

Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie einiger Ranunculaceen (*Cimicifuga* L., *Actaea* L., *Thalictrum* L.)

Ke květní morfologii a opylovací ekologii
některých zástupců čeledi Ranunculaceae (*Cimicifuga* L., *Actaea* L.,
Thalictrum L.)

Erich Daumann

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

Eingegangen am 3. September 1968

Abstrakt — Eine Methode zur zahlenmässigen Auswertung von Pollen-Streubildern wird beschrieben, die es erlaubt, Unterschiede in der Pollenver kittung überall dort zu erfassen, wo die Streubilder als solche nicht hinreichen, geringe Unterschiede einwandfrei erkennen zu lassen. Da der Grad der Pollenver kittung ein besonders empfindliches Merkmal für die Beantwortung der Frage darstellt, ob und in welchem Masse Anemogamie möglich bzw. verwirklicht und damit wie weit die betreffende Sippe beim phylogenetischen Übergang zur sekundären Windblütigkeit fortgeschritten ist, gestattet diese Methode ein tieferes Eindringen in die Problematik der Anemogamie bei den Angiospermen. Bei 5 *Thalictrum*-Arten (*T. flavum* L., *T. lucidum* L., *T. simplex* L., *T. foetidum* L., *T. minus* L.), deren Pollen-Abklatschpräparate und Pollen-Streubilder annähernd gleich sind, konnte mit Hilfe der genannten Methode eine Abstufung in der Pollenver kittung erfasst werden, die eine blütenökologische und phylogenetische Auslegung gestattet. Anschliessend wird auch bei einer weiteren *Thalictrum*-Art (*T. aquilegifolium* L.), sowie bei *Cimicifuga europaea* SCHREZ. und *Actaea spicata* L. versucht, durch eine Analyse des Pollenzusammenhaltes nach der genannten Methode und unter Berücksichtigung weiterer Blütenmerkmale eine ökologische und phylogenetische Charakteristik dieser Sippen in bezug auf Windbestäubung zu geben.

Soweit bekannt, sind die Ranunculaceen vorherrschend entomogam. Ganz vereinzelt (z. B. bei manchen *Delphinium*- und *Aquilegia*-Arten) und wohl sekundär tritt Ornithogamie auf. Ebenso wohl sekundär findet sich bei in der Blütenregion weitgehend reduzierten Typen Anemogamie. Die hier ausgewählten Gattungen zeigen durchwegs einen recht abgeleiteten Blütenbau, wobei *Cimicifuga* noch Nektarblumen, *Actaea* Pollenblumen (beide entomogam) und *Thalictrum* entomogame Arten (mit Pollenblumen) und anemogame Arten aufweist.

Das durchwegs lebende Untersuchungsmaterial stammte teils direkt von natürlichen Standorten in der Tschechoslowakei, teils von Pflanzen aus dem botanischen Garten der Karls-Universität, wohin sie von diesen Standorten verpflanzt worden waren.

Da bekanntlich die Pollenbeschaffenheit besonders empfindliche Merkmale für die Unterscheidung von Tier- und Windblütlern bietet, wurde bei den untersuchten Arten der Pollenmorphologie (vornehmlich der Kittstoffmenge auf der Exine) ein besonderes Augenmerk gewidmet und versucht, in diesem Merkmalsbereich ein abstufendes Kriterium für die verschieden stark ausgeprägte Windblütigkeit mancher *Thalictrum*-Arten zu gewinnen.

Für tatkräftige Hilfe bei meinen Untersuchungen bin ich Fräulein Marta Kynčlová, Absolventin der naturwissenschaftlichen Fakultät der Karls-Universität, zu Dank verpflichtet.

Cimicifuga L.

Von den 10–12 Arten dieser Gattung (ENGLER et MELCHIOR 1964) wurde die einzige in der Tschechoslowakei heimische Art *C. europaea* SCHIPCZ. untersucht. Die stark gewölbten und am Grunde mit einer napfförmigen Grube versehenen Petalen (Abbildungen bei HEGI 1912, WERTH 1956 und HIEPKO 1965, dessen Bezeichnungsweise der Blütenhülle von *Cimicifuga* und *Actaea* ich mich anschliesse) besitzen in dieser ein reichlich exzernierendes Nektarium; sie werden von manchen Autoren (PRANTL 1887, SCHÖFFEL 1932, HEGI l. c. u. a.) als Honigblätter¹⁾, von anderen (IVANOWA 1953, KARTASCHOWA 1965) als Staminodien bezeichnet. Die durchschnittliche Staubblattzahl in einer Blüte (zu Anthesebeginn) beträgt 30 (nach HEGI l. c. nur 15–20, wohl deshalb, da während der Anthese Staubblätter abfallen). Die länglichen Pollenkörner zeigen eine netzförmige Oberflächenstruktur [die schon FISCHER 1890 für *C. racemosa* (L.) NUTT. angibt]; ihre durchschnittliche Grösse wurde mit $28 \times 19 \mu\text{m}$ festgestellt.²⁾

Die Untersuchung der Pollenkörner von *C. europaea* nach der von POHL (1929) angegebenen Abklatsch-Methode ergab durchschnittlich eine verhältnismässig geringe Kittstoffmenge, obwohl die Körner auf Glas gut haften und oft auch grössere Klumpen bilden. Die Kittstoffmenge von je 20 Pollenkörnern unserer Art entspricht im Pollen-Abklatschpräparat annähernd jener für den Durchschnitt von *Alisma plantago-aquatica* L. festgestellten (DAUMANN 1966, Abb. 6). Auch die Pollen-Streubilder nach der einen von KNOLL (1936) angegebenen Methode entsprechen annähernd dem Durchschnitt von *Alisma plantago-aquatica* (DAUMANN 1966, Abb. 8).³⁾ Dieser geringere Pollenzusammenhalt kann (ähnlich wie bei *Alisma plantago-aquatica*; DAUMANN 1965) im Zusammenhang mit noch anderen Reduktionserscheinungen in der Blütenregion als erstes Anzeichen eines phylogenetischen Überganges zur Windblütigkeit gedeutet werden. So ist bei anderen *Cimicifuga*-Arten das Nektarium schwach entwickelt bzw. fehlt vollständig (IVANOWA 1953, HIEPKO l. c.). Die Sepalen der kleinen, grünlichen Blüten fallen bereits zu Anthesebeginn ab, so dass bei der geringen Petalenzahl (meist nur 2) und den zahlreichen und verhältnismässig langen Filamenten im Blühverlauf aus der Napfblume gleichsam eine Pinselblume wird (WERTH l. c.), wodurch bestäubungsökologisch Anklänge an *Actaea* und *Thalictrum* gegeben sind. Der Grad des Pollenzusammenhaltes von *C. europaea* schliesst jedoch eine vorherrschende Anemogamie bei dieser Art jedenfalls noch aus.

Im botanischen Garten liess sich ein regelmässiger Dipteren-, vereinzelt auch Hummelbesuch (*Bombus* spec.) an ihren Blüten beobachten, wobei diese Tiere Nektar ernteten. Die Angabe von EAMES (1961), dass *Cimicifuga* anemogam sei, hat demnach zumindestens für die ganze Gattung keine Geltung.

Actaea L.

Zur Untersuchung gelangte *A. spicata* L. (die Gattung umfasst nach ENGLER et MELCHIOR l. c. 7 Arten). Die spatelförmigen Petalen dieser Art (Abbildungen bei HEGI l. c., WERTH l. c. und HIEPKO l. c.) besitzen nach meinen Untersuchungen kein Nektarium, was schon PRANTL (l. c.)

¹⁾ Über die unzutreffende Bezeichnung „Honigblatt“ vgl. man DAUMANN et SLAVÍKOVÁ 1968.

²⁾ Bei dieser sowie den anderen 7 Arten der 3 untersuchten Gattungen wurde der auf Einer abgerundete Durchschnittswert einerseits der Staubblattzahl aus 50 von einer Pflanze stammenden Blüten (zu Anthesebeginn), andererseits der Pollenkorngrosse durch Messung des Durchmessers bzw. zweier Durchmesser (in Luft) an 100 aus eben sich öffnenden Antheren verschiedener Blüten einer Pflanze stammenden Pollenkörnern bestimmt.

³⁾ Für die genannten Versuche verwendete ich bei allen in der vorliegenden Studie behandelten Arten durchwegs Pollen aus eben sich öffnenden Antheren, zumal sich erfahrungsgemäss der Pollenkitt bei verschiedenen Pflanzenarten im Laufe oft kurzer Zeit entweder verfestigt oder teilweise derartig verändert (verflüchtigt?), dass dadurch der Verband der Körner mehr oder weniger gelockert wird (KNOLL l. c.). — In bezug auf die angewandte Methodik verweise ich auf meine Studie aus dem J. 1966 bzw. auf die zitierten Arbeiten von POHL und KNOLL.

richtig erkannte, der als Urheber der ungeeigneten und leider eingebürgerten Bezeichnung „Honigblatt“ daher schreibt, dass die ihrer Stellung nach den Honigblättern von *Cimicifuga* entsprechenden Blattgebilde von *Actaea* nicht als solche bezeichnet werden können, was allerdings nicht verhindern konnte, dass in der Folge bis in letzter Zeit bei verschiedenen Autoren immer wieder auch bei *Actaea* „Honigblätter“ auftauchen. Das vollständige Fehlen eines Nektariums in der Blüte von *A. spicata* hat nach PRANTL eine Reihe von Autoren bestätigt (KNUTH 1898, WERTH l. c., НІЕРКОЛ. c. u. a.). IVANOWA (1948, 1953) gibt hingegen für *A. spicata* eine Nektarexkretion von der gesamten Oberfläche des Spreitenteils der Petalen (die sie als Staminodien bezeichnet) an. KARTASCHOWA (l. c.) will bei dieser Art ausserdem noch ein gestaltloses Nektarium auf der Fruchtknotenoberfläche festgestellt haben, wo sich angeblich bei warmer Witterung am Morgen Nektartröpfchen zeigen. Nach meinen Untersuchungen ist weder an den Petalen, noch an irgendeiner anderen Stelle der Blüte, also auch nicht auf der Fruchtknotenoberfläche, eine Nektarabsonderung feststellbar. Die durchschnittliche Staubblattzahl in einer Blüte beträgt 24, die durchschnittliche Grösse der rundlichen Pollenkörner 25 μ m. Ihre Oberfläche ist grob warzig, was schon FISCHER (l. c.) anführt.

Die Untersuchung der Pollenvermittlung von *A. spicata* mit Hilfe von Pollen-Abklatschpräparaten und Pollen-Streubildern ergab ähnliche Verhältnisse wie bei *Cimicifuga europaea*, was zu dem Schluss berechtigt, dass der Pollenzusammenhalt bei beiden Arten im wesentlichen gleich ist. Demnach ist auch bei *A. spicata* zumindestens eine vorherrschende Anemogamie noch ausgeschlossen, wenngleich auch bei dieser Art verschiedene Reduktionserscheinungen in der Blütenregion auf Windbestäubung in phylogenetischer Zukunft hinweisen.

Der Insektenbesuch an ihren Pollenblumen ist nach den bisherigen Beobachtungen gering (KNUTH l. c.), was ich bestätigen kann; im Freiland und im botanischen Garten sah ich einige-male pollenverzehrende Schwebfliegen (*Syrphidae*) auf den Blüten unserer Art. Anscheinend reicht die geringfügige Bestäubung durch Insekten zur Arterhaltung dieser ausdauernden Pflanze aus.

Thalictrum L.

Aus dieser etwa 120 Arten umfassenden Gattung (ENGLER et MELCHIOR l. c.) wurden folgende 6 Arten untersucht: *T. aquilegifolium* L., *T. flavum* L., *T. lucidum* L., *T. simplex* L., *T. foetidum* L. und *T. minus* L. Bisher ist noch bei keiner *Thalictrum*-Art ein Blütennektarium angegeben worden. Die durchschnittliche Staubblattzahl in einer Blüte beträgt bei den untersuchten Arten: *T. aquilegifolium* 81, *T. flavum* 20, *T. lucidum* 20, *T. simplex* 17, *T. foetidum* 23, *T. minus* 19. Die verhältnismässig langen und oft auffallend gefärbten Filamente stehen mehr oder weniger aufrecht, manchmal sind sie schlaff und hängend (*T. foetidum*, *T. minus*); in ihrer Beweglichkeit unter dem Einfluss von Luftströmungen zeigen sie merkliche Unterschiede. Der bei allen untersuchten Arten nach dem Verlassen der Anthere kugelige Pollen wird in Luft nach kurzer Zeit unregelmässig polyedrisch, die durchwegs fast glatte Exine erscheint fein punktiert (nähere Angaben bzw. auch Abbildungen von Pollenkörnern verschiedener *Thalictrum*-Arten bei FISCHER l. c., MEINKE 1927 und ERDTMAN 1952). Die durchschnittliche Pollenkorngrösse beträgt bei *T. aquilegifolium* 21 μ m (nach MEINKE l. c. etwa 15–25 μ m, nach ERDTMAN l. c. 16,5 μ m), *T. flavum* 22 μ m (nach WARNSTORF, zit. bei KNUTH l. c., etwa 25–30 μ m, nach MEINKE l. c. etwa 15–25 μ m), *T. lucidum* 17 μ m (nach MEINKE l. c. etwa 15–25 μ m), *T. simplex* 21 μ m, *T. foetidum* 22 μ m und *T. minus* 25 μ m.⁴⁾

Die Prüfung des Pollenzusammenhaltes bei den 6 untersuchten *Thalictrum*-Arten mit Hilfe der beiden bei den vorhergehend behandelten Gattungen angewandten Methoden (Pollen-Abklatschpräparate, Pollen-Streubilder) zeitigte ein klares Ergebnis nur bei *T. aquilegifolium*, welche Art eine ähnliche Kitt-

⁴⁾ Die unterschiedlichen Angaben über die Pollenkorngrösse bei verschiedenen *Thalictrum*-Arten dürften z. T. auch dadurch verursacht sein, dass ihr mehr oder minder ausgeprägter Windpollen durch beträchtliche Wasserdampfabgabe an die umgebende Luft seine Grösse (und Gestalt) in verhältnismässig kurzer Zeit nach dem Öffnen bzw. Verlassen der Anthere nicht unwesentlich verändert und dass von verschiedenen Autoren verschieden alter Pollen gemessen wurde.

stoffmenge auf den Pollenkörnern aufweist wie *Actaea spicata* und *Cimicifuga europaea*. Die Abklatschpräparate und Streubilder der restlichen 5 *Thalictrum*-Arten als solche deuteten zwar auf das Vorhandensein von weniger Kittstoffen auf der Pollenkornoberfläche als bei *T. aquilegifolium* sowie auch auf Unterschiede untereinander hin, doch gestatteten sie in ihrer wechselnden Ähnlichkeit keine weitere, verlässliche Differenzierung der Kittstoffmenge und damit des Zusammenhaltes der Pollenkörner (der Pollenverklittung). Ich bemühte mich daher, eine Methode auszuarbeiten, die eine derartige Differenzierung ermöglicht, und bin dabei folgendermassen vorgegangen.

In je 10 mit der KNOLLSchen Streuvorrichtung gewonnenen Streubildern wurden die einzelnen Pollenkörner sowie die aus 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 und mehr Pollenkörnern bestehenden Pollenkorngruppen (Pollenklumpen) unter dem Mikroskop gezählt und aus den Zählungsergebnissen das auf Einer abgerundete arithmetische Mittel bestimmt. Falls in den Versuchen Pollenklumpen beim Anprall auf die Vaselinschicht mehr oder weniger zerschellten bzw. sich dabei einzelne Körner oder kleinere Gruppen abtrennten, wurden derartige Einzelkörner oder kleinere Gruppen als solche gezählt, d. h. es wurde streng das in der Vaselinschicht fixierte Pollenstreubild als Zählungsgrundlage berücksichtigt. Mögliche Fehler bei der Auszählung der Streubilder (z. B. durch gegenseitige Deckung von Pollenkörnern) können durch Berücksichtigung von je 10 Versuchsergebnissen für unsere Zwecke als hinreichend eliminiert betrachtet werden.

Zum Vergleich wurden nach der hier vorgeschlagenen Methode auch *Cimicifuga europaea*, *Actaea spicata* und *Thalictrum aquilegifolium* analysiert, obwohl bei diesen 3 Arten schon Abklatschpräparate und Streubilder als solche hinreichend deutlich den vorwiegend entomogamen Charakter des Pollens zeigen. Die übersichtliche Darstellung der Versuchsergebnisse (Tabelle) lässt deutliche quantitative Unterschiede erkennen, wobei sich unscharf 3 Gruppen abzeichnen. *Cimicifuga europaea*, *Actaea spicata* und *Thalictrum aquilegifolium* weisen hohe Werte im Bereiche der grösseren Pollenklumpen und niedrigere in dem der kleineren Pollenkorngruppen und Einzelkörner auf. Bei *T. foetidum* und *T. minus* fehlen grosse Pollenklumpen so gut wie gänzlich, kleinere Pollenkorngruppen und Einzelkörner herrschen vor. *T. flavum*, *T. lucidum* und *T. simplex* zeigen in den berücksichtigten Werten unter

Anzahl von Pollenkorngruppen und einzelnen Pollenkörnern in Streubildern
(Durchschnittswerte von je 10 Versuchen)

Pollenkorn- gruppen mit einer Kornzahl von	<i>Cimici- fuga euro- paea</i>	<i>Actaea spicata</i>	<i>Thalictrum</i>					
			<i>aquilegi- folium</i>	<i>flavum</i>	<i>lucidum</i>	<i>simplex</i>	<i>foe- tidum</i>	<i>minus</i>
11 und mehr	5	7	6	3	2	3	0	0
10	4	5	0	2	3	0	0	1
9	5	4	7	0	7	0	0	0
8	0	2	0	4	2	5	2	0
7	3	0	0	2	2	4	3	5
6	4	3	7	0	0	0	2	0
5	0	0	4	3	1	2	3	3
4	1	0	0	3	3	5	4	7
3	3	4	3	9	13	11	19	12
2	7	6	10	21	19	23	34	41
einzelne Pollenkörner	17	22	27	63	42	59	111	96

gewisser Annäherung an *T. aquilegifolium* eine Art Mittelstellung zwischen den beiden genannten Gruppen. Ähnliche Zahlenverhältnisse wie die hier aufgezeigten ergaben sich auch bei mehrmaliger Wiederholung der Versuche immer wieder. Ich nehme daher an, dass die beschriebene Methode zur statistischen Auswertung von Pollen-Streubildern geeignet ist, feinere Unterschiede in dem für bestäubungsökologische und phylogenetische Fragen wichtigen Merkmal der Pollenverkittung zu ermitteln. Unter Anwendung auf die 5 *Thalictrum*-Arten mit ähnlichen Pollen-Abklatschpräparaten und Pollen-Streubildern kann demnach geschlossen werden, dass *T. foetidum* und *T. minus* ausgeprägt anemogam, d. h. phylogenetisch am weitesten zur sekundären Windblütigkeit fortgeschritten erscheinen, während *T. flavum*, *T. lucidum* und *T. simplex* in dieser Hinsicht der zumindestens noch vorherrschend entomogamen (pollenblumigen) Art *T. aquilegifolium* etwas näher stehen.

In bestäubungsökologischer Hinsicht dürfte, soweit bekannt, die Charakteristik der Gattung *Thalictrum*, die KNUTH (l. c.) gibt, im wesentlichen zutreffen, dass sie nämlich Arten mit Pollenblumen, bei denen die Staubblätter wahrscheinlich die optische Fernanlockung besorgen, und Windblumen mit gelegentlichem Insektenbesuch umfasst. Auf den Blüten verschiedener *Thalictrum*-Arten (auch der anemogamen) wurde schon öfters der Blumenbesuch verschiedener Insekten beobachtet (KNUTH l. c. und die daselbst zit. Lit.); ich hatte ebenfalls Gelegenheit, im Freiland und im botanischen Garten den Blumenbesuch der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) und verschiedener Schwebfliegen-Arten (*Syrphidae*) besonders an *T. aquilegifolium*, *T. flavum* und *T. lucidum* zu verfolgen, wo die Tiere Pollen sammelten bzw. verzehrten. Bekanntlich sammelt die Honigbiene, gelegentlich sogar bei hoher Blumenstetigkeit, Pollen auch auf Blüten ausgeprägter Windblütler, wobei sie den mehligem Pollen mit im Honigragen mitgebrachtem Honig befeuchtet, der auf diese Weise klebrig wird.

Diskussion einiger Ergebnisse

Die von mir vorgeschlagene Methode zur zahlenmässigen Auswertung von Pollen-Streubildern erscheint genügend empfindlich, um Unterschiede in der Pollenverkittung überall dort zu erfassen, wo die Streubilder als solche derartig geringe Unterschiede nicht mehr deutlich und einwandfrei erkennen lassen. Da auf Grund unserer heutigen Kenntnisse der Grad der Pollenverkittung im Rahmen verschiedener anderer Reduktionserscheinungen einen besonders empfindlichen Indikator für die Beantwortung der Frage darstellt, ob und in welchem ökologischen Ausmasse Windbestäubung möglich bzw. verwirklicht und damit wie weit die betreffende Sippe beim phylogenetischen Übergang zur sekundären Anemogamie fortgeschritten ist, gestattet diese an einigen *Thalictrum*-Arten angewandte Methode ein tieferes Eindringen in die Problematik der Windblütigkeit bei den Angiospermen.

Die Auswahl der vorliegend behandelten drei Gattungen mit in der Tschechoslowakei einheimischen Arten ist keine zufällige, obwohl sie im System der Ranunculaceen verschiedenen Unterfamilien angehören (*Helleboroideae*: *Cimicifuga*, *Actaea*; *Ranunculoideae*: *Thalictrum*; ENGLER et MELCHIOR l. c.). In bestäubungsökologischer und auch blütenmorphologischer Hinsicht haben sie viel Gemeinsames. Es sind reduzierte Typen, die im Rahmen mannigfacher Reduktionserscheinungen in der Blütenregion phylogenetisch verschieden weit zur Anemogamie fortgeschritten sind, wobei ich auch den spezialisierten Pollen-Pinselblumentyp von *Thalictrum aquilegifolium* mit besonders wirksamer optischer Fernanlockung der Bestäuber durch die Filamente eben auf Grund des festgestellten Pollenzusammenhaltes als eine in phylogenetischer Hinsicht verhältnismässig kurze Phase ansehen möchte.

Die bei den untersuchten Arten festgestellte geringe Pollenkorngrösse (17–28 μm), ebenso wie das Fehlen einer ausgeprägten Exineskulptur, sind Eigenschaften, die einer Windbestäubung nur förderlich sein können. Dasselbe gilt für die verhältnismässig hohe Staubblattzahl (17–81), die mehr oder minder ausgeprägte Beweglichkeit der langen Filamente, die Verkleinerung und oft auch Hinfälligkeit der Blütenhülle und die Verringerung der Samenanlagenzahl (bei *Thalictrum* auf eine).

Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse können die untersuchten Sippen in bestäubungsökologischer und phylogenetischer Hinsicht kurz folgendermassen charakterisiert werden. *Cimicifuga europaea* ist noch zumindestens vorherrschend entomogam und besitzt Nektarblumen, was die gelegentliche Pollenausbeutung durch blumenbesuchende Insekten nicht ausschliesst. Der geringe Pollenzusammenhalt in Verbindung mit anderen Blütenmerkmalen lässt eine fakultative Anemogamie, wie sie ähnlich für *Alisma plantago-aquatica* experimentell nachgewiesen wurde (DAUMANN 1965), als wahrscheinlich erscheinen. Andere Arten der Gattung *Cimicifuga*, von denen hinsichtlich der vorliegenden Problematik lediglich bekannt ist, dass sie kein Blütennektarium mehr besitzen [nach HIEPKO l. c. z. B. *C. racemosa* (L.) NUTT. und *C. cordifolia* PURSH], dürften entomogame Pollenblumen mit gleichzeitig in schwächerem oder stärkerem Masse verwirklichter Windbestäubung aufweisen, wobei sich der auch bei dieser Gattung schon einigermassen realisierte Pinselblumentyp (zahlreiche Staubblätter mit verhältnismässig langen Filamenten, die nach dem frühzeitigen Abfallen der Sepalen die kleinen, meist in der Zweizahl vorhandenen Petalen überragen) gleichermaßen bei Insekten (Pollen)- und Windblütigkeit bewährt. In phylogenetischer Hinsicht ist die Gattung *Cimicifuga* im Rahmen der aufgezeigten Reduktionserscheinungen ohne Zweifel auf dem Wege zur sekundären Anemogamie begriffen. *Actaea spicata* besitzt nektarlose Pollenblumen vom Pinselblumentyp. Auch bei dieser Art kann besonders auf Grund eines ähnlichen Pollenzusammenhaltes wie bei *Cimicifuga europaea* eine fakultative Anemogamie vorausgesetzt werden. Es liegt bisher keine verlässliche Angabe darüber vor, dass irgendeine *Actaea*-Art ein Blütennektarium besitzt. Auch die Gattung *Actaea* kann phylogenetisch als auf dem Wege zur sekundären Windblütigkeit begriffen angesehen werden. Am weitesten in dieser Hinsicht scheint die grosse Gattung *Thalictrum* fortgeschritten zu sein, aus der bisher allerdings nur wenige Arten bestäubungsökologisch untersucht wurden. Soweit bekannt, fehlen in ihr Arten mit einem auch rudimentären Blütennektarium. In welchem wechselnden Masse und gegenseitigen Verhältnis Insekten(Pollen)- und Windblütigkeit bei einzelnen *Thalictrum*-Arten realisiert sind, wäre experimentell zu prüfen. Auch bei der entomogamen Art *T. aquilegifolium* mit Pollenblumen schliessen Pollenverkittung sowie andere Blütenmerkmale eine zumindest fakultative Windblütigkeit nicht aus. Andererseits sind die sicherlich vorherrschend anemogamen Arten *T. foetidum* und *T. minus* noch fakultativ entomogam. Die statistische Auswertung von Pollen-Streubildern deutet darauf hin, dass sich *T. flavum*, *T. lucidum* und *T. simplex* in bezug auf Entomo- und Anemogamie gleichsam die Waage halten, wobei auch bei diesen bestäubungsökologisch anscheinend intermediären Arten, die dem Grade der Pollenverkittung nach *T. aquilegifolium* etwas näher zu stehen scheinen, neben der bereits bekannten Entomogamie auch noch die nur vorausgesetzte Anemogamie experimentell zu prüfen wäre.

Byla vypracována metoda na číselné vyhodnocování pylového rozptylu, která dovoluje rozlišovat citlivěji než doposud stmelení pylových zrněk. Jelikož stupeň tohoto stmelení je důležitým znakem pro posuzování větrosprašnosti, má popsaná metoda význam jak pro otázky opylovačí ekologie, tak pro fylogenetické problémy (např. sekundární anemogamie u Angiosperm).

S přihlédnutím i k jiným květním znakům a z hlediska větrosprašnosti byly touto metodou analyzovány *Cimicifuga europaea* SCHIPCZ., *Actaea spicata* L. a 6 druhů rodu *Thalictrum* L. (*T. aquilegifolium* L., *T. flavum* L., *T. lucidum* L., *T. simplex* L., *T. foetidum* L., *T. minus* L.); zejména u posledních 5 z uvedených druhů rodu *Thalictrum* se zjistilo jemné odstupňování ve stmelení pylu, což ukazuje na mezidruhové rozdíly při fylogenetickém přechodu k druhotné větrosprašnosti.

Literatur

- DAUMANN E. (1965): Insekten- und Windbestäubung bei *Alisma plantago-aquatica* L. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — Öst. bot. Z., Wien, 112 : 296—310.
- (1966): Pollenkitt, Bestäubungsart und Phylogenie (*Trillium* L., *Paris* L., *Potamogeton* L., *Alisma* L.). — Novit. bot. Inst. bot. Univ. Carol. prag. 1966 : 19—28.
- DAUMANN E. et SLAVÍKOVÁ Z. (1968): Zur Blütenmorphologie der tschechoslowakischen Clematis-Arten. — Preslia, Praha, 40 : 225—244.
- EAMES A. J. (1961): Morphology of the Angiosperms. — 518 p., New York, Toronto, London.
- ENGLER A. et MELCHIOR H. (1964): Syllabus der Pflanzenfamilien 2, ed. 12. — 666 p., Berlin.
- ERDTMAN G. (1952): Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — 539 p., Stockholm.
- FISCHER H. (1890): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. — 72 p., Breslau.
- HEGI G. (1912): Illustrierte Flora von Mittel-Europa 3. — 607 p., München.
- HIEPKO P. (1965): Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. — Bot. Jb., Stuttgart, 84 : 359—508.
- IVANOWA A. (1948): Zur Evolution der Nektarien bei aktinomorphen Ranunculaceen (russisch). — Abhandl. Akad. Wiss. armenisch. SSR, Jerewan, 9 : 213—217.
- (1953): Über die Nektarien der Ranunculaceen (russisch). — Ber. Akad. Wiss. armenisch. SSR, Jerewan, 6 : 55—63.
- KARTASCHOWA N. N. (1965): Bau und Funktion der Blütennektarien zweikeimblättriger Pflanzen (russisch). — 194 p., Tomsk.
- KNOLL F. (1936): Eine Streuvorrichtung zur Untersuchung der Pollenverkittung. — Öst. bot. Z., Wien, 85 : 161—182.
- KNUTH P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie 2/1. — 697 p., Leipzig.
- MEINKE H. (1927): Atlas und Bestimmungsschlüssel zur Pollenanalyse. — Bot. Arch., Königsberg, 19 : 380—449.
- POHL F. (1929): Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. — Beih. bot. Cbl., Dresden, sect. 1, 46 : 286—305.
- PRANTL K. (1887): Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. — Bot. Jb., Leipzig, 9 : 225—273.
- SCHÖFFEL K. (1932): Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. — Planta, Berlin, 17 : 315—371.
- WERTH E. (1956): Bau und Leben der Blumen. Die blütenbiologischen Bautypen in Entwicklung und Anpassung. — 204 p., Stuttgart.

Recensent: Z. Černohorský