

Zur Morphologie der Blüte von *Alisma plantago-aquatica* L.

Erich D a u m a n n

Botanisches Institut der Karls-Universität Praha

A b s t r a k t — Die ontogenetische Entwicklung des Diskusringes, der in fertigen Blüten anscheinend nur durch die verbreiterten Filamentbasen gebildet wird, zeigt, dass ihm zumindestens vorwiegend Blattecharakter, aber nicht nur Andrözeal-, sondern auch Kelchblattecharakter, zugesprochen werden kann. — An Hand eines entsprechend grossen Materials wurde die morphologische Variabilität der Blüte, insbesondere des Diskusringes, verfolgt. Die beobachteten Bildungsabweichungen deuten einerseits auf ein ursprünglich polymeres Andrözeum hin, andererseits bieten sie Anhaltspunkte für die morphologische Wertung von Diskusbildungen als Blattderivate.

Entgegen der bisher vorherrschenden Annahme stellt der Diskusring nicht das Blütennektarium dar, er bewährt sich ökologisch lediglich als „Safthalter“. Das Nektarium ist ausschliesslich ein Gynäzealnektarium, das als primitives Septalnektarium aufgefasst werden kann.

I. Einleitung und Problemstellung

Als ich vor Jahren im Grunde einer Blüte von *Alisma plantago-aquatica* L. zufällig ein Gebilde fand, das ein Staminodium zu sein schien, entschloss ich mich, die Variabilität aller Blüten Teile an Hand eines entsprechend reichlichen Materials zu studieren und dabei mein besonderes Augenmerk auf den Diskusring zu lenken, der, nach den fertigen Blüten zu schliessen, durch die verbreiterten und vereinigten Filamentbasen gebildet wird, um so möglichst weitere Anhaltspunkte zur Lösung der alten Streitfrage nach der morphologischen Wertigkeit der Diskusbildungen in Blüten zu finden. — Die ersten orientierenden Untersuchungen von etwa 50 Blüten liessen keinerlei nennenswerte Variabilität der Blütenteile erkennen, so dass sich die Durchforschung eines weit umfangreicheren Materials als notwendig erwies. — Um die morphologische Wertigkeit des Diskusringes, der oft auffallende Vorwölbungen auf die Kelchblätter hin zeigt, zu ergründen, war ausserdem das Studium der Blütenentwicklung am Vegetationskegel erforderlich. — Die histologische Beschaffenheit des Diskusringes, der bisher vorherrschend als Nektarium angesehen wurde, liess Zweifel aufkommen, dass der Nektar an diesen Stellen tatsächlich abgeschieden wird; daher studierte ich schliesslich auch eingehend Lage und Bau des Blütennektariums unserer Art.

Sämtliche Untersuchungen wurden während mehrerer Jahre an lebendem Material durchgeführt, das teils aus dem Botanischen Garten der Karls-Universität, teils aus dem Freiland stammte. Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Algologischen Forschungsinstitut in Treboň (Böhmen) in den Sommermonaten 1962 und 1963 bin ich der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften zu Dank verpflichtet.

II. Blüte und Bestäubung im allgemeinen

Hier sollen nur einige wenige morphologische und ökologische Tatsachen und Probleme kurz berücksichtigt werden, soweit diese zum Verständnis der beiden Hauptprobleme der vorliegenden Arbeit ergänzend beitragen können.

Der Blütenstand, der gewöhnlich als pyramidale, locker gebaute Rispe bezeichnet wird (GLÜCK et KIRCHNER 1908), besteht aus mehreren Quirlen von meist je drei Haupt- und 1—3 schwachen Nebenästen. Die Mächtigkeit der Blütenstände ist recht unterschiedlich, was auch aus der Zahl der in einem Blütenstand vorhandenen Blüten ersichtlich ist, die nach meinen Beobachtungen zwischen 36 und ungefähr 1000 schwankt. Die Zahl der in einem Blütenstand gleichzeitig geöffneten Blüten ist jedoch bedeutend geringer (3 bis etwa 60). Die sowohl im gesamten Blütenstand als auch an den einzelnen Ästen nur in groben Zügen akropetale Aufblühfolge deutet neben anderem auf einen komplizierten Bau des Blütenstandes hin (man vgl. diesbezüglich auch BUCHENAU 1903).

Die vorherrschend zwitterigen Blüten haben eine in Kelch und Krone differenzierte Blütenhülle und meist sechs Staubblätter, deren verbreiterte Filamentbasen zu einem Diskusring vereinigt erscheinen; die Antheren sind länglich, mindestens 1 mm lang (ROTHMALER 1963). Die zahlreichen, vorwiegend freien Pistille bilden in der Blütenmitte ein Köpfchen; ihre Zahl schwankt zwischen 12–27, am häufigsten sind nach meinen Beobachtungen 18–21, nach BUCHENAU (1857) 18 vorhanden. Die Angabe von KNUTH (1899), dass „sechs Narben in der Blütenmitte emporragen“, was die regelmässige Anwesenheit von nur sechs Pistillen bedeuten würde, dürfte auf einem Irrtum beruhen. Das aus den Pistillen bestehende Köpfchen bildet gewöhnlich eine annähernd dreieckige Gruppe, deren Ecken gegen die Kelchblätter gerichtet sind, was diagrammatisch, bzw. in Blütenabbildungen von BUCHENAU (1859), GLÜCK et KIRCHNER (1908), NOVÁK (1961) u. a. richtig wiedergegeben wurde; die Angabe von EICHLER (1875), sowie seine diagrammatische Darstellung, nach welcher die Ecken der Gynäzealgruppe gegen die Petalen gerichtet sind, ist unrichtig. — Eine gute Abbildung der Blüte unserer Art mit bereits geöffneten Antheren stammt von KIRCHNER (GLÜCK et KIRCHNER 1908), die Abbildung von MÜLLER (1873), die auch von KNUTH (1899) wiedergegeben wird, ist, besonders was das Andrözeum und Gynäzeum betrifft, weniger gut gelungen.

Die Blütedauer ist kurz, wobei sich jede Blüte nur einmal öffnet (GLÜCK et KIRCHNER 1908). Im Freiland (bei Treboň) erfolgte das Aufblühen vormittags zwischen 9–11 Uhr, nachmittags desselben Tages zwischen 17–19 Uhr rollten sich die Kronblätter bereits ein und wurden weich, auch die Staubblätter sind zu dieser Zeit bereits völlig verwelkt.

Die bisherigen Angaben, nach welchen die Blüten unserer Art homogam sind, kann ich bestätigen. Etwa 10–20 Minuten nach dem Aufblühen beginnen sich die Antheren zu öffnen und zur gleichen Zeit werden auch die Narben empfängnisfähig, was sich mit der Wasserstoff-superoxyd-Reaktion nach LOPRIORE (ZEISLER 1938, DAUMANN 1963) leicht nachweisen lässt.

In den ausgedehnten Beständen unserer Art bei Treboň waren die vorherrschenden Blütenbesucher (und wahrscheinlich auch Bestäuber) neben Syrphiden kleine, 1–3 mm lange Dipteren-Arten, die in den Blüten Nektar sammelten, vor allem *Siphonella oscinina* FALL., ferner Vertreter der *Scatopsidae*, *Lycoridae* und *Agromyzidae*.¹⁾

Es sei noch kurz bemerkt, dass der Pollen unserer Art auffallend wenig Kittstoffe besitzt. Die Angabe von OETKER (zit. bei GLÜCK et KIRCHNER 1908), dass dieser Pollen völlig frei von Kittstoffen sei, muss in diesem Sinne berichtigt werden. Hinsichtlich der Pollenbeschaffenheit stellt unsere Art anscheinend einen Grenzfall dar, bei dem Entomogamie und Anemogamie möglich sind.²⁾

III. Der Diskusring

1. Entwicklung und morphologische Wertung

Die Entwicklung der Blüte bis zu dem Zeitpunkte, wo die Staubblattanlagen bereits die Einteilung in Fächer andeutungsweise erkennen lassen (in Knospen von etwa 0,5 mm Durchmesser), hat BUCHENAU (1857) trefflich beschrieben und an Hand von Abbildungen erläutert. Ich kann seine Ausführungen vollauf bestätigen und verweise hinsichtlich Einzelheiten auf seine Arbeit. BUCHENAU studierte allerdings die Blütenentwicklung (insbesondere die der Staubblätter) eingehender nur bis zu dem oberwähnten Zeitpunkt, wo die Filamente noch nicht ausgebildet sind. Da aber für unsere Fragestellung die Entwicklung der verbreiterten und vereinigten Filamentbasen in Verbindung mit den Kelchblattanlagen besonders wichtig ist, richtete ich mein Augenmerk vornehmlich auf diesen späteren Entwicklungsabschnitt (mit Knospen

¹⁾ Für die Bestimmung der genannten Dipteren bin ich den Entomologen Doz. Dr. J. DOŠKOČIL CSc. und M. CHVÁLA (Lehrstuhl für systematische Zoologie der naturwissenschaftlichen Fakultät der Karls-Universität) zu Dank verpflichtet.

²⁾ Eine eingehende bestäubungsökologische Analyse unserer Art unter Berücksichtigung auch dieser Frage, sowie der Frage, ob Autogamie und Geitonogamie von Erfolg begleitet sind (nach KUGLER 1955 ist *Alisma plantago* autofertil), soll in einem anderen Zusammenhang Berücksichtigung finden.

von etwa 0,5 mm Durchmesser beginnend). In diesem Sinne stellen meine Untersuchungen eine Ergänzung der Ergebnisse von BUCHENAU dar.

Die Filamente, die verhältnismässig spät in der letzten Entwicklungsphase der Staubblattentwicklung vorherrschend durch Streckungswachstum entstehen, zeigen schon von den ersten Anfängen an eine allmähliche und ständige Verbreiterung ihrer Basisteile, die nach gegenseitiger Annäherung durch Em-

porwachsen der darunter befindlichen Gewebepartien gemeinsam gehoben werden; es kommt also hier zu einer kongenitalen Verwachsung im Sinne von GOEBEL (1913), wie sie z. B. bei der Entwicklung verwachsenblättriger Blumenkronen häufig ist. Aber nicht nur zwischen den einzelnen Staubblattanlagen, sondern auch zwischen diesen und den Kelchblattanlagen kommt es zu einer ähnlichen Verwachsung. Die Kelchblattanlagen, die allen anderen Blütenteilen in der Entwicklung vorausseilen, zeigen schon frühzeitig am Grunde der adaxialen Seite eine merkliche Verdickung, einen kleinen Gewebehöcker, der mit den beiden benachbarten Staubblattanlagen verwächst. Es ist bemerkenswert, dass es zu keiner Verwachsung der Filamentbasen mit den Kronblattanlagen kommt, deren Entwicklung verhältnismässig spät erfolgt.

Das Resultat der soeben beschriebenen Entwicklungsvorgänge ist ein mehr oder weniger einheitlicher Diskusring, der aus den verbreiterten Filament- und verdickten Kelchblattbasen durch kongenitale Verwachsung entsteht (Abb. 1).

Im Sinne der üblichen phylogenetischen Interpretation und damit morphologischen Wertung kongenitaler Verwachsungen (siehe GOEBEL 1913) kann demnach dem Diskusring in der Blüte unserer Art zumindestens vorwiegend *Blattcharakter*, und zwar *Andrözeal-* und *Kelchblatthecharakter*, zugesprochen werden.

2. Histologische Beschaffenheit

Der Diskus, dessen Entwicklung im vorhergehenden Kapitel behandelt wurde, zeigt in histologischer Hinsicht einen recht einheitlichen Bau. Die Epidermis besteht aus wenig vorgewölbten prismatischen Zellen, deren Aussenwände nur im Bereiche der Kelchblatthöcker stärker vorgewölbt sind und demnach etwas papillös erscheinen. Auf den verbreiterten Filamentbasen nehmen die Epidermiszellen eine längliche Gestalt an, die den Übergang zu den langgestreckten Oberhautzellen der oberen Filamentteile bilden. Die Dis-

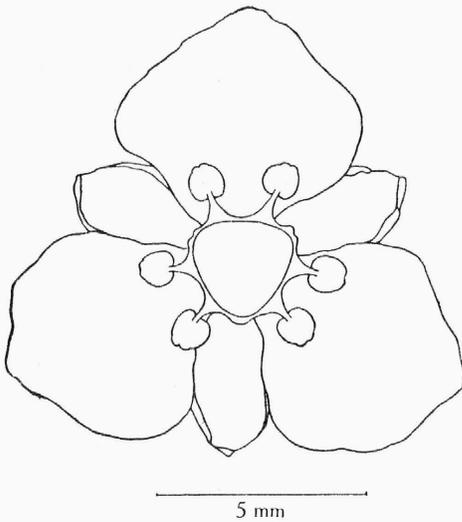


Abb. 1. — *Alisma plantago-aquatica* L. Blüte zu Anthesebeginn in Aufsicht. Der aus den verbreiterten Filamentbasen und höckerartigen Teilen des Kelchblattgrundes gebildete Diskusring ist ersichtlich. Die schräg aufwärts gerichteten Staubblätter mit den noch geschlossenen extrorsen Antheren erscheinen in der Abbildung verkürzt. Etwas schematisiert (die Lage des Gynäzeums ist nur im Umriss angedeutet).

kusoberfläche ist von einer mittelstarken Kutikula bedeckt. Spaltöffnungen fehlen so gut wie gänzlich. Unter der Epidermis befindet sich ein grosszelliges Parenchym mit grossen Interzellularen. Alle Zellwände bestehen aus Zellulose. Die Diskuszellen enthalten verhältnismässig wenig Inhaltsstoffe (Stärke, Zucker), die Parenchymzellen (besonders im Bereiche der Kelchblatthöcker) Chloroplasten. Ein Drüsengewebe ist an keiner Stelle des Diskusringes erkennbar.

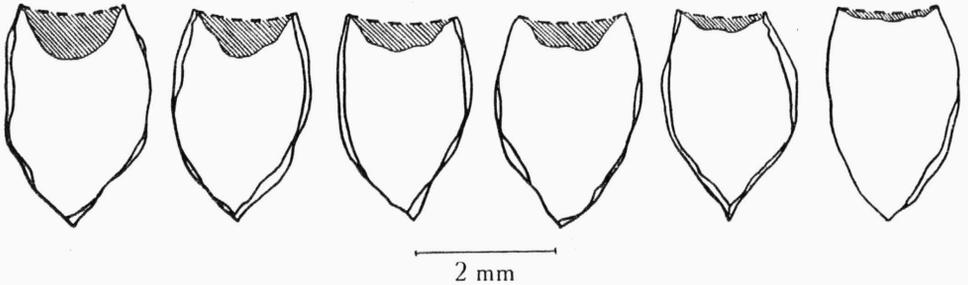


Abb. 2. — *Alisma plantago-aquatica* L. Kelchblätter aus verschiedenen Blüten in Aufsicht (ad-axiale Seite). Ausdehnung und Gestalt des Diskushöckers über dem Kelchblattgrund sind durch Schraffierung angedeutet.

Wenn wir von den Leitbündeln absehen, die aus dem Blütenboden kommend in die einzelnen Staubblätter (in manchen Blüten auch in Staminodien — siehe später!) führen, ist der Diskus frei von eigenen Gefässbündeln, zumal die der Kelchblätter in der Tiefe unter den Diskushöckern der Kelchblattbasen vorbeilaufen.

3. Variabilität

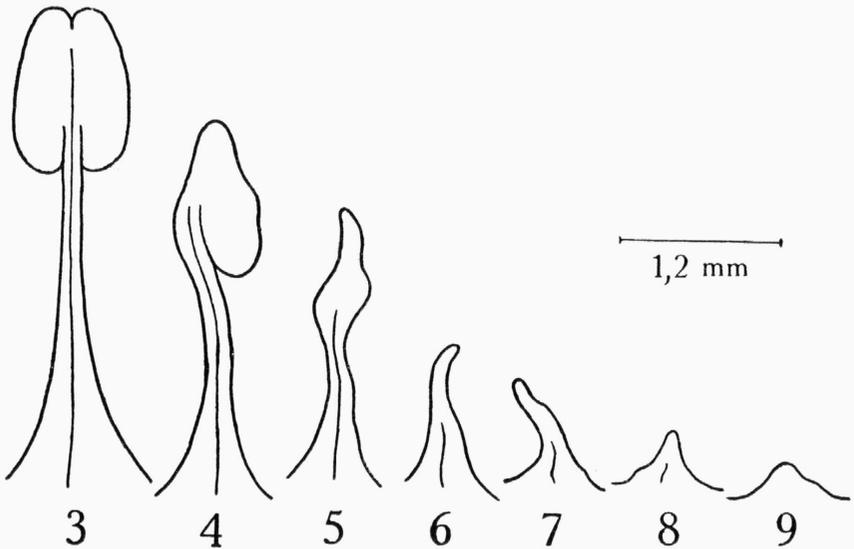
Der Diskushöcker auf den Kelchblattbasen zeigt in Bezug auf Ausdehnung und Gestalt eine beträchtliche Variabilität, die in den meisten Blüten erkennbar ist; in Abb. 2 sind sechs Fälle von verschiedener Ausdehnung und Gestalt zusammengestellt. Was die letztere betrifft, findet sich häufig eine rundliche oder verschiedentlich eingedellte Abgrenzung gegen die Kelchblattspreite hin, wobei verschiedene Ausdehnung und Gestalt oft in ein- und derselben Blüte vorkommen (Abb. 1, 10—12, 17—21).

Weniger häufig finden sich in manchen Blüten auf dem Diskusring Gebilde von verschiedentlicher Gestalt, die wohl als ungleich rückgebildete Staminodien angesehen werden können. Bei der Untersuchung von 3867 Blüten an 281 Pflanzen (während zweier Vegetationsperioden), die von zwei Standorten unserer Art in der Umgebung von Třeboň stammten, fand ich derartige Bildungsabweichungen insgesamt nur in 86 Blüten, was einer Variabilität von etwas über 2% entspricht.¹⁾

In Abb. 4—9 sind solche verschieden stark rückgebildete Staminodien neben einem fertilen Staubblatt (Abb. 3) wiedergegeben. In manchen Fällen (z. B.

¹⁾ Es sei bemerkt, dass alle untersuchten Pflanzen dem Aussehen nach gesund und voll entwickelt waren; ich konnte an ihnen keinerlei Anzeichen von Befall durch Viren, Pilze oder tierische Schädlinge erkennen.

Abb. 4, die staubblattähnlichen Staminodien in den Abb. 10, 12—15, 20) zeigen diese im Gipfelteil noch mehr oder weniger Andeutungen der Antherenregion (Antherenrudimente), manchmal auch mit sporogenem Gewebe, bezw. unvollkommen ausgebildeten Pollenkörnern. Das fertile Staubblatt weist ein zentrales Leitbündel auf, das fast bis zum oberen Konnektivende reicht (Abb. 3). Auch in den Staminodien finden wir dieses Gefässbündel, allerdings verschieden



Alisma plantago-aquatica L. Abb. 3. — Staubblatt zu Anthesebeginn in Seitenansicht (vom Blüteninnern aus gesehen). Abb. 4—9. — Verschiedene Staminodienformen aus Blüten — in Seitenansicht. In den Abbildungen 3—8 ist der Verlauf des Gefässbündels eingezeichnet.

stark reduziert (Abb. 4—8); nur die niedrigen Höckerformen sind in der Regel bereits ohne Leitbündelversorgung (Abb. 9).

In den in 86 Blüten beobachteten Bildungsabweichungen lassen sich ohne scharfe Grenze mehrere Gruppen unterscheiden. Manchmal kommt es zur Vermehrung der Andrözealglieder (durch Staminodien, selten durch fertile Staubblätter) nur über den Kronblättern (Abb. 10—12), wieder in anderen Fällen nur über den Kelchblättern (Abb. 13, 14). In Abb. 15 ist der seltene Fall (nur zweimal beobachtet) wiedergegeben, wo sowohl über den Kron-, als auch über den Kelchblättern diese Vermehrung erkenntlich ist. Abb. 14 zeigt einen Diskusring mit 7 fertilen Staubblättern (ebenfalls nur zweimal beobachtet). Verhältnismässig seltener als die Vermehrung zeigt sich eine Verminderung der Andrözealglieder (Abb. 16—19), die in seltenen Fällen (nur fünfmal beobachtet) zur Ausbildung rein weiblicher Blüten führt (Abb. 20, 21).

Was das Vorkommen der beschriebenen Bildungsabweichungen in den einzelnen Blütenständen anbelangt, hat es den Anschein, dass Blüten mit Vermehrung der Andrözealglieder vorherrschend in den unteren, mit Verminderung in den obersten Quirlen auftreten (also eine umgekehrte Erscheinung wie z. B. im Blütenstand von *Sagittaria sagittifolia* L., DAUMANN 1931a).

Die Häufigkeit der im wesentlichen den Abbildungen 10—21 entsprechenden Bildungsabweichungen war folgende (Abbildung: Anzahl der mit einer derartigen Bildungsabweichung beobachteten Blüten): 10 : 17, 11 : 13, 12 : 12, 13 : 15, 14 : 2, 15 : 2, 16 : 6, 17 : 5, 18 : 7, 19 : 2, 20 : 3, 21 : 2.¹⁾

4. Auswertung der Ergebnisse insbesondere für allgemeine Fragen der Diskusphylogenie

Zunächst sei auch hier darauf hingewiesen, dass die morphologische und phylogenetische Auswertbarkeit der beschriebenen Bildungsabweichungen eine bedingte ist, da diese keineswegs i m m e r eine durch irgendwelche Ursachen hervorgerufene Rückkehr zu Charakteren der Vorfahren darstellen müssen.²⁾ Dass eine derartige Auswertung dennoch berechtigt ist, hat in neuester Zeit z. B. LEINFELLNER (1962) klar und überzeugend formuliert.

Die sechs Staubblätter unserer Art stehen paarweise vor den Kronblättern und sind nach BUCHENAU (1889) wahrscheinlich durch Spaltung (Dedoublement) aus drei vor den Kelchblättern stehenden Staubblattanlagen entstanden. Unvollkommene Spaltungen von Staubblättern als Bildungsabweichungen (Doppelstamina mit gegabeltem Filament) werden von FERMOND (zit. bei PENZIG 1922) angeführt. Die von mir beobachteten Staminodienformen können als atavistische Andeutung eines in phylogenetischer Vergangenheit polymeren Andrözeums aufgefasst werden, wobei bemerkenswert ist, dass die einzelnen Staminodien, bezw. überzähligen fertilen Staubblätter nicht immer in gleicher Höhe auf dem Diskusring inseriert sind, was auf die einstige Anwesenheit mehrerer Staubblattkreise hindeuten könnte (diese mehr oder weniger ungleiche Insertion ist in den etwas schematisierten Abbildungen 10—21 nicht erkennbar).

Die in den obersten Quirlen mancher Blütenstände festgestellten Bildungsabweichungen, welche eine fortschreitende Reduktion des Andrözeums erkennen lassen, zeigen sich in seltenen Fällen als rein weibliche Blüten, eine Erscheinung, die möglicherweise in die phylogenetische Zukunft weist (Entwicklung eingeschlechtlicher Blüten). Der nur zweimal beobachtete Fall entsprechend Abb. 21 erscheint mir für die allgemeine Frage nach der Entstehung von Diskusbildungen in Blüten und damit für deren morphologische Wertung von

¹⁾ Ausser der Variabilität des Diskusringes verfolgte ich auch die anderer Blütenteile. Auf die Schwankungen in der Zahl der Fruchtknoten wurde schon im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit hingewiesen. Rudimentäre Fruchtknoten (Pistillodien) oder andere Bildungsabweichungen des Gynäzeums fand ich in keiner der untersuchten Blüten. In acht Blüten, die aus niederen und höheren Quirlen verschiedener Blütenstände stammten, waren an Stelle mancher Kelch- oder Kronblätter intermediäre Gebilde vorhanden, bei denen ungefähr der Länge nach die eine Hälfte mehr Form und Färbung des Kelches, die andere die der Krone zeigte. Spaltungen von Staubblättern, wobei das eine Spaltungsstück petaloid ausgebildet war, wie dies HEINRICHER (zit. bei PENZIG 1922) in Blüten von *Alisma parnassifolium* BASSI [nach BUCHENAU 1903 = *Caldesia parnassifolia* (BASSI) PARL.] beobachtet hat, wie überhaupt intermediäre Gebilde zwischen Staub- und Kronblättern fand ich in keiner der untersuchten Blüten.

²⁾ Vgl. diesbezüglich DAUMANN 1931a, JÄGER 1961 und die daselbst zit. Literatur. — Die heute in reicher Fülle beschriebenen „teratologischen“ Fälle stellen zum Grossteil zufällig beobachtete und meist auffallende Einzelabweichungen dar, deren morphologische und phylogenetische Wertung oft mit Recht Bedenken erregt. Neben der experimentellen Prüfung von Bildungsabweichungen, auf deren Bedeutung schon NOVÁK (1923) hinweist, dürfte die systematische Durchforschung eines entsprechend grossen Materials, die erst die Variabilität auch bei weniger plastischen Arten in grösserer Breite und in den weniger auffallenden Einzelheiten erfassen lässt, in dieser Hinsicht verlässlichere Resultate liefern.

besonderer Bedeutung. Bekanntlich sind diesbezüglich die Ansichten geteilt (man vgl. auch die betreffenden Literaturangaben bei DAUMANN 1931a); hier sei nur kurz hervorgehoben, dass besonders HALLIER (zit. bei DAUMANN 1931a) mit Nachdruck die Ansicht vertrat, dass der Diskus der meisten, wenn nicht aller Blüten Blattcharakter besitzt, und zwar derart, dass bei fortschreitender Rückbildung von Blütenblättern (insbesondere von Staubblättern) deren Reste

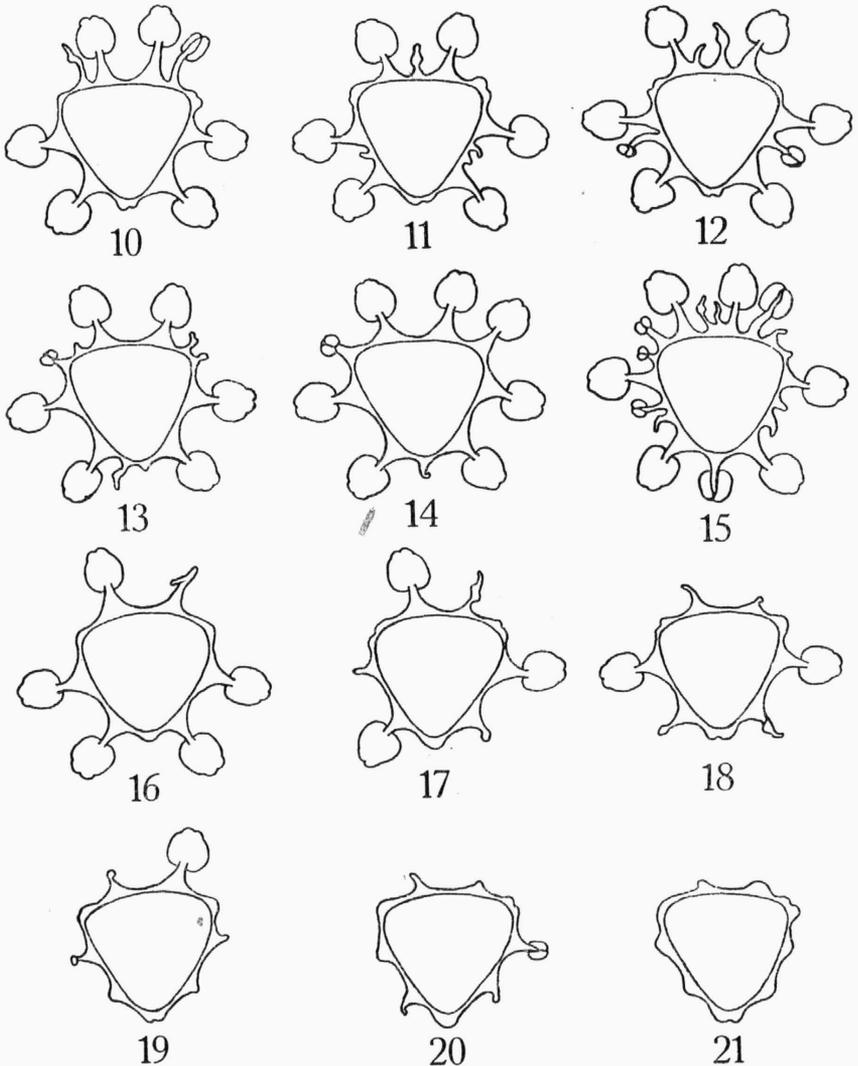


Abb. 10–21. — *Alisma plantago-aquatica* L. Ungewöhnliche Diskusformen aus verschiedenen Blüten in Aufsicht. Darstellungsweise wie in Abb. 1. Um die Grössenverhältnisse der fertilen Staubblätter und der Staminodien zu zeigen, sind jene in allen Fällen mit noch geschlossenen Antheren eingezeichnet, auch wenn diese in den beobachteten Blüten bereits verschiedentlich geöffnet waren. Fertile Staubblätter und Staminodien sind lediglich durch Umrisslinien angedeutet, so dass ihre manchmal ungleich hohe Insertion auf dem Diskusring nicht erkennbar ist.

im Blütengrunde erhalten blieben und zu mannigfach geformten Gebilden verschmolzen. Eine wertvolle Stütze dieser Ansicht sind Ergebnisse von WERTH (1941), der den Staubblattcharakter des Diskusringes in den Blüten einiger *Paeonia*-Arten (ebenfalls unter Berücksichtigung von Bildungsabweichungen) ausser Zweifel stellte. Durch vergleichende Untersuchung eines grösseren Blütenmaterials von *Hydrocharis morsus-ranae* L. und *Sagittaria sagittifolia* L. konnte ich schon früher (DAUMANN 1931a) Bildungsabweichungen des Andrözeums und Gynäzeums nachweisen, die mehr oder minder einem einheitlichen Diskus glichen; die dabei festgestellten Verhältnisse ergaben allgemein verwertbare Gesichtspunkte für die morphologische Deutung der Diskusbildungen in Blüten als verschmolzene Blattrudimente. An diese Ergebnisse schliessen die der vorliegenden Arbeit thematisch an. Wenn wir uns z. B. vorstellen, dass in phylogenetischer Zukunft ein Diskus von der Ausbildung etwa entsprechend Abb. 21 in weiblichen Blüten unserer Art stabilisiert wäre und Übergangsformen (entsprechend Abb. 16—20) fehlten, könnten wir weder aus der Gestalt dieses Diskus noch aus seiner histologischen Beschaffenheit Anhaltspunkte dafür gewinnen, dass in ihm Blattelemente verschmolzen zu denken sind. Eben in dieser Lage befinden wir uns heute bei der Beurteilung der meisten rezenten Diskusbildungen! Wie schon erwähnt, zeigen die anscheinend am weitesten rückgebildeten Staminodien unserer Art (Höckerformen entsprechend Abb. 9) keine Gefässbündelröste mehr. Die beiden beobachteten, Abb. 21 entsprechenden Diskusformen waren in ihrer gesamten Ausdehnung frei von Leitbündelresten und auch sonst in histologischer Hinsicht einheitlich. Dieser Fall, der ein weiteres Beispiel dafür darstellt, dass die „anatomische Methode“ (GOEBEL zit. bei DAUMANN 1931a) in der vergleichenden Morphologie oft versagt, sobald es sich nur um stark abgeleitete Gebilde handelt, kann in dem Sinne als Stütze dienen, dass das Fehlen von Leitbündeln in vielen rezenten Diskusbildungen keineswegs als Argument gegen ihren Blattecharakter gelten kann. Das Ergebnis der morphologischen Analyse insbesondere derjenigen Bildungsabweichungen in den Blüten unserer Art mit mehr oder minder ausgeprägter Reduktion des Andrözeums kann unter dem einleitend angedeuteten Vorbehalt als weitere Stütze dafür gewertet werden, dass auch jenen mannigfach gestalteten Diskusbildungen im Blütengrunde der verschiedensten Pflanzenarten, bei denen bisher weder aufschlussreiche Bildungsabweichungen noch andere Anhaltspunkte für eine morphologische Wertung bekannt sind, zumindestens vorwiegend Blattecharakter zukommt.

IV. Das Nektarium

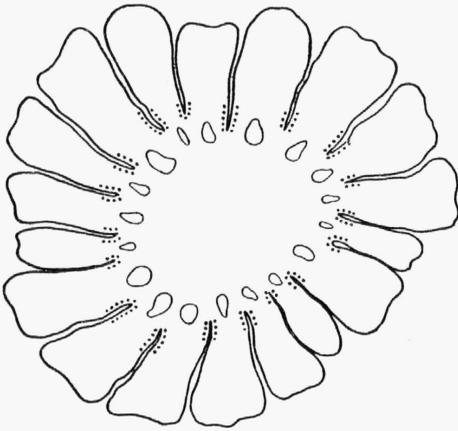
1. Bisherige Ansichten über seine Lage

Soweit mir bekannt, stammt die erste Angabe über das Blütennektarium unserer Art von MÜLLER (1873), der diesbezüglich schreibt: „... der Honig wird in 12 Tröpfchen von der Innenseite eines fleischigen Ringes abgesondert, der durch Verwachsung der verbreiterten untersten Enden der sechs Staubfäden gebildet wird, so dass auf der Innenseite der Basis jedes Staubfadens und in der Mitte zwischen je zwei benachbarten Staubfäden ein Honigtröpfchen sitzt...“. Diese Angabe wurde von den meisten Autoren bis in die neueste Zeit anscheinend ohne weitere Nachprüfung übernommen (KNUTH 1899, GLÜCK et KIRCHNER 1908, WERTH 1922, 1941, 1956, KUGLER 1955), bei NEUMAYER (1924) finden wir die etwas unklare Bemerkung, „dass sich die Nektarien... an der Basis der Aussenseiten der freien Seitenwände der Karpiden befinden“, bei BROWN (1938) und EAMES (1961) hingegen den klaren Hinweis auf den richtigen Sachverhalt („Between the bases of adjacent carpels, nectar is secreted from simple, unspecialized areas of

the carpel walls“). Nach BUCHENAU (1903) sondern bei den *Alismataceae* die zarten Kronblätter „Safttröpfchen“ aus; diese Angabe beruht anscheinend auf der bekannten Tatsache, dass in Blüten mit sehr kurz andauernder Anthese der Zellsaft oft aus dem Gewebe der welkenden Kronblätter austritt und deren Oberfläche mit einer dünnen Flüssigkeitsschicht bedeckt („mat-sche“ Blumenblätter, DAUMAN 1931b, 1941).

2. Septalnektarium

Die genaue Untersuchung der Blüte unserer Art ergab, dass der Nektar keinesfalls, wie bisher vorherrschend angenommen, vom Diskusring, sondern



0,7 mm

Abb. 22. — *Alisma plantago-aquatica* L. Querschnitt durch den basalen Teil des Gynäzeums, wo die einzelnen Fruchtknoten (in unserem Falle 18) bereits zum Teil untereinander und mit dem Blütenboden vereinigt erscheinen. Lage und Ausdehnung des Septalnektariums sind durch Punktierung, die der Gefässbündel durch schwächere Umgrenzung angedeutet.

lediglich von begrenzten Stellen der Fruchtknotenoberfläche abgesondert wird. Die enge nebeneinander stehenden Fruchtknoten sind in ihren Basisteilen untereinander teilweise verbunden, so dass zwischen ihnen sehr kurze, am inneren Ende geschlossene Spalten entstehen. In dem inneren und untersten Abschnitt dieser Spalten, und zwar deutlich noch auf der Fruchtknotenwand, befindet sich das Blütennektarium unserer Art (Abb. 22), es stellt also ein Septalnektarium dar, falls wir diesen Begriff auch auf vorwiegend apokarpe Gynäzeen erweitern, was für eine phylogenetische Betrachtungsweise sicherlich von Vorteil ist („The carpels of *Alisma* perhaps show the origin of septal nectaries“ EAMES 1961). Nach der üblichen Bezeichnungsweise haben wir in unserem Falle ein äusseres Septalnektarium (in einer nur an einer Kante geschlossenen Spalte), das in seinem untersten Endteil zu einem inneren Septalnektarium wird, da hier auch die distalen Flanken der benachbarten Fruchtknotenbasen vereinigt erscheinen und nur einen engen, allseits geschlossenen inneren Spalt im Nektariumbereich frei lassen.

In histologischer Hinsicht weist das Septalnektarium unserer Art eine bei Blütennektarien verhältnismässig seltene Bauart auf. An Querschnitten findet man beiderseits des Spaltenendes 3–12 Epidermiszellen, die sich durch lichtbraune Färbung, besonderen Reichtum an Zuckerarten (während der Sekretion) und vor allem durch die Fähigkeit, Nektar abzuscheiden, von der angrenzenden Epidermis unterscheiden (Abb. 23). Vor Sekretionsbeginn ist in diesen Zellen reichlich Stärke nachweisbar, die während der Sekretion abnimmt, wobei der Zuckerreichtum zunimmt. Nach beendeter Sekretion sind hier nur Spuren von Zucker erkennbar. Bei der Prüfung des Zuckergehaltes von Schnitten verwendete ich mit Vorteil die FLÜCKIGERSche Methode in der von mir angegebenen Modifikation sowie die SENFTSche Lösung (DAUMANN 1930a). Spaltöffnungen konnte ich in der Nektariumepidermis nicht auffinden. Die

unmittelbar unter ihr befindlichen Parenchymlagen unterscheiden sich in Bezug auf Bauart (verhältnismässig grosse Interzellularen), Inhaltsstoffe (mittelviel Stärke und Zucker) und den Besitz von Chloroplasten nicht wesentlich vom benachbarten Grundparenchym der Fruchtknotenwand. Die Zellen des Nektariums (das hier nur durch zwei Epidermislagen gebildet wird) sind meist etwas kleiner als die der angrenzenden Epidermis. Die Angabe von BROWN (1938) über die Zellbeschaffenheit an diesen Stellen („... large, rather clear, bulging cells . . .“) kann ich nicht bestätigen. Die Nektariumkutikula ist etwas dünner (allerdings ohne scharfe Grenze) als die der Umgebung, in Bezug auf die üblichen Farbreaktionen (Sudan III, Chlorzinkjod) verhält sie sich so wie die auf der angrenzenden Fruchtknotenoberfläche. Auch in konzentrierter Schwefelsäure löst sich die Kutikula der Nektariumoberfläche nicht. Nach Einwirkung von JAVELLEScher Lauge (4–6 Tage) wird sie hingegen schon von verdünnter Schwefelsäure vollständig gelöst, während die der übrigen Fruchtknotenoberfläche auch dann unverändert bleibt, eine Erscheinung, die auf Permeabilitätsunterschiede hindeutet. Dasselbe Ergebnis erhielten HABERLANDT (zit. bei DAUMANN 1930a) an den Blatthydathoden von *Bignonia brasiliensis* LAM. und ich am Blütennektarium von *Erythronium dens-canis* L. (DAUMANN 1930a). Durch Eindringenlassen von wässrigen Farbstofflösungen (Methylenblau, Safranin: 0,001%) nach der bereits früher angewandten Methode (DAUMANN 1930a) liess sich ähnlich wie bei *Erythronium dens-canis* L. und *Angraecum sesquipedale*

THOU. (DAUMANN 1930a) die grössere Permeabilität der Nektariumkutikula von *Alisma plantago-aquatica* L. (im Vergleich mit der auf der angrenzenden Fruchtknotenoberfläche) direkt nachweisen. — In nächster Nähe der Septalnektarien führen mächtige Gefässbündel vorbei (Abb. 22), die jedoch keinerlei Abzweigungen zu ihnen entsenden.

Die Nektarsekretion erfolgt als Flüssigkeitsdurchtritt durch die Epidermisaussenwände und durch die Kutikula, die dabei manchmal in geringem Umfange abgehoben, aber, soweit ich beobachten konnte, nicht zerrissen wird, eine Erscheinung, die möglicherweise so wie in anderen Fällen mit der jeweiligen Sekretionsintensität zusammenhängt (RADTKE 1926, DAUMANN 1935). In methodischer Hinsicht sei bemerkt, dass die direkte Beobachtung des Sekretionsvorganges entweder an dicken Querschnitten durch die Fruchtknotenbasen unter Paraffinöl, oder an dicken Oberflächenschnitten der Fruchtknotenwand (welche nur eine Hälfte eines Septalnektariums erfassen) in Luft nach der an anderer Stelle bereits geschilderten Methode (DAUMANN 1931b) möglich ist.

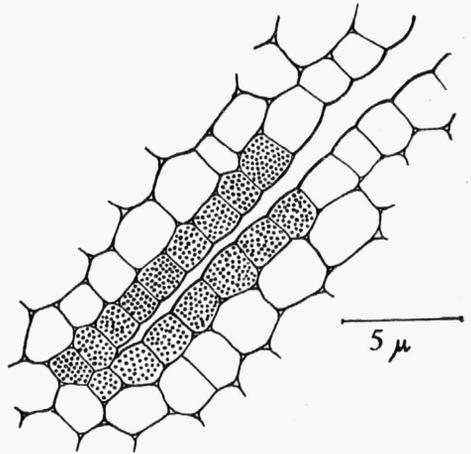


Abb. 23. — *Alisma plantago-aquatica* L. Histologische Beschaffenheit des Septalnektariums im Querschnitt (entsprechend Abb. 22). Die Ausdehnung des Drüsenepithels ist durch Punktierung angedeutet.

Die Prüfung des Nektars auf Inhaltsstoffe erfolgte mit Hilfe der SENFTSchen und FEHLINGSchen Lösungen in Kapillaren in der schon früher beschriebenen Weise (DAUMANN 1930a); dabei ergab sich die Anwesenheit von Mono- und Disacchariden (Fruktose, Glukose, Saccharose) im Nektar unserer Art.

Sekretionsdauer und -intensität. Die Nektarabscheidung setzt bereits in Blütenknospen etwa eine halbe Stunde vor Anthesebeginn ein und hört etwa eine Stunde vor dem Ende des kurzen Blühvorganges auf. Sie ist am stärksten zu Anthesebeginn und annähernd in den ersten zwei Stunden nach dem Öffnen der Blüten.¹⁾ Der Lage des Septalnektariums entsprechend zeigen sich die Nektartröpfchen zu Sekretionsbeginn vorwiegend am unteren und äusseren Rande der Fruchtknoten, und zwar stets aus den zwischen ihnen gebildeten engen Spalten hervorquellend. Bei gesteigerter Sekretionsintensität treten die Tröpfchen vereinzelt auch höher, manchmal sogar im Gipfelteil des aus den Fruchtknoten gebildeten Köpfchens aus diesen Spalten hervor. Soweit benachbarte Nektartröpfchen nach dem Hervortreten aus den Spalten nicht zusammenfliessen, was öfters der Fall ist, entspricht ihre Zahl der wechselnden Anzahl der Spalten zwischen den Fruchtknoten, sie ist demnach keineswegs immer zwölf, wie dies MÜLLER (1873) anführt, dessen Angabe über die regelmässige Verteilung der Tröpfchen somit ebenfalls berichtigt werden muss. Die am unteren Rande der Fruchtknoten hervorquellenden Nektartröpfchen haften teils an den Fruchtknoten, teils, und zwar vorwiegend, an der gegen die Blütenmitte gerichteten Abschrägung des Diskusringes (unter Einbeziehung der Filamentbasen). Der Diskus in der Blüte unserer Art bewährt sich demnach ökologisch als „Safthalter“. Der Irrtum der genannten Autoren, die nach der Lage der Tröpfchen auf eine Abscheidung an den betreffenden Stellen des Diskusringes schlossen, ist somit begreiflich. Während der kurzen Zeitspanne, in der die Nektarsekretion anhält, erneuern sich die Nektartröpfchen regelmässig, falls sie mittels Kapillaren oder Filterpapierspitzen abgesaugt werden, und zwar stets aus den Spalten zwischen den Fruchtknoten kommend. Vom Diskus abgesaugte Nektartröpfchen erneuern sich niemals durch direkte Sekretion von der Diskusoberfläche aus, was mit der bereits beschriebenen histologischen Beschaffenheit des Diskusringes im Einklang steht (Versuche in feuchter Kammer, Methode nach DAUMANN 1931b). Vereinzelt findet man in eben sich öffnenden Blüten Flüssigkeitströpfchen auch an den Aussenrändern des Diskus, manchmal sogar an den oberen schmalen Filamentteilen (immer an der adaxialen Seite) oder auf der adaxialen Kronblattfläche. Die Prüfung dieser Tröpfchen auf Inhaltsstoffe ergab stets einen annähernd gleichen Zuckergehalt wie beim Nektar. Nach ihrem Absaugen mit Filterpapierspitzen oder Haarkapillaren erneuern sie sich niemals an den betreffenden Stellen (Versuche in feuchter Kammer, Methode nach DAUMANN 1931b). Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass diese Nektar-

¹⁾ Nach noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen hat es den Anschein, dass bei *Alisma plantago-aquatica* L. die Intensität der Nektarsekretion im Blütenstand akropetal abnimmt, eine Erscheinung, die nicht vereinzelt dasteht. So hat z. B. ANDREJEFF (zit. bei POHL 1937) festgestellt, dass bei *Aesculus hippocastanum* L. die Grösse der Blütennektarien im Blütenstand akropetal abnimmt. Bei *Digitalis lanata* EHRE. (meine noch nicht veröffentlichten Untersuchungen) konnte mit verfeinerten Methoden eine akropetale Abnahme der Sekretionsintensität im Blütenstande bei annähernd gleichbleibender Grösse der Nektarien festgestellt werden.

tröpfchen bei der schon in Blütenknospen einsetzenden Nektarsekretion durch direkten Kontakt der betreffenden Blütenteile mit dem aus den Spalten hervortretenden Nektar (durch Abklatsch) an so ungewöhnliche Stellen der Blüte gelangen.

Die eingehende Untersuchung der Blüten von *Alisma plantago-aquatica* L. zeigt wiederum mit aller Deutlichkeit, dass nicht jeder Diskus Nektar abgeben muss. Es besteht die Möglichkeit, dass Diskusbildungen im Laufe der Phylogenie einerseits die Fähigkeit zur Nektarsekretion verloren haben, andererseits nie eine Flüssigkeitsabscheidung aufwiesen (DAUMANN 1941). Auch das Vorhandensein von zuckerhaltigen Tröpfchen, d. h. Nektartröpfchen, auf einer Diskusoberfläche, bezw. auf anderen Blütenteilen ist noch keineswegs ein Beweis dafür, dass an diesen Stellen Nektar tatsächlich abgeschieden wird. Diesbezüglich kann nur der direkte Nachweis einer Sekretion entscheiden. Schliesslich sei noch auf eine weitere Erscheinung hingewiesen, die zu Irrtümern führen kann, nämlich dass sich manchmal in Blütenknospen knapp vor Anthesebeginn sowie in Blüten zu Anthesebeginn an verschiedenen Stellen Tröpfchen anscheinend kondensierten Atemwassers vorfinden, die so gut wie frei von Inhaltsstoffen sind (Prüfung!) und demnach bald nach dem Aufblühen, bezw. dem künstlichen Öffnen der Knospen, schwinden (so z. B. bei *Magnolia*, *Parnassia*, DAUMANN 1930b, 1932).

3. Phylogenetische Bedeutung

WERTH (1922, 1941, 1956) schreibt dem angeblichen „ringförmigen Staminalnektarium“ von *Alisma* eine grosse phylogenetische Bedeutung zu. Er stellt dem bei den Dikotyledonen weit verbreiteten Ringnektarium das Septalnektarium der Monokotyledonen gegenüber und hebt in diesem Zusammenhang *Alisma* als einzige Ausnahme unter den Monokotyledonen hervor, die auf das andrözeale Ringnektarium von *Paeonia* und primitiver Rosaceen hinweist. Diese Schlussfolgerungen, die letzten Endes auf der irrigen Annahme von MÜLLER (1873) beruhen, müssen auf Grund der Feststellung eines ausschliesslich gynäzealen Nektariums bei *Alisma* als überholt betrachtet werden. Das Blütennektarium unserer Art, das wir als primitives Septalnektarium auffassen können, ist jedoch in phylogenetischer Hinsicht nicht weniger interessant als das bisher angenommene Ringnektarium. Schon BÖHMKE (1917) wendet sich mit Recht gegen die Behauptung älterer Autoren, dass die *Helobiae* überhaupt keine Septalnektarien besässen, und beschreibt Lage und Bau des Blütennektariums von *Butomus umbellatus* L., das seiner Lage nach dem von *Alisma plantago-aquatica* L. sehr ähnelt. Ein derartiges auf die Spalten zwischen den nur im Basisteil mehr oder weniger vereinigten Fruchtknoten beschränktes Gynäzealnektarium ist bei den *Helobiae* (allerdings neben anderen Nektarienformen) anscheinend nicht selten; ich fand es bei *Hydrocleis* L. C. RICH. und *Elisma* BUCHENAU (noch unveröffentlichte Untersuchungen). Diese Nektariumform trägt einerseits zum Verständnis des phylogenetischen Werdeganges bei, der wahrscheinlich zur Ausbildung von Septalnektarien in synkarpen Fruchtknoten führte (BROWN 1938, EAMES 1961), andererseits kann sie in Verbindung mit Nektarienformen bei manchen Dikotyledonen (z. B. *Calltha*) auch als Stütze für die Annahme engerer verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen gewissen systematischen Einheiten in Verbindung mit der Frage

nach der systematischen Stellung der Monokotyledonen dienen (Delfino zit. bei FELDHOFFEN 1933, PORSCH 1913).¹⁾

Literatur

- BÖHMCKER H. (1917): Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 33 : 169—247.
- BROWN W. H. (1938): The Bearing of Nectaries In the Phylogeny of Flowering Plants. — Proc. Am. Phil. Soc. 79 : 549—595.
- BUCHENAU F. (1857): Ueber die Blütenentwicklung von *Alisma* und *Butomus*. — Flora 15 : 241—254.
- (1889): *Alismaceae*. — in: ENGLER A. et PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien 2/1 : 227—232.
- (1903): *Alismaceae*. — in: ENGLER A., Pflanzenreich 4/15 : 66 p.
- DAUMANN E. (1930a): Das Blütennektarium von *Nepenthes*. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien I. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 47 : 1—14.
- (1930b): Das Blütennektarium von *Magnolia* und die Futterkörper in der Blüte von *Calycanthus*. — Planta 11 : 108—116.
- (1931a): Zur Phylogenie der Diskusbildungen. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien II (*Hydrocharis*, *Sagittaria*, *Sagina*). — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 48 : 183—208.
- (1931b): Zur Morphologie und Ökologie der Blüte von *Stratiotes aloides* L. — Planta 14 : 766 bis 776.
- (1932): Über die „Scheinnektarien“ von *Parnassia palustris* und anderer Blütenarten. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — Jahrb. wiss. Bot. 77 : 104—149.
- (1935): Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris*. — Beih. bot. Cbl., sect. A, 53 : 525—625.
- (1941): Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. — Beih. bot. Cbl., sect. A, 61 : 11—82.
- (1963): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*. — Preslia 35 : 23—30.
- EAMES A. J. (1961): Morphology of the Angiosperms. — 518 p., New York, Toronto, London.
- EICHLER A. W. (1875): Blüthendiagramme I. — 575 p., Leipzig.
- FELDHOFFEN E. (1933): Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotylen. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 50 : 459—634.
- GLÜCK H. et KIRCHNER O. (1908): *Alismaceae*. — in: KIRCHNER O., LOEW E. et SCHRÖTER C., Lebensgeschichte d. Blütenpflanzen Mitteleuropas 1/1 : 584—648.
- GOEBEL K. (1913): Organographie der Pflanzen I (Allgemeine Organographie). Ed. 2. — 513 p., Jena.
- JÄGER I. (1961): Vergleichend-morphologische Untersuchungen des Gefäßbündelsystems pel-tater Nektar- und Kronblätter sowie verbildeter Staubblätter. — Oest. bot. Z. 108 : 433—504.
- KNUTH P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie 2/2. — 705 p., Leipzig.
- KUGLER H. (1955): Einführung in die Blütenökologie. — 278 p., Stuttgart.
- LEINFELLNER W. (1962): Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata* II. Der Ersatz von Perigonblättern durch Staubblätter. — Oest. bot. Z. 109 : 113—124.
- MÜLLER H. (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. — 478 p., Leipzig.
- NEUMAYER H. (1924): Die Geschichte der Blüte. Versuch einer zusammenfassenden Beantwortung der Frage nach der Vergangenheit der generativen Region bei den Antophyten. — Abh. zool.-bot. Ges. Wien 14 : 1—110.
- NOVÁK F. A. (1923): Morfologická a teratologická studie na hluchavce bílé (*Lamium album* L.). — Rozpravy České akad. věd um., cl. 2, 32 : 1—30.
- (1961): Vyšší rostliny (*Tracheophyta*). — 941 p., Praha.
- PENZIG O. (1922): Pflanzen-Teratologie 3. Ed. 2. — 624 p., Berlin.
- POHL F. (1937): Die Pollenerzeugung der Windblütler. — Beih. bot. Cbl., sect. A, 56 : 365—470.
- PORSCH O. (1913): Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. — Ber. dtsh. bot. Ges. 31 : 580—590.

¹⁾ Zur Ansicht von NEUMAYER (1924), dass die Septalnektarien durchwegs als Derivate des Blütenbodens aufzufassen sind, wobei dieser bei Entstehung der Synkarpie in den Septalspalten „emporgewachsen“ sei, will ich in einem anderen Zusammenhang bei vergleichender Behandlung der Monokotyledonen-Blütennektarien auf breiterer Grundlage Stellung nehmen.

- RADTKE F. (1926): Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennectarien. — *Planta* 1 : 379—418.
- ROTHMALER W. (1963): Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband Gefäßpflanzen. — 622 p., Berlin.
- WERTH E. (1922): Über einige bemerkenswerte Formen von Blütennectarien. — *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg* 64 : 222—229.
- (1941): Die Blütennectarien der Ranunculaceen und ihre phylogenetische Bedeutung. — *Ber. dtsch. bot. Ges.* 59 : 246—256.
- (1956): Bau und Leben der Blumen. Die blütenbiologischen Bautypen in Entwicklung und Anpassung. — 204 p., Stuttgart.
- ZEISLER M. (1938): Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. — *Beih. bot. Cbl., sect. A*, 58 : 308—318.