

Zur Frage nach der Bestäubung durch Regen (Ombrogamie)**Příspěvek k otázce opylování deštěm (ombrogamie)**

Erich Daumann

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

Eingegangen am 13. Januar 1970

Abstrakt — Die von HAGERUP für einige Pflanzen der Färöer-Inseln angegebene Bestäubung durch Regen wird als unwahrscheinlich erklärt, da bei drei dieser Arten *Ranunculus repens* L., *Caltha palustris* L. und *Narthecium ossifragum* (L.) HUDS. eine hohe Empfindlichkeit sowohl des Pollens als auch der Narbe gegen Wasser festgestellt werden konnte, die eine merkliche Schädigung beider zur Folge hat. Auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse erscheint es angezeigt, den Terminus „Regenbestäubung (Ombrogamie)“ nicht im Sinne einer ökologischen Tatsache zu verwenden.

Einleitung

Die Angabe über eine Bestäubung durch Regen geht auf HAGERUP (1950, 1951) zurück, der beim Studium der Bestäubungsverhältnisse auf den regenreichen und insektenarmen Färöer-Inseln die Überzeugung gewann, dass an diesen Örtlichkeiten bei manchen Pflanzen [*Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., *R. flammula* L., *Caltha palustris* L., *Narthecium ossifragum* (L.) HUDS.] das Regenwasser in den geöffneten Blüten eine Verbindung zwischen Antheren und Narben herstellt und durch Bewegung der Wasserteilchen den Transport von Pollenkörnern auf die Narbe bzw. Narben vorwiegend derselben Blüte bewirkt, was angeblich zu einer erfolgreichen Autogamie führe.

HAGERUP (1950) richtete sein besonderes Augenmerk auf die Benetzbarkeit der einzelnen Blütenteile, auf die räumlichen Verhältnisse und auf die Bewegung des Regenwassers in den Blüten der genannten Arten, dies alles im Hinblick auf den Transport der Pollenkörner zur Narbe. Da mir die einfachen, mehr einer vorläufigen Orientierung dienenden Versuche des genannten Autors, die Widerstandsfähigkeit des Pollens von *Ranunculus bulbosus* gegen Wasser betreffend, nicht überzeugend erschienen und da die Regenbestäubung als angeblich erwiesene Tatsache in manche Handbücher (PERCIVAL 1965, FAEGRI und van der PIJL 1966) Eingang fand, bemühte ich mich, im Laboratorium, auf breiterer Grundlage und unter Berücksichtigung dreier auch von HAGERUP untersuchter Arten (*Ranunculus repens*, *Caltha palustris*, *Narthecium ossifragum*) vor allem die Wirkung von Wasser auf Pollen und Narben zu prüfen, und zwar aus der Überzeugung heraus, dass nicht so sehr der tatsächlich erfolgende bzw. mögliche Transport von Pollenkörnern durch Regenwasser auf die Narben, als vielmehr die erfolgreiche, zur Befruchtung führende Keimung intakter Pollenkörner auf normal funktionierenden Narben für die Feststellung dieser Bestäubungsart ausschlaggebend sein sollte, wobei allerdings die Frage nach Autofertilität oder -sterilität offen bleibt.

Versuche mit Pollen und Narben

1. Verhalten des Pollens der drei Versuchsarten auf Wasser

Auf destilliertes oder Regenwasser gebracht, platzen schon in den ersten 20–30 Minuten etwa 30–40 % der Pollenkörner von *Ranunculus repens* und in annähernd gleichem Masse die von *Caltha palustris*; bei *Nartheicum ossifragum* ist der Anteil der geplatzen Pollenkörner deutlich grösser (etwa 60–70 %). An manchen nicht geplatzen Pollenkörnern ist ein rasches Auskeimen zu erkennen (bei *Ranunculus repens* und *Caltha palustris* in etwa 25–30 %, bei *Nartheicum ossifragum* in etwa 50–60 %), wobei das Wachstum der Pollenschläuche bald zum Stillstand kommt. Dieses Ergebnis stimmt mit den Erfahrungen von HALLERMEIER (1922) gut überein, der für *Ranunculus*-Arten und *Caltha* überall im Wasser platzende Pollenkörner und ein rasches Keimen der nicht geplatzen Pollenkörner (bis zu 30 %), für verschiedene Liliaceen (*Nartheicum* wurde von diesem Autor nicht untersucht) ein bedeutend intensiveres Platzen und Auskeimen der Pollenkörner in destilliertem Wasser oder Regenwasser angibt. Für diese Versuche wurde von mir durchwegs frischer, aus eben sich öffnenden Antheren stammender Pollen verwendet.

2. Keimfähigkeit des Pollens der drei Versuchsarten in Luft und nach der Einwirkung von Wasser

Um einen Anhaltspunkt zur Beurteilung der Keimfähigkeit der mit Wasser in Berührung gekommenen, nicht geplatzen und nicht gekeimten Pollenkörner der drei Versuchsarten zu gewinnen, wurde einerseits aus eben sich öffnenden Antheren entnommener Pollen, andererseits zum Vergleich Pollen, der bereits etwa 60 Minuten auf Wasser schwamm, in Tropfenkulturen bei optimaler Rohrzuckerkonzentration geprüft. Dabei bediente ich mich der Methode von LIDFORSS, wie sie HALLERMEIER anwandte, in Verbindung mit der Methodik von PRUZSINSZKY (1960), die in vereinfachter Form zur Anwendung kam. In Vorversuchen ergab sich als optimale Rohrzuckerkonzentration für den Pollen von *Ranunculus repens* eine zehnpromzentige, für den von *Caltha palustris* und *Nartheicum ossifragum* eine fünfprozente Lösung mit Kontrolle der Keimung (Pollenschlauchbildung) am geeignetsten nach drei Stunden. In bezug auf die optimalen Konzentrationen stimmen meine Ergebnisse mit den von PRUZSINSZKY für *Ficaria verna* HUDS., *Caltha palustris* und einige *Lilium*-Arten festgestellten gut überein. Die im folgenden angeführten Prozentzahlen sind auf Einer abgerundete Durchschnittswerte von je zehn Messungen an 30 beliebigen Pollenkörnern. Beim Pollen, der aus dem Wasser stammte, wurden die geplatzen Pollenkörner sowie die bereits im Wasser gekeimten (welche an den meist längeren und im Spitzenteil immer mehr oder weniger geschrumpften Pollenschläuchen erkennbar waren) in diese Messungen begreiflicherweise nicht einbezogen. Frischer Pollen aus eben sich öffnenden Antheren, der mit Wasser nicht in Berührung gekommen war, wies folgende Keimfähigkeit auf: bei *Ranunculus repens* 42 %, bei *Caltha palustris* 77 % und bei *Nartheicum ossifragum* 81 %; auch diese Keimprozente entsprechen im wesentlichen denen, die PRUZSINSZKY für *Caltha palustris* und einige *Lilium*-Arten festgestellt hat. Pollen, der bereits etwa 60 Minuten mit destilliertem Wasser bzw. Regenwasser in Berührung gekommen war, ergab Keimprozente, wie folgt: bei *Ranunculus repens* 17 %, bei *Caltha palustris* 34 % und bei *Nartheicum ossifragum* 30 %.

Die unter 1. und 2. angeführten Versuche zeigen deutlich, dass der Pollen aller drei Versuchsarten durch den Kontakt mit Wasser nicht unwesentlich geschädigt wird, was sich im Platzen der Pollenkörner, im vorzeitigen Ausstreifen von Pollenschläuchen (Keimen), die von der Spitze her bald absterben, und in einer empfindlichen Verminderung der Keimfähigkeit der im Wasser nicht geplatzen und daselbst noch nicht ausgekeimten Pollenkörner zeigt.

3. Empfindlichkeit funktionsfähiger Narben der drei Versuchsarten gegen Wasser

Die von ZEISLER (1938) ausgebaute Wasserstoffsperoxyd-Reaktion von LOPRIORE gestattet neben einer Lokalisation der eigentlichen Narbenfläche auch eine genügend empfindliche Feststellung ihrer Funktionsfähigkeit und -dauer. Mit Hilfe dieser Methode prüfte ich die Empfindlichkeit funktionsfähiger Narben gegen Wasser (destilliertes Wasser, Regenwasser), und zwar in der Weise, dass die Blüten eine gewisse Zeit untergetaucht und durch Bewegung die zwischen den Narbenpapillen haftenden Luftbläschen entfernt wurden. Bei *Ranunculus repens* und *Caltha palustris* zeigte sich eine merkbare Schädigung der Narben durch das Wasser nach etwa 80—100 Minuten, bei *Narthecium ossifragum* war eine solche bereits nach etwa 30—50 Minuten erkennbar. Nach etwa zweistündiger Einwirkung von Wasser waren die Narben der beiden erstgenannten Arten, nach etwa einstündiger Einwirkung von Wasser die der letztgenannten Art anscheinend funktionsunfähig geworden.

Die Versuche zeigen, dass der Chemismus der Narbe bei den drei Versuchsarten durch den Kontakt mit Wasser in verhältnismässig kurzer Zeit empfindlich gestört wird.

Diskussion der Ergebnisse

Es ist bekannt, dass zur Blütezeit lang andauerndes Regenwetter bei vielen entomogamen Pflanzen, und zwar besonders bei solchen, deren aufrechte Blüten während des Regens offen bleiben, einen ungünstigen Einfluss auf Frucht- und Samenansatz besitzt, was sicherlich nicht nur mit dem durch ungünstige Witterung verminderten Insektenbesuch zusammenhängt. Die vorliegenden Ergebnisse deuten darauf hin, dass in solchen Fällen wohl vielfach die Schädigung des Pollens und der Narbe durch Regenwasser eine bedeutende Rolle spielt. So konnte z. B. im Gebirge Krkonoše (Riesengebirge) beobachtet werden, dass *Veratrum album* subsp. *lobelianum* (BERNH.) RCHB., dessen Blüten mehr oder weniger aufrecht orientiert sind und stets, auch bei Regen, offen bleiben, bei andauernder regnerischer Witterung einen geringen Frucht- und Samenansatz zeigt. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass der Pollen der genannten Art gegen Wasser sehr empfindlich ist; bei der Berührung mit ihm platzen die meisten Pollenkörner (DAUMANN 1967). Der Umstand, dass die einleitend genannten Arten nach HAGERUP auf den Färöer-Inseln bei fast ständig regnerischer Witterung und geringem Insektenbesuch einen guten Frucht- und Samenansatz aufweisen, muss nicht unbedingt durch Regenbestäubung erklärt werden; es ist wohl möglich, dass hier in Regenspauzen eine immerhin ausreichende Insektenbestäubung erfolgt. Auch in unseren Breiten kann z. B. beobachtet werden, dass die weit offenen Blüten von *Caltha palustris* nach Regen in dem Masse mit Regenwasser

gefüllt sind, wie dies HAGERUP angibt. Nicht selten sah ich, wie solche mit Wasser gefüllte Blüten noch während des abklingenden Regens von Dipteren besucht wurden, die auf den aus dem Wasser herausragenden Stempeln landeten und möglicherweise Pollen von anderen *Caltha*-Blüten mitbrachten, d. h. eine allogame Bestäubung vollzogen. Die nicht unwesentliche Schädigung des Pollens und der Narbe sprechen zumindestens in den behandelten Fällen gegen die Annahme einer Regenbestäubung. FÆGRIG und van der PIJL sagen mit Recht, dass bisher keine Blüte bekannt ist, die im Sinne einer regelmässigen ökologischen Beziehung ausschliesslich auf Bestäubung durch Regen angewiesen wäre. Die beiden genannten Autoren fassen die lediglich auf HAGERUP zurückgehende Regenbestäubung als eine Art Aushilfsrichtung auf, die ebenso wie andere Autogamietypen unter ungünstigen Bedingungen (z. B. Insektenmangel bei Regenwetter) zeitweise und örtlich begrenzt auftreten kann. (Die Abschwemmung des Pollens auf Narben anderer Blüten, was Geitonogamie bzw. Allogamie zur Folge hätte, erscheint auch HAGERUP als nur ausnahmsweise verwirklicht.) Auf Grund der hohen Empfindlichkeit des Pollens und der Narbe der untersuchten Arten, die zur Folge hat, dass durch den Wassertransport vorherrschend geschädigter Pollen unter Umständen die ebenfalls durch das Wasser geschädigte Narbe erreicht, möchte ich noch weiter gehen als FÆGRIG und van der PIJL, d. h. ich möchte vorderhand nicht einmal von einer Aushilfsrichtung sprechen und eine Bestäubung durch Regen so lange als nicht erwiesen ansehen, bis bei in Betracht kommenden Landpflanzen mit Regenwassertransport des Pollens zur Narbe eine entsprechende Widerstandsfähigkeit des Pollens und der Narbe gegen Wasser festgestellt wurde, die nicht nur bei hydrogamen Typen, sondern auch bei anemogamen Wasserpflanzen, die Anklänge an Hydrogamie zeigen [z. B. *Potamogeton lucens* L. (DAUMANN 1963)], bekannt ist.

Die von mir durchgeführten Versuche wurden bei einer Wassertemperatur von annähernd 18 °C und 8 °C ausgeführt, ohne dass ein merklicher Unterschied im Verhalten des Pollens bzw. der Narben erkennbar war. Offen bleibt allerdings die Frage, ob die untersuchten Arten auf den Färöer-Inseln nicht Ökotypen mit einer anderen Reaktionsfähigkeit des Pollens und der Narben auf Wasser darstellen als im mitteleuropäischen Raum.

Zusammenfassung

Bei drei Arten [*Ranunculus repens* L., *Caltha palustris* L., *Narthecium ossifragum* (L.) HUDS.], für die HAGERUP auf den Färöer-Inseln eine Bestäubung durch Regen angibt, wurde die Empfindlichkeit (Widerstandsfähigkeit) des Pollens und der Narbe gegen Wasser (destilliertes Wasser, Regenwasser) geprüft. Es zeigte sich, dass bei allen drei untersuchten Arten sowohl der Pollen als auch die Narbe durch die Berührung mit Wasser geschädigt wird. Auf Wasser gebracht, platzen die Pollenkörner (nach 20—30 Minuten bei *Ranunculus repens* und *Caltha palustris* etwa 30—40 %, bei *Narthecium ossifragum* etwa 60—70 %) oder treiben Pollenschläuche aus (bei *Ranunculus repens* und *Caltha palustris* etwa 25—30 %, bei *Narthecium ossifragum* etwa 50—60 %). Die restlichen, d. h. nicht geplatzen und nicht ausgekeimten Pollenkörner zeigen schon nach etwa einstündiger Lagerung auf Wasser eine Verminderung ihrer Keimfähigkeit bei *Ranunculus repens* von 42 % auf 17 %, bei *Caltha palustris* von 77 % auf 34 % und bei *Narthecium ossifragum* von 81 % auf 30 %. Eine merkbare Herabsetzung der Funktionsfähigkeit der Narbe durch Berührung mit Wasser zeigt sich bei *Ranunculus repens* und *Caltha palustris* nach etwa 80—100 Minuten, bei *Narthecium ossifragum* bereits nach etwa 30—50 Minuten (mittels der H₂O₂-Reaktion festgestellt). Auf Grund dieser Feststellungen erscheint die Angabe von HAGERUP über eine erfolgreiche Regenbestäubung als unwahrscheinlich. Da bisher keine Landpflanze mit einem möglichen bzw. tatsächlich erfolgenden Regenwassertransport des Pollens auf die Narbe und zugleich mit einer ausreichenden Widerstandsfähigkeit des Pollens und der Narbe gegen Wasser bekannt ist, wird vorgeschlagen, „Regenbestäubung (Ombrogamie)“ nicht als blütenökologischen Terminus zu verwenden.

Opylování deštěm, jež uvádí HAGERUP pro některé rostliny Faerských ostrovů, je nepravděpodobné, poněvadž u tří těchto rostlin [*Ranunculus repens* L., *Caltha palustris* L. a *Narthecium ossifragum* (L.) HUDS.] jsou jak pyl, tak i blizna vysoce citlivé vůči vodě. Na základě dosavadních znalostí se doporučuje nepoužívat termínu „opylování deštěm (ombrogamie)“ ve smyslu ekologické skutečnosti.

Literatur

- DAUMANN E. (1963): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von Potamogeton. — *Preslia*, Praha, 35 : 23—30.
- (1967): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Veratrum album* subsp. *lobelianum* (Bernh.) Rehb. — *Österr. bot. Z.*, Wien, 114 : 134—147.
- FAEGRI K. et van der PIJL L. (1966): The principles of pollination ecology. — Toronto, Oxford, London, Edinburgh, New York, Paris, Braunschweig.
- HAGERUP O. (1950): Rain-pollination. — *Biol. Medd.*, København, 18/5 : 1—19.
- (1951): Pollination in the Faroes — in spite of rain and poverty in insects. — *Biol. Medd.*, København, 18/15 : 1—48.
- HALLERMEIER M. (1922): Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung? — *Flora*, Jena, 115 (= 15 ser. n.): 75—101.
- PERCIVAL M. S. (1965): Floral biology. — Oxford.
- PRUZINSZKY S. (1960): Über Trocken- und Feuchtluftresistenz des Pollens. — *S.-B. öst. Akad. Wiss.*, Wien, cl. math.-natur., sect. 1, 169 : 43—100.
- ZEISLER M. (1938): Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. — *Beih. bot. Cbl.*, Dresden, sect. A, 58 : 308—318.

Recensent: Z. Černohorský

O. Polunin:

Flowers of Europe

A field guide

Oxford University Press, London 1969, 662 str., 192 barevných fotopříloh, 50 str. obr. příloh, cena 4 £ 4 s. (Kniha je v knihovně ČSBS.)

Autora není zapotřebí představovat široké botanické veřejnosti, neboť jeho populárně vědecké knížky psané se značnou erudiicí profesionálního botanika a doprovázené vesměs perfektními fotografickými přílohami si získaly již zaslouženou pozornost všech milovníků rostlinné přírody. Autor, který se podílel na vydání úspěšného průvodce Středomořím, přikročil k vypracování celoevropského přehledu hlavních zástupců semenných rostlin planě rostoucích nebo běžně pěstovaných a ve svém evropském průvodci uvedl přibližně 2 800 druhů. Vývěr druhů u jednotlivých rodů je proveden velmi citlivě s tím záměrem, že uvedené druhy rostou ve více evropských zemích. Opomenuté endemické druhy, omezené svým výskytem často jen na několik lokalit, jistě nezkreslí čtenáři představu o rozmanitosti evropské květeny a současně uchrání mnohé relikty před vyhubením.

Hlavní náplň knihy tvoří popisy druhů v rámci vybraných rodů a čeledí se stručnými údaji o rozšíření a se zdařilými pérovkami, jejichž množství je však omezené. Této části předchází v úvodu terminologický slovníček základních morfologických pojmů a stručný klíč k čeledím podle Flora Europaea, vol. I. (1964). V závěrečných kapitolách se čtenář seznámí s hlavními územními flórami a případně populárními průvodci z většiny evropských zemí. ČSSR je představováno díly DOSTÁLA (1948—1950, 1958) a PILÁTA (1953). Dále je uveden seznam lidových názvů rostlin v jazyce anglickém, francouzském, německém a italském ve vztahu k abecednímu seznamu latinských jmen rodů, případně druhů. Knihu uzavírá soubor barevných fotografií, rejstřík anglických národních jmen rostlin a seznam latinských jmen včetně synonym. Zvláště barevné fotografické přílohy upoutají vysokou reprodukční úrovní, věrností barev a i skladbou jednotlivých záběrů, při nichž se střídají detaily s celkovými habitus rostlinných druhů a někdy i s charakteristikou jejich přirozených stanovišť.

B. Křísa