

Zur Bestäubungs- und Verbreitungsökologie dreier *Impatiens*-Arten

Príspevek k ekologii opylování a rozšiřování tří druhů rodu *Impatiens*

Erich D a u m a n n

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2

Eingegangen am 1. September 1966

Abstrakt — Bei *Impatiens noli-tangere* L., *I. glandulifera* ROYLE und *I. parviflora* DC. werden Blütendauer und Blühverlauf beschrieben; besondere Berücksichtigung finden dabei Bau des Nektariums, Art und Weise der Nektarsekretion, Funktionsdauer der Narbe und Absinken der Keimfähigkeit des Pollens während der Anthese. — Alle drei genannten Arten sind selbstfertil. — Die Widerlegung der LOEWschen Deutung der Filamentanhängsel (Ligularfortsätze) bei *I. glandulifera* als „pollenfangende Pseudonarben“ durch STEFFEN (1948) wird in vollem Umfange bestätigt. — Für alle drei genannten Arten wurden im südböhmischen Teichgebiet die hauptsächlichlichen Bestäuber ermittelt. Diese Insekten bewirken Nachbarbestäubung (Geitonogamie) und Fremdbestäubung (Allogamie, Xenogamie). Selbstbestäubung (Autogamie) dürfte nur ausnahmsweise (durch Thysanopteren) erfolgen. Vereinzelte Pflanzen von *I. glandulifera* mit hellen Blüten, weniger Nektar und weniger Zucker in ihm weisen einen geringeren Blumenbesuch durch die hauptsächlichlichen Bestäuber als Pflanzen mit „normalen“ (dunkleren) Blüten auf. — Es konnte experimentell nachgewiesen werden, dass die Fernanlockung der hauptsächlichlichen Blumenbesucher zu den Blüten von *I. glandulifera* optisch erfolgt und der charakteristische Blütenduft dabei bedeutungslos ist. — Im südböhmischen Teichgebiet zeigt *I. glandulifera* in den letzten Jahren eine starke Expansion und verdrängt dabei stellenweise die einheimische *I. noli-tangere*. Um die verbreitungsökologischen Beziehungen aller drei genannten Arten dem Verständnis näher zu bringen, wurden bei ihnen die folgenden Durchschnittswerte festgestellt: Anzahl der Blütenstände pro Pflanze, der Blüten pro Blütenstand, der Blüten pro Pflanze, der Pflanzen auf 1 m² (im reinen und geschlossenen Bestand), der unbestäubten Blüten pro Pflanze, Samenzahl pro Kapsel, Samenmenge pro Pflanze und auf 1 m². Der Vergleich dieser Werte sowie anderer Eigenschaften (Wachstumsintensität, Nektarmenge, Zuckermenge im Nektar) bei den drei untersuchten Arten zeigt, dass (allerdings nur mit Rücksicht auf diese Eigenschaften) im „Konkurrenzkampf“ *I. glandulifera* an erster und *I. noli-tangere* an letzter Stelle stehen. — Für die extrafloralen Nektarien von *I. glandulifera* und *I. parviflora*, deren Bau und Sekretionsart beschrieben werden, liess sich (zumindestens bei uns) keine Bedeutung für den Bestäubungsprozess nachweisen.

Einleitung und Problemstellung

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit drei Arten der Gattung *Impatiens*, und zwar mit *I. noli-tangere* L., *I. glandulifera* ROYLE (*I. roylei* WALPERS, *I. glandulifera* LINDL.) und *I. parviflora* DC. Lediglich die erstgenannte Art ist in der Tschechoslowakei einheimisch, *I. parviflora*, ein ostsibirisch-mongolisches Element, ist bekanntlich heute an vielen Stellen Europas eingebürgert und tritt häufig als lästiges Unkraut auf. *I. glandulifera*, die aus dem Himalaya und aus Ostindien stammt und häufig in Gärten gepflanzt wurde (nach HEGG 1925 und LUDWIG 1956 gelangte diese Art um 1839 nach Europa), verwildert als Gartenflüchtling bei uns und in anderen Ländern in steigendem Masse.

Die unmittelbare Veranlassung zur vorliegenden Studie war die auffallende Tatsache, dass sich *I. glandulifera* in Třeboň und Umgebung (besonders an Bach- und Teichrändern, an Wassergräben und anderen feuchten Stellen) in den letzten Jahren intensiv verbreitet und sogar mancherorts die einheimische *I. noli-tangere* verdrängt. Ich bemühte mich daher, durch eine vergleichende Analyse einiger ökologisch bedeutsamer Eigenschaften, besonders die Blütenregion dieser

beiden Arten betreffend, das dynamische Übergewicht von *I. glandulifera* dem Verständnis näher zu bringen.

In Treboň und Umgebung wächst auch die dritte erwähnte Art *I. parviflora*, allerdings meist an Stellen, wo die beiden anderen behandelten Arten fehlen, so dass sie mit ihnen in der Regel nicht in ökologische Konkurrenz gerät.¹⁾ Zum Vergleich wurde sie in derselben Weise analysiert wie die beiden anderen Arten.

Die im folgenden behandelten Beobachtungen und Versuche wurden zum Grossteil in den letzten Jahren in Treboň und Umgebung durchgeführt²⁾, einige Beobachtungen und Versuche, *I. noli-tangere* und *I. parviflora* betreffend, stammen aus den Jahren 1930–1936 und von anderen Örtlichkeiten der Tschechoslowakei.

Blüte und Anthese

Der Blütenbau von *Impatiens* ist bereits eingehend beschrieben worden, auch gute Abbildungen liegen vor, so dass sich hier eine Wiederholung und ein allgemeines Eingehen auf die ältere Literatur überflüssig; unsere drei Arten betreffend verweise ich besonders auf EICHLER (1875), STADLER (1886), LOEW (1892), KNUTH (1898), HEGI (l. c.), SAUER (1933), VOGEL (1954), KUGLER (1955a) und TROLL (1957). Abgesehen von Unterschieden in Grösse und Färbung der Blüten sowie in der Form des Kelchblattspornes besitzen alle drei behandelten Arten Rachenblumen, die nach Resupination nototribe Bestäubung gewähren (bei *I. noli-tangere* kommen auch kleistogame Blüten vor, bei *I. glandulifera* hat LOEW l. c. Zwergblüten beobachtet; in der vorliegenden Studie sollen nur chasmogame Blüten berücksichtigt werden).

Die Grundfärbung der Blüten von *I. noli-tangere* ist gelb, von *I. parviflora* hellgelb und von *I. glandulifera* weinrot mit violettem Stich. Fast in allen Populationen von *I. glandulifera* im südböhmischen Teichgebiet kommen vereinzelt Pflanzen vor (etwa 0,5–4 %) , deren sämtliche Blüten eine blassrosa bis nahezu weisse Färbung aufweisen, eine Erscheinung, die auch anderorts schon lange bekannt ist (STADLER l. c.)³⁾; verschiedene Merkmale dieser Blüten (siehe die weiteren Ausführungen) deuten darauf hin, dass es sich bei diesen Exemplaren um regressive Mutanten handelt, was sich auch recht empfindlich im geringeren Insektenbesuch widerspiegelt (man vgl. das Kapitel über Insektenbesuch). Die Blüten von *I. glandulifera* senden einen deutlichen, einigermaßen an Obst erinnernden Duft aus (STADLER l. c. vergleicht ihn mit dem Duft von Pflaumen), der manchen Menschen angenehm, anderen widerlich ist; der Duft der hellen Blüten ist deutlich schwächer. An den Blüten von *I. noli-tangere* und *I. parviflora* konnte ich keinen Duft wahrnehmen. Die Pollenkörner unserer drei Arten zeigen

¹⁾ Anderorts verdrängt ebenfalls *I. parviflora* die einheimische *I. noli-tangere* (HEGI l. c., SLAVÍK 1959).

²⁾ Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Laboratorium für experimentelle Algologie in Treboň (Zweiganstalt des Mikrobiologischen Instituts in Prag) bin ich der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften zu Dank verpflichtet.

³⁾ LUDWIG (l. c.) schreibt diesbezüglich: „In Europa werden verschiedene Formen kultiviert (vgl. etwa CHITTENDEN 1951 : 1048); es sind daher bei den verwilderten und eingebürgerten Pflanzen gleichfalls Unterschiede erkennbar. So sahen wir am Rheinufer zwischen Eltville und Nieder-Walluf am 13. August 1955 blassblütige Exemplare, die zur var. *pallidiflora* (HOOK. f.) WEATHERBY gehören dürften (vgl. J. D. HOOKER 1899, Taf. 7647).“ — LHOTSKÁ et KOPECKÝ (1966) fanden in Mähren an dem Bache Závistka und an der mittleren Svratka ausschliesslich Pflanzen mit wein- bis purpurroten Blüten, während an der Svitava und an der unteren Svratka Populationen mit fast weissen, blassrosa, lachsrosa bis purpurroten Blüten verbreitet sind. Eine derartige Trennung der Blütenfarben auf einzelne Populationen konnte ich im südböhmischen Teichgebiet nicht feststellen. Hier finden sich in enger Durchmischung alle Übergänge von dunkel weinroten über heller weinrote, rosa, blassrosa bis nahezu weissen Blüten, wobei stets sämtliche Blüten ein- und derselben Pflanze dieselbe Farbennuance besitzen. Am häufigsten sind Pflanzen mit weinroten, seltener solche mit rosa Blüten, am seltensten ist die blassrosa bis nahezu weisse Blütenfärbung vertreten.

eine ähnliche Gestalt, und zwar eine stark abgeplattete Eiform. Ihre Oberfläche lässt ein feines Maschenwerk seichter, grubiger Vertiefungen erkennen. Die Kornoberfläche ist reich an Kittstoffen, die besonders diese Vertiefungen ausfüllen und die Bildung von Pollenklumpen verursachen. Wie schon DARWIN (1880) beobachtet hat, finden sich zwischen den Pollenkörnern auch Fäden einer klebrigen Substanz, die nach meinen Beobachtungen zu deren Verbindung nicht wesentlich beitragen, da sie nur vereinzelt vorkommen. Von den drei untersuchten Arten hat *I. parviflora* die grössten, *I. noli-tangere* und *I. glandulifera* etwas kleinere Pollenkörner (über ihren Feinbau, Zahl und Lage der Keimporen und dgl. vgl. man besonders LOEW l. c., WARBURG et REICHE 1896, SCHOENICHEN 1922, ZANDER 1937, ERDTMAN 1952 sowie die daselbst zit. Lit. und MAURIZIO 1956; Abbildungen der Pollenkörner von *I. noli-tangere* bei MOHL, zit. bei LOEW, von *I. parviflora* bei SCHOENICHEN, von *I. glandulifera* bei LOEW, ZANDER und MAURIZIO). Auf Grund noch unveröffentlichter und bei anderen Pflanzenarten gewonnener Erfahrungen, nach welchen die Keimfähigkeit des Pollens während der Anthese nicht selten beträchtlichen Veränderungen unterliegt, prüfte ich diese bei allen drei untersuchten Arten mit der Methodik von PRUZSINSZKY (1960), die in vereinfachter Form zur Anwendung kam.⁴⁾ Der genannte Autor prüfte die Keimfähigkeit des Pollens von *Impatiens balsamina* und *I. sultani* und stellte fest, dass der Pollen dieser beiden Arten bereits in destilliertem Wasser und optimal (40 %) in einer Rohrzuckerlösung von 1—15 % keimt. In Versuchen ergab sich als optimale Rohrzuckerkonzentration für den Pollen unserer drei untersuchten *Impatiens*-Arten eine sechsprozentige Lösung mit Kontrolle der Keimung (Pollenschlauchbildung) am geeignetsten nach drei Stunden. Frischer Pollen aller drei von mir untersuchten *Impatiens*-Arten (zu Anthesebeginn) ergab eine Keimfähigkeit im Bereiche von 39—52 %, was mit den Ergebnissen von PRUZSINSZKY (l. c.) bei *I. balsamina* und *I. sultani* gut übereinstimmt. Zur Keimung gelangt nur Fettpollen, während der sich in geringer Menge bei allen drei Arten immer findende Stärkepollen nicht oder fast nicht keimt, eine Erscheinung, die bei Balsamineen bereits länger bekannt ist (man vgl. STEFFEN 1951 und die daselbst zit. Lit.). Am Ende des männlichen Blütenstadiums (bei *I. noli-tangere* und *I. glandulifera* also schon etwa nach 2—3 Tagen, bei *I. parviflora* sogar schon nach ungefähr 1—2 Tagen) zeigen die auf der sich ablösenden Staubblattkapuze befindlichen Pollenkörner aller drei Arten ein regelmässiges und deutliches Absinken der Keimfähigkeit auf 17—23 %.⁵⁾ Ob dieses Absinken der Keimfähigkeit des Pollens, der an den von den Blüten abgefallenen Staubblattkapuzen haftet, weiterhin anhält, habe ich vorderhand nicht geprüft (über die ökologische Bedeutung dieser Erscheinung vgl. man die folgenden Ausführungen über Selbstbestäubung). Frischer Pollen aller drei untersuchten Arten zeigt (in Luft!) vorherrschend pralle Umrisse, während der Anthese nimmt der Prozentsatz von Pollenkörnern mit anscheinend durch Wasserabgabe an die umgebende Luft verursachter schwacher Runzelung der Ober-

⁴⁾ Die Keimfähigkeit verschieden alter Pollenkörner wurde in Tropfenkulturen unter annähernd gleichen Laboratoriumsbedingungen (mit angefeuchtetem Filtrierpapier ausgekleidete Petri-Schalen) verglichen.

⁵⁾ Prozentzahlen unter Weglassung der Dezimalzahlen abgerundet und durch Auszählung von je 100 Pollenkörnern jeder der drei Arten gewonnen.

fläche ständig zu. Gegen Wasser ist der Pollen aller drei untersuchten Arten (besonders stark der von *I. glandulifera*) empfindlich; kurze Zeit nach Übertragung in dieses Medium platzen die Pollenkörner ohne zu keimen, wodurch sich die genannten Arten von *I. balsamina* und *I. sultani* unterscheiden, deren Pollen nach PRUZSINSZKY (l. c.) auch in destilliertem Wasser keimt. Erst zu Beginn des weiblichen Blütenstadiums, d. h. erst nach dem Abstossen der Staubblattkapuze, werden die Narben aller drei *Impatiens*-Arten empfängnisfähig, was sich, ebenso wie das Ende ihrer Funktionsfähigkeit, mit der Wasserstoffsuperoxyd-Reaktion nach LOPRIORE (ZEISLER 1938, DAUMANN 1963, 1965) verhältnismässig einfach nachweisen lässt. Erst jetzt spreizen die Narben mehr oder weniger auseinander (bei *I. glandulifera* nur sehr schwach, jedenfalls bedeutend schwächer als bei den beiden anderen Arten); nach LOEW (l. c.) spreizen die Narben von *I. glandulifera* überhaupt nicht auseinander, welche Angabe bereits STEFFEN (1948) als unrichtig erkannt hat. Mit dem Abfallen der Blütenhülle endet auch die Funktionsfähigkeit der Narben. Das Blütennektarium befindet sich bei allen drei Arten im Kelchblattsporn. STADLER (l. c.) hat das von *I. glandulifera* in histologischer Hinsicht eingehend beschrieben; ich kann seine Angaben bestätigen und hinzufügen, dass auch *I. noli-tangere* und *I. parviflora* den gleichen Nektariumbau aufweisen, wenngleich quantitative Unterschiede bestehen; das Blütennektarium von *I. noli-tangere* und begreiflicher Weise das in den bedeutend kleineren Blüten von *I. parviflora* ist schwächer als bei *I. glandulifera* entwickelt, was sich auch in der durchschnittlichen Nektarmenge widerspiegelt (Vergleich der Nektarsäulen in Kapillaren mit gleicher innerer Weite). Die Nektarsekretion setzt bei allen drei Arten zu Anthesebeginn ein und endet mit dem Abfallen der Blütenhülle; sie erfolgt als Flüssigkeitsdurchtritt durch die Epidermisaussenwände und durch die äusserst dünne Kutikula, die dabei, soweit ich beobachten konnte, weder abgehoben noch zerrissen wird (über die Beobachtung des Sekretionsvorganges in methodischer Hinsicht vgl. man DAUMANN 1964); Spaltöffnungen fehlen der Nektariumepidermis, was für *I. glandulifera* bereits STADLER (l. c.) betont. Die Prüfung des Nektars auf Inhaltsstoffe erfolgte mit Hilfe der SENFTschen und FEHLINGschen Lösungen in Kapillaren in der schon früher beschriebenen Weise (DAUMANN 1930); dabei ergab sich die Anwesenheit von Mono- und Disacchariden (Fruktose, Glukose, Saccharose) im Nektar aller drei Arten, wobei die Konzentration der Zuckerarten im Blütennektar von *I. glandulifera* bedeutend höher liegt als bei den beiden anderen untersuchten Arten, die eine annähernd gleiche Zuckerkonzentration im Blütennektar aufweisen. Die bereits erwähnten *I. glandulifera*-Pflanzen mit hellen Blüten besitzen regelmässig nicht nur eine geringere durchschnittliche Nektarmenge als Pflanzen mit dunklen Blüten, was bereits STADLER (l. c.) erwähnt, sondern auch der Gehalt an Zuckerarten in ihrem Blütennektar ist deutlich geringer.⁶⁾ Blütedauer und Blühverlauf: Die Blütedauer, d. h. die Zeit vom Öffnen der Knospen bis zum Abfallen der Blütenhülle (K plus C), beträgt bei *I. noli-tangere* und *I. glandulifera* ungefähr

⁶⁾ Den Übergängen in der Blütenfärbung entsprechend zeigen sich solche auch in der Nektarmenge und im Zuckerreichtum des Nektars. Auf diesen wurde vorerhand indirekt durch Vergleich der Menge von Kupferoxydul-Körnchen, bezw. Osazonkristallen in einer grösseren Menge von Versuchskapillaren geschlossen. Eine quantitative Bestimmung soll nachträglich auf refraktometrischem Wege durchgeführt werden.

2—3 Tage, bei *I. parviflora* 1—2 Tage. Die Blüten aller drei Arten sind ausgeprägt proterandrisch, das weibliche Stadium, das mit dem Abstossen der Staubblattkapuze beginnt und mit dem Abfallen der Blütenhülle endet, ist im Verhältnis zum männlichen Stadium auffallend kurz (bei *I. noli-tangere* und *I. glandulifera* etwa 3—5 Stunden, bei *I. parviflora* 2—4 Stunden).⁷⁾ Die Angabe von LOEW (l. c.), wonach bei *I. glandulifera* Blütenhülle und Andrözeum gleichzeitig abgeworfen werden, bezieht sich auf ganz vereinzelt Ausnahmefälle, was schon STEFFEN (1948) richtig erkannt hat.

Selbstfertilität

Im Zusammenhang mit der meiner Meinung nach bisher offenen Frage nach der Möglichkeit, bzw. ökologischen Bedeutung von Selbstbestäubung bei unseren drei Arten (siehe die weiteren Ausführungen) prüfte ich zunächst deren Selbstfertilität mit Hilfe von künstlichen Bestäubungsversuchen an geschützten Blüten. Wie bereits angeführt, erscheint die Keimfähigkeit des Pollens aller drei Arten am Ende des männlichen Blütenstadiums bedeutend herabgemindert, so dass ich bei diesen Versuchen lediglich die Wirkung von Nachbar- und Fremdbestäubung (mit frischem Pollen aus eben sich öffnenden Blüten durchgeführt) verglich. Bekanntlich sind Auto- und Geitonogamie in physiologisch-genetischer Hinsicht gleichwertig, so dass dieser Vergleich ausreichend erschien. Die statistische Auswertung des Fruchtansatzes liess dabei keinerlei beweiskräftige Unterschiede zwischen Nachbarbestäubung (Geitonogamie) und Fremdbestäubung (Allogamie, Xenogamie) erkennen. Auch Grösse, Gestalt und Bau der in den Versuchen durch die beiden Bestäubungsarten gewonnenen Früchte und Samen waren annähernd gleich.⁸⁾ Würde in den Versuchen jegliche Bestäubung ausgeschlossen, kam es in keinem Falle zu einem Fruchtansatz.⁹⁾ In unbestäubten Blüten vergrössert sich der Stempel postfloral nur geringfügig und fällt wenige Stunden nach dem Abstossen der Blütenhülle ab. Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass unsere drei *Impatiens*-Arten weitgehend selbstfertil sind.

Insektenbesuch, Fremd-, Nachbar- und Selbstbestäubung

Nach den bisherigen Literaturangaben (STADLER l. c., KNUTH 1898 u. a.) sowie nach meinen Beobachtungen besitzen *I. noli-tangere* und *I. glandulifera* (diese Art allerdings als europäischer Neophyt) Grossspidenblumen (Hum-

⁷⁾ Es ist möglich, dass sich diese sowie auch andere Merkmale der drei *Impatiens*-Arten an anderen Standorten (besonders bei beiden Neophyten in ihrer Heimat) anders verhalten.

⁸⁾ Die Keimfähigkeit der beiden Samenkategorien sowie die Entwicklung der betreffenden Keimpflanzen sind Gegenstand weiterer Untersuchungen.

⁹⁾ In den geöffneten Blüten aller drei untersuchten *Impatiens*-Arten finden sich gelegentlich winzige Thysanopteren (Physopoden), die oft der Aufmerksamkeit entgehen. In geschlossenen Blütenknospen fehlen sie stets, sie gelangen erst nach dem Öffnen der Blüten ins Innere. Um Fehlerquellen zu vermeiden, ist es daher bei Bestäubungsversuchen notwendig, bereits fest geschlossene Knospen und deren engere und weitere Umgebung des Blütenstandes (soweit diese Teile in dem schützenden Säckchen untergebracht werden sollen) zunächst mit einem weichen Pinsel von derartigen winzigen Insekten zu reinigen, sodann mit Säckchen aus dichtem Stoff zu schützen und die kleinen Öffnungen zwischen dem zusammengezogenen Säckchenrand und dem Sprossstiel des Blütenstandes sorgfältig mit Watte abzudichten.

mel-, Bienenblumen), die Blüten von *I. parviflora* (ebenfalls als Neophyt) werden von Schwebfliegen besucht.¹⁰⁾ Über Blumenbesucher beider Neophyten in ihrer Heimat sind mir keinerlei Angaben bekannt.¹¹⁾ Bei *I. noli-tangere* scheint „Nektarraub“ durch „Einbruch“ in den Blütenstempel nicht selten zu sein (vgl. z. B. WERTH 1940), den auch ich gelegentlich beobachten konnte. Die Honigbiene, die vereinzelt die Blüten dieser Art besucht, dürfte auf „normalem“ Wege kaum zum Nektar gelangen, häufig saugt sie Nektar durch die von Hummeln stammenden Bisslöcher, was auch WERTH (l. c.) in den Alpen beobachtet hat. In Třeboň und Umgebung sind die vorherrschenden Blumenbesucher an *I. noli-tangere* Hummeln (*Bombus terrestris* L. und *B. agrorum* FABR.), vereinzelt auch die Honigbiene (*Apis mellifica* L.), an *I. glandulifera* in erster Linie die Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ferner *Bombus terrestris* L., *B. agrorum* FABR., *B. lucorum* L., *B. lapidarius* L. und *B. silvarum* L. an *I. parviflora* *Epistrophe balteata* DEG., *Melanostoma mellinum* L., *Platychirus clypeatus* MEIG., *Syrphus vitripennis* MEIG. und *Sphaerophoria menthastris* L.¹²⁾ In quantitativer Hinsicht sind beim Blumenbesuch der genannten Insekten an den drei *Impatiens*-Arten bedeutsame Unterschiede erkennbar. Der Dipterenbesuch an den Blüten von *I. parviflora* ist gering, was auch anderorts bereits beobachtet wurde (KNUTH 1898). Dieser geringe Insektenbesuch scheint mir bei dieser Art in direktem Zusammenhang mit dem verhältnismässig hohen Prozentsatz unbestäubter Blüten (23 %) zu stehen, die keine Früchte ansetzen. Die Angabe von KNUTH (1898), dass sich bei *I. parviflora* alle Blüten zu Früchten entwickeln, kann ich nicht bestätigen. Besonders auffallend ist der quantitative Unterschied in der Besuchsintensität bei *I. noli-tangere* und *I. glandulifera*, die hinsichtlich des Blumenbesuches durch Insekten zumindestens bei uns einen ähnlichen Besucherkreis aufweisen. Honigbienen und Hummeln sind in den Blüten von *I. glandulifera* vom frühen Morgen bis zum späten Abend ununterbrochen tätig, während der Blumenbesuch durch diese Insekten an *I. noli-tangere*-Pflanzen, die sich in der Nähe von blühenden *I. glandulifera*-Pflanzen befinden, fast völlig ausbleibt; erst in beträchtlicher Entfernung von *I. glandulifera* konnte ich auch an *I. noli-tangere* einen allerdings schwächeren Blumenbesuch durch Hummeln und vereinzelte Honigbienen beobachten. In diesem Zusammenhang überrascht nicht, dass der Prozentsatz unbestäubter (dunkler!) Blüten bei *I. glandulifera* 0 %, bei *I. noli-tangere* nach meinen Beobachtungen durchschnittlich 16 % betrug, wobei der gelegentliche, Bestäubung ausschliessende „Nektarraub“ bei der letztgenannten Art wohl auch diesen Prozentsatz positiv beeinflusst. Im Gegensatz zu *I. noli-tangere* herrscht bei *I. glandulifera* zahlenmässig der Bienenbesuch bei weitem vor dem Hummelbesuch vor.

¹⁰⁾ Ich vermeide hier die Bezeichnung „Schwebfliegenblume“ aus Gründen, die KUGLER (1955b) überzeugend dargelegt hat.

¹¹⁾ Die blosser Vermutung von KNUTH (1904), dass die Blüten von *I. glandulifera* in ihrer ostindischen Heimat durch Honigvögel besucht und bestäubt werden könnten, erscheint mir unbegründet, zumal der Gesamtbau der Blüte keinesfalls einer typischen Vogelblume entspricht. VOGEL (l. c.) führt die genannte Art mit Recht als mellitophil an. Nach BLATTER (zit. bei LUDWIG l. c.) kommt *I. glandulifera* in ihrer Heimat im westlichen Himalaya (von Kaschmir bis Nepal) in einer Höhenlage von 1800 bis fast 3000 m ü. d. M. unter anderem auch an Bachufern vor.

¹²⁾ Für die Bestimmung der *Bombus*-Arten bin ich Herrn B. TRALCŮ (Československá entomologická společnost), für die der Syrphiden Herrn Dr. J. MOUCHA CSc. (Národní museum Praha) zu Dank verpflichtet.

(Die Angabe bei HEGI l. c. über „vereinzelt“ Bienenbesuch an den Blüten von *I. glandulifera* in Mitteleuropa sowie die von LUDWIG l. c., dass fast nur Hummeln die Blüten dieser Art besuchen, ist zumindestens für mein Beobachtungsgebiet nicht zutreffend.) Auf Grund der langen Blütezeit, der grossen Zahl gleichzeitig geöffneter Blüten, des Nektarreichtums und der verhältnismässig hohen Zuckerkonzentration des Nektars erweist sich *I. glandulifera* in seiner neuen europäischen Heimat zumindestens örtlich als ausgezeichnete Bienenfutterpflanze, die auch als solche nach HEGI (l. c.) bereits hier und da in grösserer Menge gebaut wird. Ähnliche Erfahrungen liegen besonders auch aus England vor (MAURIZIO l. c.). Wie bereits angeführt, produzieren die hellen Blüten von *I. glandulifera* weniger und zuckerärmeren Nektar als die dunklen. Die Auswertung einer hinreichenden Individualstatistik des Blumenbesuches der Honigbiene (nach dem Muster von PORSCH 1922; der Hummelbesuch wurde in diese Statistik vorderhand nicht einbezogen) ergab abgerundet 64 % in hellen Blüten (bei Annahme des Blumenbesuches in dunklen Blüten = 100 %), eine Erscheinung, die wie in ähnlichen anderen Fällen die Empfindlichkeit des Selektionswertes derartiger, vermutlich regressiver Mutanten auch im Rahmen der Bestäubungsvorgänge zeigt; in diesem Zusammenhange betrug der Prozentsatz unbestäubter Blüten an Pflanzen mit hellen Blüten etwa 7 %.

Die Grössen- und Raumverhältnisse der Blüten unserer drei Arten sowie ihrer hauptsächlichlichen Besucher gewährleiten zusammen mit der Lage des Andrözeums und Gynäzeums sowie mit der scharfen Trennung des männlichen und weiblichen Blütenstadiums nototribe Fremd- und Nachbarbestäubung. Soweit ich beobachten konnte, ernten die Blumenbesucher aller drei Arten Nektar. An der Blüte von *I. glandulifera* landet die Honigbiene oder Hummel auf der Unterlippe und läuft schnell ins Blüteninnere, wo sie Nektar saugt; dabei verschwindet sie völlig. Sodann kehrt sie langsamer auf demselben Wege rückwärts schreitend zurück und fliegt von der Unterlippe ab. Beim Laufen ins Blüteninnere, aber noch mehr beim langsameren Rückwärtsschreiten, beläd sich das Insekt im männlichen Blütenstadium auf seiner Dorsalseite ausgiebig mit dem reichlichen und stark klebrigen Pollen, und zwar nicht nur die grösseren Hummeln, sondern auf Grund der Raumverhältnisse auch die kleinere Honigbiene. Beim Besuch von im weiblichen Stadium sich befindlichen Blüten streifen dann die Tiere den Pollen auf die Narbe ab. Ich habe auch die ökologische Bedeutung des nach innen und hinten gegebenen Zahnes, mit welchem bei *I. glandulifera* die Vorderränder der seitlichen Blumenblätter besetzt sind, geprüft, indem ich in manchen Blüten diese Zähne mit einer Schere entfernte (Abbildungen dieser Zähne bei STADLER l. c., Taf. VII, Fig. 111, 112). STADLER sprach (allerdings in vorsichtiger Weise) die Vermutung aus, dass diese Blumenblattzähne dem Insekt beim Verlassen der Blüte (beim Rückwärtsschreiten) hinderlich sein und es so zu längerem Verweilen unter dem Geschlechtsapparat nötigen könnten. Meine Untersuchungen ergaben, dass diese Zähne in dem geäusserten Sinne ökologisch bedeutungslos sind. Vereinzelt konnte ich beobachten, dass Honigbienen die Blüten der genannten Art an der Seite, d. h. zwischen dem gespornten Kelchblatt und dem Blumenblattpaar verliessen, wodurch allerdings auf Grund des eben Gesagten der Bestäubungswert derartiger Besuche besonders in im männlichen Stadium sich befindlichen Blüten herabgemindert erscheint (Fehlen des Rückwärtsschreitens). Ein Blumenbesuch der

Honigbiene oder Hummel dauert je nach dem Nektarreichtum der betreffenden Blüte annähernd 2—10 Sekunden. Im übrigen wurde der Blumenbesuch von Hummeln und Honigbienen an *I. noli-tangere* und *I. glandulifera* bereits trefflich beschrieben (STADLER l. c., KNUTH 1898), so dass ich diesbezüglich auf die genannten Autoren verweise.

Der Anflug der beobachteten Blumenbesucher unserer drei *Impatiens*-Arten erfolgt stets mehr oder weniger geradlinig und unabhängig von der jeweiligen Windrichtung. Dies deutet erfahrungsgemäss auf eine optische Fernanlockung der Insekten hin. Bei *I. glandulifera* habe ich die Art und Weise der Fernanlockung von *Apis mellifica* und der obgenannten *Bombus*-Arten folgendermassen experimentell geprüft:

An mehreren Versuchspflanzen wurden die Endteile von Blütenständen, die geöffnete Blüten trugen, mit am unteren Ende offenen Röhren aus dünnem, durchsichtigen Glas (Länge 12 cm, innere Weite 5,5 cm) überstülpt. Jede Glasröhre wurde mittels zweier an einem in die Erde eingesteckten Stabe befestigter Drähte in ihrer Lage erhalten. Der Anflug der Versuchstiere an derartige Blüten unter Glas erfolgte so wie an unverdeckte Blüten unabhängig von der jeweiligen Windrichtung und mehr oder minder geradlinig in Richtung auf die Blüte, niemals jedoch in Richtung auf das untere, offene Röhrende, wo der für Menschen deutliche Blumenduft entströmte. Bei derartigen Anflügen stiessen die Versuchstiere regelmässig und heftig an das „unerwartete“ Hindernis (die durchsichtige Glasröhrenwand) und schwenkten dann sogleich im Fluge ab. Wenn bei solchen Versuchen die Glasröhren an der Innenseite mit undurchsichtigem Graupapier ausgekleidet wurden, erfolgte an die so veränderten Versuchsröhren überhaupt kein Anflug der Bienen und Hummeln, obwohl diese Tiere in nächster Nähe derartiger undurchsichtiger Glasröhren in grosser Menge *Impatiens glandulifera*-Blüten anfliegen und besuchten und obwohl den unteren, offenen Enden der undurchsichtigen Glasröhren der typische Blumenduft von *I. glandulifera* (für den Menschen deutlich wahrnehmbar) entströmte. Diese einfachen Versuche zeigen, dass die Fernanlockung der Honigbiene und der genannten Hummelarten zu den Blüten von *I. glandulifera* optisch, d. h. durch die Grundfarbe der Blüten, und unabhängig vom charakteristischen Blumenduft erfolgt.

Eine der schwierigsten blütenökologischen Fragen bei *Impatiens* ist die, ob in chasmogamen Blüten Autogamie möglich ist, und wenn ja, in welchem Umfange sie in der Natur verwirklicht wird, d. h., welche ökologische Bedeutung ihr zukommt. STEFFEN (1948) betont mit Recht, dass die unter dem Einfluss von DARWIN immer wieder auftauchende Behauptung der gelegentlichen spontanen Selbstbestäubung chasmogamer Blüten von *Impatiens* einer genauen Nachprüfung bedarf. Ich bemühte mich, dieses Problem bei den behandelten drei *Impatiens*-Arten einer Lösung näher zu bringen. Bei allen drei untersuchten Arten sind bekanntlich die Beutelfächer der fünf Staubblätter fest miteinander verklebt und bilden im Reifezustand eine nach der Resupination der Blüte nach unten gerichtete, fast einheitliche, am Rande stumpf-lappige und flache Einsenkung mit meist fünf, den Antheren entsprechenden seichten Grübchen, die mit klebrigem Pollen dicht angefüllt sind; die Bezeichnung dieser Einsenkung als „Pollenstreiffläche“ bei LOEW (l. c.) und anderen Autoren ist nicht zutreffend, da der sehr klebrige Pollen in der Regel nur durch direkte Berührung von dieser annähernden Fläche auf den Insektenkörper gelangt, ein Streuen des Pollens durch leichte Erschütterungen (z. B. beim Insektenbesuch) erfolgt auf grund meiner Versuche nur ganz ausnahmsweise und in sehr geringem Masse. Die kurzen Filamente entsenden an ihrer Innenseite ligulaartige, dem Fruchtknoten angepresste Fortsätze, die ebenso wie die Staubbeutel fächer fest miteinander verklebt sind. Die von LOEW (l. c.) stammende und leider in die Fachliteratur eingegangene Deutung dieser Ligularfortsätze von *I. glandulifera* als „pollen-

fangende Pseudonarben“ und der Höhlung zwischen den beiden vorderen Filamenten als „Bestäubungskammer“, wobei diese komplizierten Einrichtungen nach dem genannten Autor angeblich zu regelmässiger Selbstbestäubung führen, wurde bereits in kritischen Studien von STEFFEN (1948, 1951) widerlegt. Auf Grund meiner Untersuchungen stimme ich in der Ablehnung dieser Deutung mit STEFFEN vollkommen überein und kann seine Argumente vollauf bestätigen (über Einzelheiten verweise ich auf dessen Arbeiten). STEFFEN (1948) vermutet die wichtigste Bedeutung der Ligularfortsätze darin, dass sie beim Wachstum des Fruchtknotens noch während der Anthese durch ihre verhältnismässig feste Verbindung mit diesem als Widerlager dienen und so mechanisch das Ablösen der Staubblattkapuze bewirken; ausserdem sind sie nach STEFFEN im Sinne GRAYS als zusätzlicher Schutz vor Selbstbestäubung zu werten. Es bleibe dahingestellt, ob besonders diese letztere Deutung zu Recht besteht; ich habe den Eindruck, dass die räumliche und zeitliche Trennung von Pollen und Narbe in ein- und derselben Blüte in Verbindung mit dem starken Absinken der Keimfähigkeit des Pollens am Ende des männlichen Blütenstadiums ausreichen, um bei unseren drei *Impatiens*-Arten Selbstbestäubung so gut wie auszuschliessen.¹³⁾ Die Ligularfortsätze der Filamente möchte ich lediglich im Rahmen der morphologischen Mannigfaltigkeit auffassen, ohne ihnen unter allen Umständen und vor allem ohne Nachweis einen Zweck aufzudrängen!

Bei der Prüfung, ob bei unseren drei Arten Selbstbestäubung (Autogamie) vorkommt, ist auch die Tatsache zu berücksichtigen, auf die bereits STEFFEN (1948) aufmerksam macht, dass besonders die Staubblattkapuze geöffneter Blüten manchmal Thysanopteren beherbergt, die beim Umherkriechen Pollen auch nach dem Abfallen der Staubblattkapuze auf die geöffnete Narbe bringen könnten.¹⁴⁾ Es ist ausser Zweifel, dass diese Möglichkeit besteht, doch sei in diesem Zusammenhang neuerdings auf das bereits beschriebene starke Absinken der Keimfähigkeit des Pollens während der Anthese hingewiesen¹⁵⁾, so dass Selbstbestäubung chasmogamer Blüten unserer drei untersuchten Arten in der Natur wohl nur die Ausnahme bildet und demnach ökologisch so gut wie bedeutungslos ist. Abschliessend zitiere ich in diesem Zusammenhang die fast hundert Jahre alte Zusammenfassung DELPINO'S und HILDEBRANDS meisterhafter Beobachtungen (HILDEBRAND 1867): „Jedenfalls geht aus DELPINO'S und meinen Beobachtungen hervor, dass die grossen normalen Blüthen von *Impatiens* sich nicht selbst bestäuben. (*I. parviflora* und *noli-metangere* verhalten sich ähnlich wie *I. Balsamina*) sondern protandrische Dichogamen sind“. Dieser Schlussfolgerung kann ich für *I. noli-tangere* und

¹³⁾ Es ist mir unverständlich, dass z. B. ein so erfahrener Blütenökologe wie WERTH (l. c.) für *I. noli-tangere* folgendes anführt: „Aber durch sitzengebliebenen Pollen ist spontane Selbstbestäubung möglich“.

¹⁴⁾ Nach meinen langjährigen Beobachtungen ist das Vorkommen dieser winzigen Insekten in den Blüten unserer drei Arten grossen örtlichen und zeitlichen Schwankungen unterworfen; so fand ich diese Tiere an manchen Örtlichkeiten und in manchen Jahren in verhältnismässig grosser Menge in vielen (wenn auch nicht allen) Blüten, während sie z. B. im darauffolgenden Jahre an denselben Örtlichkeiten fast vollständig fehlten. In den Blüten der im botanischen Garten gezogenen Pflanzen konnte ich sie niemals feststellen.

¹⁵⁾ In Zukunft wird es notwendig sein, bei Fragen, die Selbstbestäubung (Autogamie) betreffend, mehr als bisher neben Dichogamie, Herkogamie und Selbstfertilität auch Änderungen der Keimfähigkeit arteigenen Pollens zu berücksichtigen.

I. parviflora voll und ganz zustimmen und sie im Einklang mit STEFFEN (1948) auf *I. glandulifera* erweitern.

Frucht und Samen

Alle drei untersuchten Arten haben bekanntlich elastisch aufspringende Kapseln, die beim Aufspringen die Samen¹⁶⁾ weithin abschleudern [bei *I. glandulifera* von den terminalen Fruchtständen aus einer Höhe von etwa 2 m bis auf 6—7 m Entfernung (HEGI l. e., LHOTSKÁ et KOPECKÝ l. e.)].

Um weitere Unterlagen für den Vergleich der Ausbreitungsdynamik der drei untersuchten Arten zu gewinnen, bemühte ich mich, die durchschnittliche, von einer Pflanze erzeugte Samenmenge (alle drei Arten sind bekanntlich einjährig), bzw. die durchschnittliche auf 1m² eines einheitlichen (reinen) und geschlossenen Bestandes erzeugte Samenmenge zu bestimmen. Dazu war es notwendig, folgende Durchschnittswerte zu berechnen: Anzahl der Blütenstände pro Pflanze, Anzahl der Blüten pro Blütenstand und damit Anzahl der Blüten pro Pflanze, Anzahl der Pflanzen auf 1 m² (im reinen und geschlossenen Bestand), Zahl der unbestäubten Blüten pro Pflanze und Samenzahl pro Kapsel. Alle gewonnenen Durchschnittswerte (unter Weglassung der Dezimalstellen abgerundet) sind in der beigefügten Tabelle übersichtlich zusammengestellt.

Extraflorale Nektarien

Da extraflorale Nektarabscheidung unter Umständen auch den Bestäubungsprozess indirekt beeinflussen kann (siehe die Fussnote auf S. 54), sei hier in Kürze darauf verwiesen, dass *I. glandulifera* (wie bereits der Namen besagt), in geringerer Masse auch *I. parviflora*, besonders am Blattstiel mehr oder weniger langgestreckte, oben oft etwas kopfig verbreiterte und eingesenkte Stielchen tragen, die gewöhnlich als „drüsige Höcker“ oder „Drüsen“ bezeichnet werden (im folgenden wird von mir die Bezeichnung „Nektarium-Stielchen“ verwendet)¹⁷⁾. Der histologische Bau

¹⁶⁾ Über die Verbreitungsökologie der Samen unserer drei Arten ist noch wenig bekannt. Die Samen von *I. noli-tangere* und *I. parviflora* sind nach KINZEL (zit. bei HEGI l. e.) nur nach stärkerer Frosteinwirkung zur Keimung befähigt, die von *I. glandulifera* ertragen angeblich eine Kälteeinwirkung nur bis etwa 5° C, bei -10° C sterben sie ab (HEGI l. e.). Nach VILMORIN (zit. bei HEGI l. e.) keimen die Samen von *I. glandulifera* bereits im nächsten Frühling, ihre Lebensdauer soll 6 Jahre betragen (HEGI l. e.). Auf Grund meiner mehrjährigen Beobachtungen in Třeboň und Umgebung überrascht mich die Angabe bei HEGI (l. e.), dass Einbürgerungen von *I. glandulifera* in Mitteleuropa sehr selten zu sein scheinen, „da die Samen meist nicht recht ausreifen“, was ich zumindestens für mein Beobachtungsgebiet nicht bestätigen kann. LHOTSKÁ et KOPECKÝ (l. e.) stellten fest, dass die meisten reifen Samen von *I. glandulifera*, die ins Wasser gelangen, sofort versinken und daselbst, soweit es sich um einen Wasserlauf handelt, in gleicher Art wie die Schwebstoffe, bzw. das Geschiebe stromabwärts verlagert werden. Im Zusammenhang mit dieser Verbreitungsart wäre allerdings auch die Widerstandsfähigkeit der Samen gegen Wasser noch näher zu prüfen. Auch Endozoochorie durch Vögel wird von HEINTZE (zit. bei LHOTSKÁ et KOPECKÝ l. e.) für *I. glandulifera* angegeben.

¹⁷⁾ Bei *I. glandulifera* sind die mächtigsten Nektarium-Stielchen (oft in grösseren oder kleineren Gruppen) am Grunde des Blattstiels entwickelt, am Blattstiel sind ausserdem an der mehr oder minder herablaufenden Blattspreite oft der ganzen Länge nach meist kleinere und dünnere Nektarium-Stielchen vorhanden, die ohne scharfe Grenze in solche übergehen, die sich (an voll entwickelten Blättern) nur an den unteren Zähnen der Blattspreite befinden, in Richtung zur Blattspitze immer kleiner werden und schliesslich gänzlich schwinden. Bei *I. parviflora* sind meist nur zwei grössere Nektarium-Stielchen an beiden Seiten der Blattstielbasis vorhanden. Die unteren Zähne der voll entwickelten Blattspreite zeigen bei dieser Art eine ähnliche Ausbildung wie bei *I. glandulifera*. Dasselbe gilt auch für *I. noli-tangere*, bei welcher Art ich niemals Nektarium-Stielchen am Blattstiel feststellen konnte. *I. parviflora* besitzt ausserdem an den jungen Stengelteilen kleine Stielchen, die später vertrocknen.

dieser Gebilde ist bei beiden genannten Arten im wesentlichen gleich und ähnelt dem von *Sambucus nigra* L., wie ihn BÖHMKE (1917) und ZIMMERMANN (1932) beschrieben haben. Das grosszellige und mit grossen Interzellularen versehene Grundparenchym umschliesst im Gipfelteil eine kleinzellige Zone, die flachkegelförmig in dieses eingesenkt erscheint; diese Zone, die sich auch durch kleine Interzellularen (vor Sekretionsbeginn), Plasma- und Zuckerreichtum auszeichnet, stellt das extraflorale Nektarium dar. Es weist in der Regel eine direkte Leitbündelversorgung auf: In das Nektarium-Stielchen tritt mehr oder weniger zentral ein Leitbündel ein, das unterhalb des Nektariums meist in 2—7 Teilbündel (je nach der Mächtigkeit des Stielchens) auffächert; diese Teilbündel enden im Basisteil des Nektariums. Bei schwachen (kleinen und dünnen) Nektarium-Stielchen fehlt mitunter die Leitbündelauffächerung, vereinzelt sogar das Leitbündel. Spaltöffnungen konnte ich in der Nektariumepidermis nicht nachweisen. Für das extraflorale Nektarium von *Sambucus nigra* geben BÖHMKE (l. c.) und MORINI (zit. bei ZIMMERMANN l. c.) als Sekretionsart „Aufreissen des Gewebes“ an, was in gewissem Masse auch für das der beiden *Impatiens*-Arten gilt, wobei sich bei genauer Untersuchung, ähnlich wie am Blütennektarium mancher *Iris*-Arten (DAUMANN 1935), einige Varianten des Nektaraustrittes, wie folgt, nachweisen liessen.¹⁸⁾ Es hebt sich, und zwar nur auf der Nektariumoberfläche (meist an mehreren Stellen), die Nektariumepidermis in grösserem oder geringerem Ausmass blasig ab. Ausserdem vergrössern sich die vor Sekretionsbeginn sehr kleinen Interzellularen des Nektariumgewebes, was an manchen Stellen zur Bildung grösserer Lücken zwischen den sich zum Teil abrundenden Zellen führt. Diese Lücken sowie die Epidermisblasen sind während der Sekretion mit Nektar gefüllt. Die Nektarabscheidung erfolgt vornehmlich (aber nicht ausschliesslich) auf den erwähnten Epidermisblasen, wobei sich je nach der Sekretionsintensität folgende zwei Modifikationen ergeben:

a) der Nektar tritt durch die abgehobene Epidermis nach aussen, ohne dass diese dabei (im Lichtmikroskop) irgendwelche Veränderungen erkennen lässt;

b) die abgehobene Epidermis (einschliesslich der Kutikula) reisst an mehreren Stellen unregelmässig auf und aus diesen Rissen tritt der Nektar aus.

Neben dieser Nektarsekretion auf den Epidermisblasen (ohne und mit Bildung von Rissen) erfolgt ein Nektaraustritt in mehr oder minder starkem Masse auch auf solchen Stellen der Nektariumoberfläche, welche keine Epidermisblasen aufweisen; hier kommt der Nektar als Flüssigkeitsdurchtritt durch die Epidermisaussenwände und durch die dünne Kutikula nach aussen, ohne dass diese dabei abgehoben oder zerrissen wird.¹⁹⁾

Im Freiland (in Südböhmen) war die Sekretmenge auf den extrafloralen Nektarien der beiden *Impatiens*-Arten äusserst gering; am ehesten fanden sich noch hier und da grössere extraflorale Nektartröpfchen bei *I. parviflora*,

¹⁸⁾ Diese Varianten wurden nur für *I. glandulifera* festgestellt, und zwar bei durch geeignete Versuchsanordnung (siehe im weiteren) gesteigerter Sekretion.

¹⁹⁾ Im Bau und in der Sekretionsart der extrafloralen Nektarien dürften bei verschiedenen Balsaminaceen, ja schon bei verschiedenen Arten der grossen Gattung *Impatiens* recht bedeutende Unterschiede bestehen, was bereits aus dem Vergleich der Angaben von ZIMMERMANN (l. c.) über *Hydrocera triflora* W. et A. und *Impatiens scabrida* DC. mit meinen Ergebnissen hervorgeht.

bei welcher Art schon STAHL (zit. bei SPERLICH 1939) eine Sekretion auf den extrafloralen Nektarien beobachten konnte. Bei beiden genannten Arten ist die extraflorale Nektarabscheidung an jungen Pflanzenteilen verhältnismässig am stärksten, weshalb von mir zur Untersuchung der Sekretionsart und zur Prüfung des Sekretes auf Zucker Nektarium-Stielehen lediglich solcher Pflanzenteile in Betracht gezogen wurden. Falls Blattstiel- und angrenzende Stengelfragmente von *I. glandulifera* mit Nektarium-Stielchen in geölte und paraffinierte Korkscheiben gesteckt im Laboratorium in einer feuchten Kammer (ein mit angefeuchtetem Filtrierpapier versehenes und teilweise verschlossenes Glasgefäss) auf Wasser schwammen (Methodik nach MATILE 1956), konnte die Sekretionsintensität bedeutend gesteigert werden: auf dem Stielhengipfel zeigte sich sodann ein bis stecknadelkopfgrosses, wasserklares Tröpfchen, das infolge seiner Viskosität nicht leicht abfiel. Die unter mitteleuropäischen Verhältnissen anscheinend mehr oder minder unterdrückte Sekretion der extrafloralen Nektarien deutet darauf hin, dass *I. glandulifera* in ihrer Heimat eine intensivere extraflorale Nektarabscheidung besitzt.²⁰⁾ Der extraflorale Nektar der an der Blattstielbasis befindlichen Nektarium-Stielchen von *I. glandulifera* ist sehr zuckerreich. Ähnlich wie bei *I. holstii* (WEBER 1951) enthält er ausschliesslich oder zumindestens weitaus vorwiegend Rohrzucker (Prüfung des Sekretes in Kapillaren in der im vorhergehenden bereits angeführten Weise). Nach Beendigung der Sekretion kristallisiert sogar der Zucker vielfach auf dem Stielhengipfel aus.²¹⁾

Diskussion einiger Ergebnisse

Wie schon einleitend erwähnt, verdrängt nach meinen Beobachtungen in Třeboň und Umgebung der Neophyt *I. glandulifera* an manchen Stellen immer mehr die einheimische *I. noli-tangere*. Der Vergleich folgender ökologisch bedeutsamer Eigenschaften bei beiden Arten trägt zum Verständnis dieses Vorganges bei; da anderorts ein derartiges Verdrängen unserer einheimischen Art auch durch den zweiten Neophyten *I. parviflora* beobachtet

²⁰⁾ Die aus den Anfängen der Blütenökologie stammende Ansicht, dass extraflorale Nektarien „unerwünschte“ Insekten von den Blüten abhalten (ablenken), bzw. Ameisen „anlocken“, die wieder Pflanzen vor den Angriffen „räuberischer“ Insekten schützen, ist heute, besonders in ihrer Generalisierung und ohne experimentelle Prüfung, mit Vorbehalt aufzunehmen, zumal Fälle bekannt sind, in denen Pflanzen durch extraflorale Nektarsekretion bestäubungsökologisch Schaden leiden (PERCIVAL 1965, man vgl. diesbezüglich auch ZIMMERMANN l. c. und die daselbst zit. Lit.). An den extrafloralen Nektarien von *I. parviflora* und *I. glandulifera* fand ich gelegentlich Ameisen, die hier Nektar, bzw. Zuckerreste auflecken. Trotz dieser Tätigkeit an den extrafloralen Nektarien begeben sich die Tiere nicht selten auch ins Blüteninnere. Falls sich eine blumenbesuchende Diptere, bzw. Hymenoptere auf einer Blüte niederlässt, in der eine oder mehrere Ameisen weilen, verlässt sie diese sofort, ohne ins Blüteninnere vorzudringen. Zumindestens unter europäischen Verhältnissen scheinen demnach einerseits die Ameisen beim Bestäubungsprozess beider Neophyten (ähnlich wie in zahlreichen anderen Fällen) eine negative Rolle zu spielen, da sie die Bestäuber „verjagen“, andererseits die extrafloralen Nektarien keine Bedeutung für den Bestäubungsprozess zu haben.

²¹⁾ Es wäre noch zu prüfen, ob das Sekret der wohl hauptsächlich als Hydathoden fungierenden Stielchen der unteren Spreitenzähne, sowie das der Übergangsbildungen zu den eigentlichen, an der Blattstielbasis befindlichen Nektarium-Stielchen zumindestens Spuren von Zucker enthält. Bei *I. holstii* fand WEBER (l. c.) chemische Unterschiede zwischen dem extrafloralen Nektar, der alkalisch reagiert, und den Guttationstropfen an den Zähnen der Blattspreite, die neutral reagieren.

wurde, sei hinsichtlich mancher Eigenschaften auch diese Art in den Vergleich einbezogen.

I. glandulifera weist ein bedeutend rascheres Wachstum als *I. noli-tangere* auf, was durch Vergleich von aus Samen gezogenen Pflanzen deutlich erkennbar ist. Die Höhe erwachsener Pflanzen erreicht bei *I. glandulifera* Werte von über 2 m, bei *I. noli-tangere* nur etwa 1 m, bei *I. parviflora* um 80 cm. So ist es verständlich, dass mancherorts in reinen und geschlossenen Beständen

Tabelle einiger Durchschnittswerte aus der Blütenregion von *Impatiens noli-tangere*, *I. glandulifera* und *I. parviflora*

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|------------------------------|---|--|-----------------------|-------------------------|----------------------------------|
| | Anzahl d. Blütenstände pro Pflanze | Anzahl d. Blüten pro Blütenstand | Anzahl d. Blüten pro Pflanze | Anzahl d. Pflanzen auf 1 m ² | Anzahl d. unbe-stäubten Blüten pro Pflanze | Samen-zahl pro Kapsel | Samen-menge pro Pflanze | Samen-menge auf 1 m ² |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> | 91 | 4 | 364 | 21 | 16 % | 4 | 1224 | 25 704 |
| <i>Impatiens glandulifera</i> | 67 | 8 | 536 | 22 | 0 % | 8 | 4288 | 94 336 |
| <i>Impatiens parviflora</i> | 108 | 8 | 864 | 23 | 23 % | 4 | 2660 | 61 180 |

Anmerkungen zur Tabelle in methodischer Hinsicht: ad 1: es wurden die arithmetischen Mittel der Blütenstandsanzahl von je 15 stärkeren und schwächeren Pflanzen jeder der drei Arten bestimmt. Blütenstandsreste aus der Anfangszeit des Blühens sind im unteren Teil der Pflanzen erkenntlich. Da im August, zur Zeit, als die Auszählungen durchgeführt wurden, die Blütezeit unserer drei Arten noch nicht abgeschlossen war, stellte ich im Gipfelteil einiger Pflanzen jeder Art auf mikroskopischem Wege die Anlagen der restlichen Blütenstände fest. a d 2: der Vorgang im Prinzip so wie sub 1, nur wurden je 20 Blütenstände jeder der drei Arten ausgezählt; die kleinsten Knospenanlagen wurden ebenfalls mikroskopisch festgestellt. a d 3: die hier angeführten Zahlen sind Produkte der Werte sub 1 und 2. a d 4: arithmetische Mittel von je 5 Auszählungen einer Fläche von 1 m² jeder der drei Arten, und zwar an Stellen, wo sie reine und geschlossene Bestände bildeten. a d 5: Schätzungswerte durch direkte Beobachtung von je 10 markierten Blütenständen jeder der drei Arten gewonnen. Pflanzen von *I. glandulifera* mit hellen Blüten wurden dabei nicht berücksichtigt. a d 6: arithmetische Mittel von je 30 Auszählungen fast reifer Kapseln jeder der drei Arten. Auch hier wurden *I. glandulifera*-Pflanzen mit hellen Blüten nicht berücksichtigt. a d 7: die hier angeführten Zahlen sind Produkte der Werte sub 6 mit der Zahl der bestäubten Blüten. a d 8: die hier angeführten Zahlen sind Produkte der Werte sub 7 und 4.

von *I. glandulifera* unter den mächtigen Pflanzen dieser Art mehr oder weniger verkümmerte, oft blütenlose Pflanzen von *I. noli-tangere* zu finden sind. Alle drei untersuchten Arten sind auf Bestäubung durch grössere Insekten

(Hummeln, Bienen, bezw. Schwebfliegen) angewiesen, die Nachbar- und Fremdbestäubung bewirken; da alle drei Arten selbstfertil sind, ist auch die Nachbarbestäubung erfolgreich. Wenn wir von der geringen Zahl heller Blüten absehen, werden bei *I. glandulifera* im Gegensatz zu *I. noli-tangere* (und auch *I. parviflora*) auf Grund des Nektarreichtums und Zuckerreichtums im Nektar praktisch alle Blüten bestäubt (Kolonne 5 der Tabelle). Da es in unbestäubten Blüten zu keinem Fruchtansatz kommt, hat dieser Unterschied Einfluss auf die Samenproduktion. Die durchschnittliche Samenanzahl pro Kapsel ist bei *I. glandulifera* doppelt so gross wie bei *I. noli-tangere* (Kol. 6 d. Tab.). Die beiden letztgenannten Unterschiede bewirken, dass die durchschnittliche Samenmenge pro Pflanze (Kol. 7 d. Tab.), sowie die durchschnittliche Samenproduktion auf 1 m² (Kol. 8 d. Tab.) bei *I. glandulifera* mehr als dreimal so gross wie bei *I. noli-tangere* ist, obwohl die durchschnittliche Blütenzahl pro Pflanze bei beiden Arten weit geringere Unterschiede aufweist (Kol. 3 d. Tab.). Die durchschnittliche Anzahl der Pflanzen auf 1 m² in reinen und geschlossenen Beständen ist bei allen drei Arten annähernd gleich (Kol. 4 d. Tab.). Was die behandelten Eigenschaften betrifft, ist der Neophyt *I. glandulifera* demnach in verbreitungsökologischer Hinsicht offenbar im Vorteil.

Da bereits mancherorts ein Verdrängen unserer einheimischen *I. noli-tangere* auch durch den zweiten Neophyten *I. parviflora* beobachtet wurde, erscheint ein kurzer Vergleich der oben für *I. noli-tangere* und *I. glandulifera* diskutierten Unterschiede auch bei jenen beiden Arten angebracht. Im Zusammenhang mit den höheren Durchschnittszahlen von Blütenständen pro Pflanze und Blüten pro Blütenstand bei *I. parviflora* (Kol. 1 u. 2 d. Tab.) im Vergleich mit *I. noli-tangere* ist bei jener Art die durchschnittliche Blütenzahl pro Pflanze (Kol. 3 d. Tab.) mehr als doppelt so gross als bei der einheimischen Art. Die durchschnittliche Samenanzahl pro Kapsel (Kol. 6 d. Tab.) ist bei beiden Arten gleich. Besonders unter dem Einfluss des Unterschiedes in der durchschnittlichen Blütenzahl pro Pflanze ist bei *I. parviflora* die durchschnittliche Samenmenge pro Pflanze und auf 1 m² in reinen und geschlossenen Beständen (Kol. 7 u. 8 d. Tab.) mehr als doppelt so gross wie bei *I. noli-tangere*, wobei der höhere Prozentsatz unbestäubter Blüten bei *I. parviflora* diesen Unterschied einigermaßen herabsetzt. Was die behandelten Eigenschaften betrifft, ist demnach auch hier der Neophyt *I. parviflora* in verbreitungsökologischer Hinsicht im Vorteil.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass in Zukunft auch beide Neophyten bei uns in ein ökologisches Konkurrenzverhältnis geraten werden. Was die analysierten Eigenschaften betrifft, wäre dabei ohne Zweifel *I. glandulifera* im Vorteil, wie aus der Tabelle ersichtlich ist.

Es sei betont, dass die hier vom Gesichtspunkt der Verbreitungsökologie aus vergleichend behandelten Eigenschaften der drei *Impatiens*-Arten nur einen kleinen Beitrag zu dieser Problematik darstellen; um ein vollständigeres Bild dieser komplizierten ökologischen Beziehungen zu erlangen, wäre es nötig, noch eine ganze Reihe weiterer Eigenschaften zu vergleichen und zu untersuchen, wie diese Arten auf bestimmte Umweltfaktoren reagieren. Ausserdem ist zu berücksichtigen, dass die gewonnenen Durchschnittswerte bei Untersuchungen an anderen Örtlichkeiten, und zwar nicht nur in der Heimat der beiden Neophyten, sondern auch den mitteleuropäischen Raum und alle drei Arten betreffend, möglicherweise anders ausfallen dürften; so

könnte z. B. besonders die Anzahl der unbestäubten Blüten, die auf die Samenproduktion Einfluss hat, merklichen örtlichen Schwankungen unterworfen sein.

Souhrn

Autor sledoval u netýkavky nedůtklivé, žláznaté a malokvěté (*Impatiens noli-tangere* L., *I. glandulifera* ROYLE a *I. parviflora* DC.) průběh kvetení, při čemž přihlížel zejména k stavbě květního nektaria, způsobu sekrece květního nektaru, trvání funkce blizny a poklesu klíčivosti pylu. Jmenované druhy jsou autofertilní. Byli stanoveni jejich hlavní opylovači na Třeboňsku. Tento hmyz zprostředkuje opylení geitonogamické a allogamické. Autogamie se v přírodě patrně uskutečňuje jen výjimečně velice malým hmyzem (*Thysanoptera*). Názor LOEWA (1892), že ligulární přívěsky nitek fungují jako „pablizny“ a spolu s dutinou mezi oběma předními nitkami („opylovačí komora“) umožňují samosprašení, je nesprávný; tím se potvrzují STEFFENOVY výsledky (1948, 1951). Ojedinelé světlé květy *I. glandulifera* obsahují méně nektaru s menším obsahem cukru; návštěva takových květů hmyzem je slabší než květů tmavých. Experimentálně bylo dokázáno, že hlavní opylovači květů *I. glandulifera* jsou k nim zdláči přilákání opticky, při čemž jejich charakteristická vůně je bezvýznamná. Na Třeboňsku projevuje *I. glandulifera* v posledních letech silnou expansi a místy zatlačuje domácí *I. noli-tangere*. K ujasnění ekologických vztahů tří studovaných druhů, ovlivňujících jejich rozšiřování, byly u nich stanoveny tyto průměrné hodnoty počtu: 1. květenství na rostlinu, 2. květů na květenství, 3. květů na rostlinu, 4. rostlin na 1 m², 5. neopylených květů na rostlinu, 6. semen na tobolku, 7. semen na rostlinu a 8. na 1 m². Porovnání těchto ukazatelů jakož i jiných vlastností (intenzita růstu, množství nektaru a cukru v něm) ukazuje, že s přihlédnutím k uvedeným ukazatelům je *I. glandulifera* v ekologické konkurenci na prvním místě, *I. noli-tangere* na místě posledním.

Literatur

- BÖHMKER H. (1917): Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 33 : 169—247.
- DARWIN CH. (1880): The different forms of flowers on plants of the same species. — Ed. 2., London.
- DAUMANN E. (1930): Das Blütennektarium von Nepenthes. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien I. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 47 : 1—14.
- (1935): Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung Iris. — Beih. bot. Cbl., sect. B, 53 : 525—625.
- (1963): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von Potamogeton. — Preslia, Praha, 35 : 23—30.
- (1964): Zur Morphologie der Blüte von *Alisma plantago-aquatica* L. — Preslia, Praha, 36 : 226—239.
- (1965): Insekten- und Windbestäubung bei *Alisma plantago-aquatica* L. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — Öst. bot. Z., Wien, 112 : 296—310.
- EICHLER A. W. (1875): Blüthendiagramme. — Leipzig.
- ERDTMAN G. (1952): Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm.
- HEGI G. (1925): Illustrierte Flora von Mittel-Europa 5/1. — München.
- HILDEBRAND F. (1867): Federigo Delpino's Beobachtungen über die Bestäubungsvorrichtungen bei den Phanerogamen. Mit Zusätzen und Illustrationen. — Bot. Ztg. 25 : 265—270, 273—278, 281—286.
- KNUTH P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie 2/1. — Leipzig.
- (1904): Handbuch der Blütenbiologie 3/1. — Leipzig.
- KUGLER H. (1955a): Einführung in die Blütenökologie. — Stuttgart.
- (1955b): Zum Problem der Dipterenblumen. — Öst. bot. Z., Wien, 102 : 529—541.
- LIHOTSKÁ M. et KOPECKÝ K. (1966): Zur Verbreitungsbiologie und Phytozoönologie von *Impatiens glandulifera* Royle an den Flusssystemen der Svitava, Svratka und oberen Odry. — Preslia, Praha, 38 : 376—385.
- LOEW E. (1892): Der Blütenbau und die Bestäubungseinrichtung von *Impatiens Roylei* Walp. — Bot. J., Leipzig, 14 : 166—182.
- LUDWIG W. (1956): Weitere Mitteilungen über *Impatiens glandulifera* Royle (= *I. roylei* Walp.). — Hessische flor. Briefe 5 : 58. Brief.
- MATILE PH. (1956): Über den Stoffwechsel und die Auxinabhängigkeit der Nektarsekretion. — Ber. schweiz. bot. Ges. 66 : 237—266.

- MAURIZIO A. (1956): Pollenanalytische Beobachtungen 13—16. — Ber. schweiz. bot. Ges. 66 : 118—133.
- PERCIVAL M. S. (1965): Floral biology. — Oxford.
- PORSCH O. (1922): Methodik der Blütenbiologie. — in: E. ABDERHALDEN, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Berlin u. Wien, 11/1 : 395—514.
- PRUZSINSZKY S. (1960): Über Trocken- und Feuchtluftresistenz des Pollens. — S. B. öst. Akad. Wiss., Wien, cl. math.-natur., sect. I, 169 : 43—100.
- SATER H. (1933): Blüte und Frucht der Oxalidaceen, Linaceen, Geraniaceen, Tropaeolaceen und Balsaminaceen. Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. — Planta, Berlin, 19 : 417—481.
- SCHOENICHEN W. (1922): Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. — Leipzig.
- SLAVÍK B. (1959): Adventivní květena středního Pojjeří. — Preslia, Praha, 31 : 80—83.
- SPEERLICH A. (1939): Das trophische Parenchym, Exkretionsgewebe. — in: K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, Berlin, 4 : 1—186.
- STADLER S. (1886): Beiträge zur Kenntniss der Nectarien und Biologie der Blüten. — Berlin.
- STEFFEN K. (1948): Die blütenbiologische Bedeutung der ligula-artigen Staubblattfortsätze der Balsamineen. — Biol. Zbl., Leipzig, 67 : 547—550.
- (1951): Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges bei *Impatiens glanduligera* Lindl. — Planta, Berlin, 39 : 175—244.
- TROLL W. (1957): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie 2. — Jena.
- VOGEL S. (1954): Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung dargestellt anhand der Flora Südafrikas. — Bot. Studien, Jena, 1 : 338 p.
- WARBURG O. et REICHE K. (1896): Balsaminaceae. — in: A. ENGLER u. K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien 3/5 : 383—392.
- WEBER F. (1951): *Impatiens*-Nektar. — Phytion, Horn (Austria), 3 : 110—111.
- WERTH E. (1940): Über einige blütenbiologische Untersuchungen in den Alpen. — Ber. deutsch. bot. Ges. 58 : 527—546.
- ZANDER E. (1937): Pollengestaltung und Herkunftsbestimmung bei Blütenhonig. — Leipzig.
- ZEISLER M. (1938): Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. — Beih. bot. Cbl., sect. A, 58 : 308—318.
- ZIMMERMANN J. G. (1932): Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. — Beih. bot. Cbl., sect. I, 49 : 99—196.