

Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Mercurialis* L.

Príspevek ke květní morfologii a opylovací ekologii rodu *Mercurialis* L.

Erich Daumann

DAUMANN E. (1972): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Mercurialis* L. — Preslia, Praha, 44 : 308—315. — Es wurden Blühdauer und -verlauf von *Mercurialis perennis* L. und *M. annua* L. verfolgt. Ein Nektarium ist nur in den weiblichen Blüten vorhanden, das bei *M. perennis* intensiv exzerniert, bei *M. annua* hingegen rudimentär erscheint. Bestäubungsökologisch ist es in beiden Fällen bedeutungslos, zumal es in den männlichen Blüten kein Äquivalent besitzt. Der histologische Bau des Blütennektariums sowie die Art und Weise der Nektarexkretion werden beschrieben. Ein nachweisbarer Duft wird nur von den männlichen Blüten ausgesandt (in bedeutend stärkerer Masse bei *M. annua*), der bestäubungsökologisch ebenfalls bedeutungslos ist, da er wiederum nur auf das eine Geschlecht der beiden vorherrschend zweihäusigen Arten beschränkt bleibt. Das besonders bei *M. annua* ausgeprägte und bei *M. perennis* nur andeutungsweise erfolgende Abschleudern der männlichen Blüten während der Anthese fördert nicht wesentlich das Ausstreuen der Pollenkörner in die Luft, sondern stellt im Gegenteil eine Pollenvergeudung dar. Die Windbestäubung erfolgt vorwiegend von den an der Pflanze zumindestens eine Zeit lang verbleibenden männlichen Blüten aus. *Mercurialis* L. sollte daher nicht zu den *Explo-diflorae* DELPINOS eingereiht werden. Die Pollenkörner beider Arten (in stärkerer Masse von *M. perennis*) besitzen auf ihrer Oberfläche Kittstoffreste, welche (ebenso wie das auf das eine Geschlecht beschränkte und bei *M. annua* rudimentäre Blütennektarium, event. auch der Blumenduft) die Pflanzen als sekundäre Windblütler charakterisieren, wobei in dieser Hinsicht (mit Ausnahme des Blumenduftes) *M. annua* im Vergleich mit *M. perennis* als stärker abgeleitet erscheint. Der nur gelegentliche Blumenbesuch durch Insekten erfolgt lediglich an den männlichen Blüten beider Arten und ist demnach bestäubungsökologisch bedeutungslos. Die beiden untersuchten *Mercurialis*-Arten sind Windblütler. Die Annahme, dass es sich bei *Mercurialis* phylogenetisch um die Rückkehr von der sekundären Anemogamie zur ursprünglichen Entomogamie handelt, wird als unbegründet bezeichnet und darauf verwiesen, dass keine Anhaltspunkte dafür bestehen, dass eine derartige Entwicklung bei Angiospermen überhaupt erfolgte. — Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2, Tschechoslowakei.

Einleitung und Zielsetzung

Die vorliegende Abhandlung bezieht sich auf das Wald-Bingelkraut (*Mercurialis perennis* L.) und das Schutt-Bingelkraut (*M. annua* L.). Für *Mercurialis* L. wird im allgemeinen Windbestäubung angegeben, für *M. annua* ausserdem noch eine solche ganz besonderer Art. Auch Insektenbestäubung wurde bei dieser Gattung vermutet, und dies wohl hauptsächlich auf Grund von Insektenbesuch an den Blüten sowie auf Grund des Vorhandenseins eines Blütennektariums. Nach all dem Gesagten erschien es mir wünschenswert, insbesondere von der Untersuchung des Baues und der Funktion des Blütennektariums sowie der Pollenbeschaffenheit ausgehend, die Bestäubung der beiden obgenannten Arten einer eingehenden Analyse zu unterziehen.

Die Beobachtungen und Versuche erfolgten während mehrerer Jahre durchwegs an lebenden Pflanzen, und zwar teils im Freiland, teils im Botanischen Garten der Karls-Universität bzw. im Laboratorium.

Blühverlauf im allgemeinen

Für bestäubungsökologische Analysen ist die genaue Kenntnis des Blühvorganges der betreffenden Pflanzen unumgänglich erforderlich, weshalb zunächst dieser behandelt werden soll. Die Dauer der männlichen Einzelblüte ist bei beiden untersuchten Arten (im Freiland und im botanischen Garten) annähernd gleich; sie beträgt 1–2 Tage. Auch die Dauer der weiblichen Einzelblüte liess bei beiden Arten (im Freiland und im botanischen Garten) keine deutlichen Unterschiede erkennen; sie beträgt 2–3 Tage. In manchen Einzelheiten der Anthese unterscheiden sich jedoch die beiden Arten nicht unwesentlich, wenngleich auch diese Unterschiede vorwiegend quantitativer Natur sind. Zu Anthesebeginn der männlichen Blüten beider Arten (bei trockenem, warmen Wetter vorwiegend in den Mittagstunden) öffnen sich die Antheren und der Pollen beginnt zu stäuben. Beim Öffnen der weiblichen Blüten beider Arten ist die Narbe bereits funktionsfähig (H_2O_2 -Reaktion!), welcher Zustand bis zum Ende der Anthese anhält. Lediglich in den weiblichen Blüten beider Arten erfolgt eine Nektarabgabe. Diese setzt bei *M. perennis* zu Anthesebeginn ein, ist verhältnismässig intensiv und hält in unverminderter Stärke bis zum durch das Aufhören der Narbenfunktion (H_2O_2 -Reaktion!) gekennzeichneten Ende des Blühens an. Bei *M. annua* ist die Nektarabgabe bedeutend schwächer als bei *M. perennis*. In der weiblichen Blüte des Schutt-Bingelkrautes werden von einem rudimentären Nektarium lediglich Nektarspuren, und da wieder nur zu Anthesebeginn, ausgeschieden. Die männlichen Blüten von *M. perennis* senden während des Blühens einen für den Menschen kaum wahrnehmbaren, schwach süsslichen Duft aus, der erst bei Döscherversuchen (DAUMANN 1963) deutlich wird. Hingegen ist an den geöffneten männlichen Blüten von *M. annua* ein derartiger, schwach süsslicher Duft auch ohne Döscherversuche deutlich wahrnehmbar, er wurde bereits mehrfach (z.B. von WEISS 1906, HILDEBRAND 1908) erwähnt. An den weiblichen Blüten beider Arten konnte auch mit Hilfe von Döscherversuchen keinerlei Duftabgabe festgestellt werden.

Pollenbeschaffenheit

Die dreifaltigen Pollenkörner beider Arten besitzen beim Öffnen der Antheren eine pralle, länglich-ovale Gestalt. Nach dem Verlassen der Antheren werden sie, besonders in trockener Luft, durch Wasserabgabe kleiner, erscheinen schon nach etwa 40–60 Minuten gerunzelt, zeigen verschiedene Eindellungen und bieten so das Bild typischen Windpollens.

Der Grösse nach unterscheidet sich der Pollen beider Arten. Die arithmetischen Durchschnittswerte von je 100 Pollenkörnern, aus eben sich öffnenden Antheren verschiedener Blüten an verschiedenen Pflanzen entnommen, betragen (in Luft) bei *M. perennis* $32 \times 19 \mu m$, bei *M. annua* $25 \times 15 \mu m$. Die von WARNSTORF (zit. bei KNUTH 1899) für *M. perennis* angeführten höheren Grössenwerte ($37 \times 20 \mu m$) der Pollenkörner dürften durch Messung in Wasser gewonnen worden sein, da auch gerunzelte Pollenkörner des Bingelkrautes in Wasser wieder prall werden und sich durch Wasseraufnahme (beim Wald-Bingelkraut) ungefähr auf die von WARNSTORF angegebenen Werte vergrössern.

Die Exine beider Arten weist eine feinkörnige und kleinwarzige Struktur auf, die bei angiospermen Windblütlern nicht selten ist und die Windbestäubung in keiner Weise behindert (FISCHER 1890 bezeichnet sie als „fein körnig-warzig“, HILDEBRAND l.c. als „schwachrauh“). Die Angabe von WEISS (l.c.), dass *Mercurialis* grobwarzige Pollenkörner besitze, erscheint nicht berechtigt.

Bekanntlich ist bei den Angiospermen der Windpollen bedeutend ärmer an Kittstoffen als der Insektenpollen, welcher letzterer gut zusammenhaltende Klumpen und Ketten bildet. Mittels der von POHL (1929) angegebenen Methoden (Pollen-Abklatschpräparate) liess sich nachweisen, dass der Pollen von *M. perennis* Kittstoffreste ähnlich wie der von *Plantago media* L. besitzt.

Die Kittstoffmenge von je 20 beliebigen Pollenkörnern von *M. perennis* entspricht annähernd jener bei POHL (1929 : 302, Abb. 9a) für *Plantago media* wiedergegebenen. Auch hinsichtlich des Haftvermögens und der Fähigkeit, kurze Ketten zu bilden, entspricht der Pollen von *M. perennis* weitgehend jenem von *Plantago media*; in entsprechenden Versuchen erhielt ich bei *M. perennis* ähnliche Bilder wie KNOLL (1930 : 618, Abb. 2) bei *Plantago media*. Ähnlich wie bei *Ricinus communis* L. (POHL 1929) kann man beim Beobachten der Pollenkörner von *M. perennis* nach Zusatz von Kroemerschm Sudan III in den drei Längsfalten, besonders während sie sich allmählich ausgleichen, öartige Kittstofftröpfchen sehen, die sich mit dem Farbstoff

färben; diese Kittstoffreste bleiben infolge ihrer Lagerung in den Längsfalten als Pollenklebstoff so gut wie unwirksam.

Die vergleichende Prüfung des Pollens von *M. annua* mittels der obgenannten Methoden ergab, dass der Pollen dieser Art deutlich weniger Kittstoffreste aufweist als der von *M. perennis*. Das diesbezügliche Verhältnis ist ähnlich wie dies zwischen *Plantago media* und *P. lanceolata* (POHL 1929 : 302, Abb. 9a,b)¹⁾.

Die Prüfung des Pollens von *Mercurialis perennis* und *M. annua* unmittelbar an den Standorten dieser Pflanzen nach der einen von KNOLL (1936) angegebenen Methode (Streuvorrichtung unter Verwendung einer 1,5 g schweren Stahlkugel) zeitigte Pollenstreubilder, welche die durch die Pollen-Abklatschpräparate zum Ausdruck gebrachten Unterschiede in der Menge der Kittstoffreste auf der Pollenkornoberfläche beider Arten getreulich widerspiegeln: die Pollenstreubilder von *M. perennis* entsprachen im Durchschnitt annähernd jenen, welche KNOLL (1936 : 173, Abb. 4c) für *Plantago media* wiedergibt; die Pollenstreubilder von *M. annua* enthielten stets eine geringere Anzahl von Pollenklumpen als jene von *M. perennis*.

Abstossen von männlichen Blüten und seine ökologische Wertung

Nach meinen an verschiedenen Standorten angestellten Beobachtungen verbleiben die meisten männlichen Blüten von *Mercurialis annua* nach Anthesebeginn, d.h. nach dem Öffnen der Antheren, zunächst etwa 4—6 Stunden auf der Pflanze und verstäuben von hier aus den Pollen. Ich kann demnach die Angabe von WETTSTEIN (1916), nach welcher bei *M. annua* die männlichen Blüten sogleich nach dem Aufspringen der Antheren zumindestens in der Mehrzahl von der Pflanze abgeschleudert werden, nicht bestätigen. Erst etwa 4—6 Stunden nach Anthesebeginn, wenn die Antheren meist schon fast vollständig entleert sind, kommt es bei ungefähr zwei Dritteln aller männlichen Blüten unserer Art zum Abstossen in der von WETTSTEIN geschilderten Weise (Ausbildung eines Schwell- und Trennungsgewebes, beträchtliche Schleuderweite). Etwa ein Drittel aller männlichen Blüten von *M. annua* bleibt auch weiterhin auf der Pflanze und wird z. T. später (zu Antheseende, nach der Anthese) abgeschleudert. Auch KUGLER (1970) betont, dass bei *Mercurialis annua* nur ein Teil der männlichen Blüten abgestossen wird, ein anderer im geöffneten Zustand an der Pflanze verbleibt. Nach meinen Beobachtungen werden nur ganz vereinzelt männliche Blüten des Schutt-Bingelkrautes schon zu Anthesebeginn, also wenn sich die Antheren gerade öffnen (entsprechend Abb. 5 bei WETTSTEIN), abgeschleudert, vereinzelt auch während der ersten 4—6 Stunden des Blühens. Derartige, zu Anthesebeginn abgestossene Blüten, nach der Landung auf dem Boden (im Laboratorium, im Freiland) untersucht, enthalten den Großteil des Pollens in ihren Antheren, d. h. sie haben während der Reise durch die Luft verhältnismässig sehr wenig Pollen in die Luft abgegeben²⁾. Die

¹⁾ Nebenbei sei hier bemerkt, dass in der Angabe von POHL (1929 : 302) „Bei *Pl. media*“ ist die der Pollenoberfläche anhaftende Menge ölartiger Stoffe geringer als an den Pollenkörnern von *Pl. lanceolata*.“ versehentlich beide Arten vertauscht wurden, was leicht zu Irrtümern Anlass geben könnte.

²⁾ Die durchschnittliche Pollenerzeugung eines Staubblattes von *Mercurialis annua* beträgt nach POHL (1937) 3938 ± 53 Pollenkörner.

männlichen Blüten, die später (ungefähr nach der Zeit von 4–6 Stunden seit Anthesebeginn) abgeschleudert werden (und dies ist der Grossteil aller überhaupt abgeschleuderten Blüten!), haben fast durchwegs mehr oder minder fast leere Antheren (sie haben den Pollen schon von der Pflanze aus in die Luft abgegeben). Die wenigen zu Anthesebeginn abgestossenen Blüten stellen bestäubungsökologisch eine Vergeudung dar, da der Grossteil des in den Antheren verbliebenen Pollens am Boden verlorengeht. Die meisten erst später abgeschleuderten Blüten sind bestäubungsökologisch so gut wie belanglos, da ihre Antheren mehr oder weniger fast leer sind. Daraus ist ersichtlich, dass für die Bestäubung am bedeutsamsten jene männlichen Blüten sind (und sie stellen auch den Grossteil aller männlichen Blüten von *M. annua* dar!), die in den ersten Stunden der Anthese den Pollen von der Pflanze aus verstäuben. Wir können demnach *Mercurialis annua* im Gegensatz zu WETTSTEIN nicht zu den *Explodiflorae* DELPINOS rechnen, da die Bestäubungsverhältnisse in dieser ökologischen Gruppe (z. B. bei einem typischen Vertreter wie *Urtica dioica* L.) doch ganz anders liegen. Es sei noch bemerkt, dass in bezug auf das Verhältnis der abgeschleuderten Blüten zu jenen, die auf der Pflanze verbleiben, sowie in bezug auf den Zeitpunkt der Anthese, zu welchem das Abstossen erfolgt, an verschiedenen Standorten und Einzelpflanzen von *M. annua* nicht unbeträchtliche Unterschiede vorkommen, welche aber dem Gesagten zufolge die bestäubungsökologische Bedeutungslosigkeit des Abschleuderns der männlichen Blüten von *M. annua* nicht wesentlich beeinflussen können.

Es wurde bisher nicht beachtet, dass auch bei *Mercurialis perennis* gegen das Ende der Anthese bzw. nach dem Verblühen manche männlichen Blüten abgestossen werden (allerdings mit einer bedeutend geringeren Schleuderweite als bei *M. annua*), also im Prinzip derselbe Vorgang wie bei *M. annua*, nur viel schwächer ausgeprägt und zeitlich verschoben, wobei es sich keineswegs um ein blosses Abfallen solcher Blüten handelt. Wie schon CAMMERLOHER (1931) hervorhebt, liegt beim Abschleudern der männlichen Blüten von *Mercurialis annua* ein zufälliges Zusammentreffen von Eigentümlichkeiten vor, die als Entfaltungsspannungen oder -bewegungen (im Sinne von GOEBEL) auch sonst im Pflanzenreich auftreten. Nach meinen Untersuchungen besitzt dieses Abschleudern bei *Mercurialis* keine bestäubungsökologische Bedeutung, da es das Ausstreuen der Pollenkörner in die Luft nicht wesentlich fördert, sondern im Gegenteil eine Pollenvergeudung darstellt.

Ein Blütennektarium bei einem Windblütler

Die männlichen Blüten der beiden untersuchten *Mercurialis*-Arten weisen auch nicht die geringste Spur eines Nektariums auf. Lediglich in den weiblichen Blüten finden sich zwei (in den selteneren trimeren Blüten drei), mit den Fruchtblättern alternierende, pfriemliche Gebilde, die etwa 1–2,5 mm lang sind. Der Gipfelteil dieser Gebilde (ungefähr das obere Drittel) stellt das Blütennektarium dar (über deren morphologische Wertung vgl. man EICHLER 1878 und WEISS l.c., sowie die daselbst zit. Lit.; Abb. bei WEISS).

Das pfriemliche Gebilde von *Mercurialis perennis* weist in histologischer Hinsicht folgenden Bau auf. Die Epidermis und das Parenchym

bestehen aus parallel zur Längsachse des Gebildes langgestreckten Zellen, die (ohne scharfe Grenze) im Nektarium bedeutend verkürzt erscheinen. In der Epidermis sind zahlreiche Spaltöffnungen vorhanden, die in den unteren zwei Dritteln des Gebildes normal funktionieren, im oberen Drittel, also in der Nektariumepidermis, (wiederum ohne scharfe Grenze, d. h. mit fließenden Übergängen) die bei Nektarium und Hydathoden nicht seltene Modifikation erkennen lassen: weit klaffender Porus, der sich bei Zusatz von Plasmolytika nur etwas verengt, aber nicht mehr schliesst. Die Zahl der Spaltöffnungen nimmt akropetal bedeutend zu. Dem pfriemlichen Gebilde von *M. perennis* fehlt jegliche Leitbündelversorgung. Im Nektariumparenchym fallen verhältnismässig grosse Interzellularen auf (atypischer Bau, DAUMANN 1970). Das Nektariumparenchym (mit Ausnahme der Nektariumepidermis) lässt während der Anthese eine schwache Zuckeranreicherung erkennen³).

Die Nektarexkretion erfolgt ausschliesslich als Flüssigkeitsaustritt durch den weit klaffenden Porus der in der Nektariumepidermis sehr zahlreichen modifizierten Spaltöffnungen (Nektarspalten, DAUMANN 1970)⁴). Die Nektarausscheidung ist beim Wald-Bingelkraut intensiv, so dass sich während der Anthese der weiblichen Blüte von *M. perennis* im Gipfelteil jedes pfriemlichen Gebildes ein verhältnismässig grosser Nektartropfen befindet (man vgl. diesbezüglich die Abb. bei WEISS l. c.: 502); dieser Tropfen erneuert sich nach dem Absaugen mit einer Glaskapillare oder mit zugespitztem Filterpapier während des Blühens schon nach etwa 50–70 Minuten.

Die Prüfung des Nektars auf Inhaltsstoffe erfolgte mit Hilfe der Senftschen und Fehlingschen Lösungen in Kapillaren in der schon früher beschriebenen Weise (DAUMANN 1928, 1930); dabei ergab sich die Anwesenheit von Mono- und Disacchariden (Fruktose, Glukose, Saccharose) im Nektar von *M. perennis*. Den Zuckernachweis im Nektar dieser Art hat bereits FUJII (zit. bei DAUMANN 1928 und WEISS l. c.) erbracht, indem er die Exkrettropfen in Glaskapillaren aufsaugte und dann in den geschlossenen Röhren mit essigsäurem Phenylhydrazin (Senftsche Lösung) erhitzte.

Die beiden pfriemlichen Gebilde der weiblichen Blüte von *Mercurialis annua* stimmen in Form und Bau mit denen von *M. perennis* im wesentlichen überein; meist sind sie bei *M. annua* etwas kleiner als bei *M. perennis*. Auch in der Lage und im histologischen Bau des Blütennektariums herrscht zwischen beiden Arten Übereinstimmung; lediglich ist eine Zuckeranreicherung im Nektariumparenchym während der Anthese bei *M. annua* kaum erkennbar. Die auch bei *M. annua* ausschliesslich durch Nektarspalten erfolgende Nektarausscheidung ist äusserst schwach und nur, wie schon erwähnt, zu Anthesebeginn erkennbar; es handelt sich bei dieser Art nur um Nektarspuren, so dass dieses Nektarium als rudimentär bezeichnet werden kann⁵).

³) 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 1930).

⁴) In methodischer Hinsicht sei bemerkt, dass die direkte Beobachtung des Exkretionsvorganges an dicken Oberflächenschnitten des Nektariums in Luft nach der an anderer Stelle bereits geschilderten Methode (DAUMANN 1931) möglich ist.

⁵) Zwecks Prüfung derartiger Nektarspuren auf Inhaltsstoffe verwendete ich mit Vorteil reine, sehr fein zugespitzte Filterpapierstücke; die vollgesaugten Papierteilchen wurden nach den für Schnitte angegebenen Methoden (man vgl. die Fussnote 3) auf den Zuckergehalt untersucht. Dabei ergab sich eine annähernde Übereinstimmung im Zuckergehalt des Nektars von *M. annua* und *M. perennis*.

Insektenbesuch

In Übereinstimmung mit den bisherigen Angaben (KNUTH l. c., HILDEBRAND l. c.) kam ich auf Grund langjähriger Beobachtungen im Freiland und botanischen Garten zu der Überzeugung, dass der Insektenbesuch an den Blüten beider Arten nur ein gelegentlicher und lediglich auf die männlichen Blüten beschränkt ist. Nach meinen Beobachtungen sind es vor allem verschiedene Schwebfliegen (*Syrphidae*) und die Honigbiene (*Apis mellifica* L.), die sich vereinzelt auf den männlichen Blüten (in stärkerer Masse von *M. annua*, weniger schon von *M. perennis*) einfinden und dort Pollen ernten, eine Erscheinung, die bei Windblütlern nichts Aussergewöhnliches darstellt. Aus einem derartigen Besuch der Blüten durch vereinzelt Insekten auf Insektenblütigkeit zu schliessen, wie dies WEISS (l. c.) tut, wäre verfehlt. Bekanntlich sammelt z. B. die Honigbiene, manchmal sogar bei hoher Blumenstetigkeit, Pollen auch auf den Blüten anderer ausgeprägter Windblütler, wobei sie den mehligem Pollen mit im Honigmagen mitgebrachtem Honig befeuchtet, der auf diese Weise klebrig und so für den Abtransport geeignet wird. Schon HILDEBRAND (l. c.) konnte dies z. B. an den männlichen Blüten von *Corylus avellana* L., *Cannabis sativa* L. und *Typha latifolia* L. beobachten. Wesentlich ist, dass nur männliche Blüten von *Mercurialis annua* und *M. perennis* gelegentlich von Insekten besucht werden, auch wenn männliche und weibliche Pflanzen beider Arten dicht nebeneinander wachsen und gleichzeitig blühen, bzw. bei vereinzelt vorkommender monözischer Blütenverteilung auch auf derselben Pflanze, eine Tatsache, die ich ausnahmslos immer wieder feststellen konnte. Daher erscheint auch die Schlussfolgerung von HILDEBRAND, dass die Nektarausscheidung in der weiblichen Blüte und der Blumenduft der männlichen Blüte von *Mercurialis*, zumindestens bei den beiden untersuchten Arten, bestäubungsökologisch bedeutungslos sind und dass es sich bei ihnen um Windblütler handelt, voll und ganz berechtigt.

Diskussion einiger Ergebnisse

Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse spricht vieles dafür, dass die Windblütigkeit wohl aller Angiospermengruppen eine sekundäre, phylogenetisch aus der Tierblütigkeit (konkret Insektenblütigkeit) entstandene Erscheinung ist. Auch bei *Mercurialis* lassen vor allem die Pollenbeschaffenheit (Kittstoffreste) und die Nektariumverhältnisse (Beschränkung auf das eine Geschlecht, ein rudimentäres Blütennektarium bei *M. annua*) eine derartige Vermutung zu, da ja windblütige Pflanzen aus den verschiedensten, heute noch gut erkennbaren tierblütigen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen unter anderem regelmässig eine Verringerung der Kittstoffmenge auf der Pollenkornoberfläche und eine Rückbildung des Blütennektariums erkennen lassen. Auch der so wie die Nektarausscheidung nur auf das eine Geschlecht beschränkte Blumenduft von *Mercurialis* könnte als noch nicht vollkommen rückgebildetes Merkmal der ursprünglichen Insektenblütigkeit aufgefasst werden. Die Vermutung von WEISS (l. c.) „Die Vorgänger von *Mercurialis* werden wohl Windblütler gewesen sein, und vielleicht ist durch die Entstehung zweihäusiger Pflanzen *Mercurialis* auf Insektenbesuch angewiesen worden, ähnlich wie das für die Weiden der Fall ist, die gewiss auch

von Windblütlern abstammen.“ entbehrt hingegen meiner Meinung nach jeglicher Grundlage. Ganz allgemein bin ich der Ansicht, dass wir keinerlei verlässliche Anhaltspunkte dafür haben, dass überhaupt bei Angiospermen phylogenetisch eine Rückkehr zur Tierbestäubung (konkret zur Entomogamie) in solchen Verwandtschaftskreisen erfolgte, die früher Windblütler gewesen sind. TAKHTAJAN (1959), der als Beispiele solcher Verwandtschaftskreise *Euphorbia* L., *Ficus* L., *Castanea* MILL., die *Nyctaginaceae*, manche *Chenopodiaceae*, *Salicaceae* und *Araceae* anführt, gibt dafür leider keine Begründung an. Bei *Salix* L. z. B. erscheint es meiner Ansicht nach wahrscheinlicher, dass entwicklungsgeschichtlich trotz weitgehenden Reduktionen in der Blütenregion ein Blütennektarium bei beiden Geschlechtern, klebriger Pollen und mehr oder minder eine optische Fernanlockung blumenbesuchender Insekten durch die Blütenstände aus insektenblütiger Vergangenheit erhalten blieben und so auch rezent diese Bestäubungsart noch ermöglichen, ohne dass die Angiospermen-Vorfahren dieser Gattung je windblütig gewesen sind. *Castanea* kann als im Übergang von der Insekten- zur sekundären Windblütigkeit begriffen angesehen werden, wofür auch das nur auf das eine Geschlecht (auf die männlichen Blüten) beschränkte rudimentäre Nektarium (DAUMANN 1941) und die Pollenbeschaffenheit (noch unveröffentlichte Untersuchungen) sprechen.

WEISS (l. c.) fasst *Mercurialis* als zumindestens vorwiegend insektenblütig auf. Gegen diese Auffassung wandten sich später HILDEBRAND (l. c.) und POHL (1937). In Übereinstimmung mit diesen beiden Autoren bekräftigten die vorliegenden Untersuchungen auf Grund weiterer, bisher noch unbekannter Merkmale die alte Auffassung, dass zumindestens die beiden in dieser Hinsicht genauer bekannten Arten *Mercurialis perennis* und *M. annua* den windbestäubten Gewächsen zuzurechnen sind, die noch bestäubungsökologisch heute bereits bedeutungslose Anklänge an eine insektenblütige Vergangenheit aufweisen.

Souhrn

U dvou druhů rodu *Mercurialis* L. (*M. perennis* L., *M. annua* L.) byly sledovány trvání a průběh kvetení. Jenom samičí květ obsahuje nektarium, které u *M. perennis* intenzivně vylučuje, u *M. annua* je však rudimentární. Toto nektarium je po stránce opylovačí ekologie bezvýznamné už proto, že chybí květu samčímu. Byly popsány histologická stavba květního nektaria a způsob vylučování nektaru. Prokazatelnou vůni vydávající jen samčí květy (mnohem silnější u druhu *M. annua*); i tato vůně je omezena na jedno pohlaví obou studovaných, převážně dvoudomých druhů a je též pro opylení bezvýznamná. Odmršťování samčích květů během kvetení, zvláště zřetelné u *M. annua* (WETTSTEIN 1916), nepodporuje podstatně vysypání pylu do vzduchu, naopak představuje plýtvání pylem. Opylení větrem se děje převážně ze samčích květů, které zůstávají aspoň dočasně na rostlině. Rod *Mercurialis* by proto neměl být zařazen do DELPINOVY ekologické skupiny *Explodiflorae*, jak to navrhl WETTSTEIN. Pylová zrnka obou druhů vykazují na svém povrchu zbytky lepkavé hmoty (silnější u *M. perennis*); tyto zbytky spolu s květním nektariem, omezeným na jedno pohlaví a u *M. annua* rudimentárním, popř. i vůně samčích květů, charakterizují oba druhy jako druhotně větrosprašné. Po této stránce je *M. annua* (s výjimkou vůně) více odvozena než *M. perennis*. Jen příležitostná návštěva hmyzu (zejména pestřenek a včely medonosné) je omezena na samčí květy obou druhů, a proto po stránce opylovačí ekologie bezvýznamná. Oba studované druhy bažanky jsou výhradně větrosprašné. Domněnka, že se u *Mercurialis* ukazuje návrat od druhotné větrosprašnosti k původní hmyzospašnosti (WEISS 1906), je neodůvodněna; pro takovou domněnku doposud nemáme žádné spolehlivé argumenty u žádného zástupce krytosemenných rostlin.

Literatur

- CAMMERLOHER H. (1931): Blütenbiologie I. Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. — Berlin. [199 p.]
- DAUMANN E. (1928): Zur Biologie der Blüte von *Nicotiana glauca* Grah. Zugleich ein Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse über ungewöhnlichen Blumenbesuch der Honigbiene. — *Biologia Generalis*, Wien, 4 : 571—588.
- (1930): Das Blütennektarium von *Nepenthes*. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien I. — *Beih. Bot. Centralbl.*, Sect. 1, Dresden, 47 : 1—14.
- (1931): Zur Morphologie und Ökologie der Blüte von *Stratiotes aloides* L. — *Planta*, Berlin, 14 : 766—776.
- (1941): Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. — *Beih. Bot. Centralbl.*, Sect. A, Dresden, 61 : 11—82.
- (1963): Zur Blütenökologie von *Veratrum nigrum* L. — *Preslia*, Praha, 35 : 289—296.
- (1970): Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veget.*, Berlin, 80 : 463—590.
- EICHLER A. W. (1878): Blüthendiagramme II. — Leipzig. [560 p.]
- FISCHER H. (1890): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. — Breslau. [72 p.]
- HILDEBRAND F. (1908): Einige weitere biologische Beobachtungen. — *Beih. Bot. Centralbl.*, Sect. 1, Dresden, 24 : 83—95.
- KNOLL F. (1930): Über Pollenkitt und Bestäubungsart. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — *Zeitschr. f. Bot.*, Jena, 23 : 609—675.
- (1936): Eine Streuvorrichtung zur Untersuchung der Pollenvermittlung. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, Wien, 85 : 161—182.
- KNUTH P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie Tom. 2. Vol. 2. — Leipzig. [705 p.]
- KUGLER H. (1970): Blütenökologie. Ed. 2. — Stuttgart. [345 p.]
- POHL F. (1929): Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. — *Beih. Bot. Centralbl.*, Sect. 1, Dresden, 46 : 286—305.
- (1937): Die Pollenerzeugung der Windblütler. Eine vergleichende Untersuchung mit Ausblicken auf den Bestäubungshaushalt tierblütiger Gewächse und die pollenanalytische Waldgeschichtsforschung. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens VI. — *Beih. Bot. Centralbl.*, Sect. A, Dresden, 56 : 365—470.
- TAKHTAJAN A. (1959): Die Evolution der Angiospermen. — Jena. [344 p.]
- WEISS F. E. (1906): Die Blütenbiologie von *Mercurialis*. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, Berlin, 24 : 501—505.
- WETTSTEIN R. (1916): Das Abschleudern der männlichen Blüten bei *Mercurialis*. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, Berlin, 34 : 829—836.

Eingegangen am 12. November 1971
Recenzent: Z. Černohorský