich der Frühling vom März bis Mai, für *Stellaria media* aber das ganze Jahr mit Ausnahme der kältesten Monate angegeben. Ich selbst habe *Stellaria pallida* bei Berlin im April blühend gefunden und schon Ende Mai die Samen an absterbenden Exemplaren gesammelt. Ob die Pflanze ähnlich wie *Stellaria media* auch Sommergenerationen neben den überwinternden, im ersten Frühjahr blühenden Stöcken bildet, ist meines Wissens bisher nicht festgestellt worden; es erscheint dies auch nicht wahrscheinlich, da dann die Pflanze im Spätsommer oder Herbst eine zweite Blütezeit zeigen müsste. Pospichal[2]) erklärt auffallenderweise *Stellaria pallida* für entschieden mehrjährig, was wenigstens für die märkischen Pflanzen nicht zutrifft[3]).

von *St. media* und heben in biologischer Hinsicht besonders das zeitige Absterben der Pflanze hervor.

[1]) Die von Ascherson und Graebner (s. oben) vertretene Auffassung, *St. pallida* als Unterart zu *St. media* zu stellen, rechtfertigt sich insofern, als jedenfalls beide Formen in engeren verwandschaftlichen Beziehungen zu einander stehen, als die Gesamtart *Stellaria media* (incl. *pallida*) zu einer anderen verwandten *Stellaria*-Species.

[2]) Flora des österreich. Küstenlandes I. S. 437.

[3]) Uebrigens perenniert auch *Stellaria media* unter Umständen, wie in Grönland, nach J. Lange, Conspectus Florae Groenlandicae p. 27, wo sie im Juli und August blüht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auch die geographische Verbreitung der beiden in Rede stehenden Arten ist keine übereinstimmende, wie etwa bei Annahme ihrer völligen Identität zu erwarten wäre. *Stellaria media* ist bekanntlich eine ausgezeichnet kosmopolitische Art von grösster Expansionsfähigkeit, die z. B. auf der westlichen Erdhälfte ihr Verbreitungsgebiet nordwärts bis Grönland (nach J. Lange[1]), Wetherill[2]) u. a.) und auf dem amerikanischen Festlande bis zum Chilkatgebiet (nach Kurtz[3]), südwärts bis nach Patagonien (nach Hieronymus[4]) ausgedehnt hat. Sie ist in das Innere Australiens[5]), in Neu-Süd-Wales[6]), auf Neu-Seeland (nach Armstrong[7]) und den antarktischen Inseln (nach Kirk[8]) eingeschleppt, verbreitet sich in Asien vom nördlichen Sibirien (z. B. dem unteren Ob nach Sommier[9]) bis zum Himalaya (nach Hooker) und ostwärts bis Japan und China, wo sie seit alter Zeit als Heilpflanze bei Contusionen Verwendung findet (nach Miyabe[10]) und Bretschneider[11]) und wächst in Africa z. B. in der libybischen Marmarika (nach Schweinfurth und Ascherson[12]), ferner im Njassalande Ost-Africas auf den Milandschibergen (nach Engler[13]) u. a. O.

Dagegen hat *Stellaria pallida* eine viel beschränktere, wie es scheint, nach Norden weniger ausgedehnte und nicht über Europa (?) hinausgreifende Verbreitung. Nach den mir zugänglichen, litterarischen Quellen wurde sie bisher nachgewiesen in:

Schweden (Schonen nach Murbeck[14]) und Areschoug).[15])

Belgien (Umgegend von Loewen nach Bagnet).[16])

Frankreich (Causse de Larzac nach Coste[17]). Auf der Insel Croix an der Westseite des Depart. Morbihan nach Viaud-Grand-Marais und Guyan-Varch).[18])

---

[1]) A. a. O.
[2]) Bot. Jb. 1895 II. S. 105.
[3]) Englers Jahrb. XIX. 1895. S. 352.
[4]) Sertum Patagonicum 1880.
[5]) Bot. Jb. 1882. II. S. 396.
[6]) Ebenda S. 397.
[7]) Ebenda 1880. II. S 534.
[8]) Ebenda 1891. II S. 150.
[9]) Ebenda 1892. II. S. 106.
[10]) Ebenda 1894. II. S. 19.
[11]) Ebenda 1895. II. S. 361.
[12]) Ebenda 1893. II. S. 109—14.
[13]) Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas. C. S. 176.
[14]) Bot. Jb. 1886. II. S. 408.
[15]) Ebenda 1883. II. S. 528.
[16]) Ebenda 1893. II. S. 46.
[17]) Ebenda S. 59.
[18]) Ebenda 1883. II. S 335.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Deutschland (Swinemünde nach R. Ruthe[1]). Hannover nach Wohlfarth. Berlin s. oben. In Schlesien vielfach beobachtet, z. B. bei Breslau, Grüneberg, Glogau, Striegau, Oppeln, Liegnitz, Triebschen u. a. O. In Thüringen bei Kösen nach Haussknecht[2]). In Baiern bei Nürnberg).[3])

Böhmen (Prag nach Čelakovský, bei Pardubić[4]) u. a. O.).

Mähren (Brünn, Wsetin, Znaim nach Wohlfarth).

Nieder- und Ober-Oesterreich (z.B. bei Utzenaich, St. Martin[5]) u. a. O.).

Tirol (nach Murr[6]) als *Stellaria media* β *apetala*).

Oesterr. Küstenland (bei Pola nach Freyn[7]), bei Triest, Bivio u. a. O. nach Pospichal).[8])

Schweiz (zwischen Lancy und Genf nach Bouvier[9]). Seltener als *St. media* nach Gremli).[10])

Italien (bei Rovigo nach Terraciano[11]). Auf Sicilien am Aetna nach Strobl[12]) als *Stellaria media* δ *apetala*.)

Stellaria pallida ist sicherlich weiter verbreitet als aus den mitgeteilten Angaben hervorgeht, da sie leicht übersehen werden kann und ihr Artrecht besonders von Autoren älterer Zeit nicht anerkannt wurde. Möglicherweise hängt mit ihr u. a. die interessante *Stellaria Brauniana* Fenzl[13]) zusammen, die von Schimper in Abyssinien 1850 entdeckt und von Volkens 1893 auch in feuchten Schluchten des Kilimandscharo gefunden wurde. Sie wird von Engler als eine tetramere, apetale Form von *Stellaria media* aufgefasst und scheint mir der Beschreibung nach wegen ihrer reducierten Kronblätter, die von Fenzl erwähnt werden, und wegen ihrer kleinwarzigen Samen mehr mit *Stellaria pallida* als mit *St. media* verwandt zu sein. Engler[14]) macht übrigens darauf aufmerksam, dass eine ähnliche tetramere und apetale Varietät von *Stellaria media* nach Hooker auch in der alpinen Region des Himalaya vorkommt.

---

1) Verh. d. Bot. Ver. Prov. Brandenburg XXXI, S. 241.
2) Bot. Jb. 1881. II. S. 570.
3) Bericht d. Commiss. für die Flora v. Deutschl. 1889. S. (141).
4) Ebenda S. (145).
5) Ebenda S. (151).
6) Bot. Jb. 1887. I. S. 596.
7) Flora von Süd-Istrien S. 292.
8) Flora d. österr. Küstenlandes I. S. 436—37.
9) Flore des Alpes p. 106.
10) Excursionsflora der Schweiz, 6. Aufl. S. 108.
11) Bot. Jb. 1890. II. S. 385.
12) Ebenda 1885. II. S. 389.
13) Vgl. Engler. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas C. S. 176—77.
14) A. a. O.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber das gegenseitige Verhältnis von *Stellaria pallida* und *media* könnten vielleicht auch Culturversuche Aufschluss geben. Da ich zur Anstellung von solchen bisher keine Gelegenheit hatte, möchte ich diesen Punkt der Aufmerksamkeit anderer Beobachter empfehlen und zugleich dazu auffordern, die geographische Verbreitung von *Stellaria pallida* genauer festzustellen.

Nach meinen bisherigen, oben mitgeteilten Beobachtungen scheint mir *Stellaria pallida* ein teilweise oder völlig kleistogam gewordener Abkömmling einer Stammform zu sein, die ähnlich wie die nahverwandte *Stellaria media* unter bestimmten äusseren Bedingungen wie Lichtmangel, pseudokleistogame Blüten zu producieren vermochte. Durch fortgesetzte Autogamie wurde dann die Bestäubung in geschlossener Knospe allmählich zu einem erblich übertragbaren Charakter, der jedoch auch bei den jetzt lebenden Descendenten noch nicht völlig fixiert ist, so dass Uebergangsbildungen zu der ursprünglich chasmogamen Stammform hin noch vorhanden sind. Die unvollkommene und nachträglich eintretende Oeffnung bereits bestäubter Blüten, sowie das wechselnde Verhalten der Antheren und des Pollens beim Ausstäuben geben hierfür einen deutlichen Fingerzeig. Andererseits erscheint auch eine directe Umbildung von pseudokleistogam blühender *Stellaria media* — etwa von den Herbst- und Winterblüten aus — zu der als *Stellaria pallida* bezeichneten Form als möglich. Es wäre dies dann ein neuer Fall von sexuellem Dimorphismus, der in Zusammenhang mit den wechselnden äusseren Bedingungen der Jahreszeit stände. Gegen diese Ansicht sprechen allerdings die oben näher erörterten taxonomischen Unterschiede der beiderlei Formen. Würde sich aber durch Culturversuche erweisen lassen, dass etwa aus kleistogam erzeugten Samen von *Stellaria pallida* wieder die gewöhnliche *Stellaria media* mit allen ihr zukommenden Merkmalen hervorzugehen vermöchte, so wäre jene Anschauung in der That gerechtfertigt. Ehe dieser Beweis geliefert ist, scheint es mir den Thatsachen mehr zu entsprechen, wenn wir die beiden in Rede stehenden Formen als zwei schwach divergierende, in ihren Merkmalen noch nicht völlig fixierte Verwandtschaftsreihen ansprechen.

Aehnlich wie bei *Stellaria media* und *pallida* tritt übrigens auch bei anderen Alsineen die Neigung zu Autogamie in geschlossener Blüte – zumal bei ungünstigen Witterungsverhältnissen und damit zusammenhängendem Lichtmangel — auf. Beobachtet wurde dies z. B. bei *Cerastium viscosum* L. (von Batalin[1]), bei *Cerastium semidecandrum* L. (von Müller), *Moenchia erecta* Fl. Wett. (von Schulz), *Holosteum umbellatum* (von Müller), *Sagina apetala* (von Kirchner), *S. Linnaei* Presl. var. *micrantha* Fenzl (von Schulz), *Spergula arvensis*

[1]) Diese und die nächstfolgenden Angaben entnehme ich meiner „Blütenbiologischen Floristik“ Stuttgart 1894. S. 203—206.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

L. (von Müller und Schulz), *S. vernalis* W. und *pentandra* L. (von Schulz), *Spergularia salina* Presl (von Magnus und Schulz), *S. rubra* (von Schulz) u. a. Alle diese Arten erscheinen demnach als pseudokleistogam (im Sinne von Hansgirg). Unter diesen Arten befinden sich aber auch solche, die bereits Uebergangsschritte zu echter Kleistogamie erkennen lassen, wie z. B. *Spergularia salina*, von der Magnus[1]) bei Kissingen nur geschlossen bleibende Blüten mit reducierten Kronblättern und wenigzähligen (2—4) Staubblättern beobachtete, und *Sagina Linnaei* Presl var. *micrantha* Fenzl, von der Schulz[2]) am kleinen Teich im Riesengebirge während einer Zeit von 10 Tagen keine einzige geöffnete Blüte aufzufinden vermochte, obgleich die Exemplare sämtlich Frucht angesetzt hatten.

Schliesslich entwickeln auch diejenigen Alsineen, denen — wenigstens nach den bisherigen Beobachtungen — die Fähigkeit zur Bildung pseudokleistogamer Blüten abgeht, doch neben grösseren, mehr oder weniger protandrischen und allogamen Blüten häufig auf getrennten Stöcken kleinere, vorwiegend oder ausschliesslich autogame Blüten, die sich beim Verschluss des Kelches durch Andrücken der noch pollenführenden Antheren an die Narben zu bestäuben pflegen. Die Neigung zu Autogamie ist auch bei diesen Arten deutlich ausgeprägt. Es ergiebt sich bei den Alsineen somit folgende Stufenreihe hinsichtlich der kleistogamen Bestäubungsform:

I. Stufe. Neben grösseren, für allogame Bestäubung eingerichteten Blüten treten kleinere auto- und homogame Blüten auf (z. B. bei *Stellaria holostea* L., *graminea* Retz., *glauca* With., *Arenaria serpyllifolia* L. u. a.).

II. Stufe. Neben den gewöhnlichen chasmogamen Blüten treten gelegentlich unter bestimmten äusseren Bedingungen geschlossen bleibende, aber sonst nicht veränderte pseudokleistogame Blüten auf (bei *Stellaria media* und zahlreichen anderen, oben genannten Arten).

III. Stufe. Die pseudokleistogamen Blüten beginnen local vorzuherrschen oder ausschliesslich aufzutreten, zugleich nimmt die Neigung zur Reduction der Kronblätter zu (bei *Spergularia salina* und *Sagina micrantha* Fenzl).

IV. Stufe. Die Reduction der Kronblätter und Honigdrüsen, sowie die Bestäubung durch directes Austreiben der Pollenschläuche aus den Antheren zu den Narben in geschlossener Knospe wird zu einer fast constanten Eigenschaft zahlreicher Individuen (bei *Stellaria pallida*); nur die nachträgliche Blütenöffnung und das vereinzelte Auftreten in gewöhnlicher Weise ausstäubender Antheren erinnert noch an die chasmogame Stammform.

---

[1]) Sitzungsb. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin 1888. S. 29—32.

[2]) Beiträge etc. I. S. 16—17.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stellaria pallida liefert einen interessanten Beleg dafür, dass im Widerspruch zu einem oft citierten Satze Darwins Arten trotz andauernd fortgesetzter Selbstbefruchtung sich lebenskräftig zu erhalten vermögen, da in vorliegendem Fall die kleistogame Bestäubungsform doch nur durch autogame Befruchtung von Generation auf Generation übertragen werden konnte. Andererseits muss hervorgehoben werden, dass gerade bei den Alsineen die gynomonöcische oder gynodiöcische Geschlechtsverteilung verhältnismässig häufig vorkommt — eine Verteilungsweise, die bezüglich der weiblich gewordenen Blüten die Fremdbestäubung zu einer biologischen Notwendigkeit macht. Beide Tendenzen — sowohl die zu ausschliesslicher Allogamie in den ♀ Blüten, als die zu ausschliesslicher Autogamie (in den kleistogamen Blüten) — gehen hier nebeneinander her. Gerade die Spaltung in zwei entgegengesetzte Richtungen der sexuellen Variation und das Auftreten mehrerer, die Extreme verbindender Zwischenstufen ist in diesen Fällen das in biologischer Hinsicht am meisten Charakteristische.

Nachträglicher Zusatz des Verfassers.

Den obigen Angaben über die geographische Verbreitung von *Stellaria pallida* sind folgende Ergänzungen hinzuzufügen:

Provinz Posen (in den Kreisen Schrimm und Obornik nach der Zeitschr. d. Naturw. Vereins d. Prov. Posen, V. Jahrg., 1. Heft, S. 25—26). — Russland (nach Ledebour Flor. Rossica I. p. 378 als *St. media* Vill. γ *apetala*). — Frankreich (nach Rouy und Foucaud Flore de France III. p. 230 als *St. apetala* Ucria mit den Spielarten *intermedia* und *minor* Rouy et Foucaud in ganz Frankreich und auf Korsika verbreitet; die Spielart *major* auf den Inseln Plujol und la Planasse, die Spielart *glabella* bei Portovecchio auf Corsika. Auch bei Nizza nach Burnat Flor. d. Alp. marit. I. p. 257 als *St. media* Vill. β *apetala* Guss.). — Belgien (nach Crépin Man. d. l. Flor. d. Belgique p. 19 bei Tournai, Tertre, Wexterloo). — Grossbritannien (nach Babington Man. of Brit. Bot. p. 54 als *St. Boreana* Jord).

Besonders wichtig wäre es, festzustellen, ob und wieweit *Stellaria pallida* in das arktische Gebiet vordringt, in welchem ja *St. media* nicht fehlt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Loew Ernst

Artikel/Article: Die Kleistogamie und das blütenbiologische Verhalten von Stellaria pallida Piré. 169-183