Beobachtungen an Saxifraga granulata.

Von **W. Brenner.**

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

Die hübsche Steinbrechart, die an Waldrändern und Wiesenrainen da und dort getroffen wird und die überall, wo sie einmal sich festgesetzt hat, vermöge ihrer zahlreichen am Grunde des Stengels sitzenden Brutknöllchen rasch zu ganzen Gesellschaften sich vermehrt, zeigt in ihrem ganzen Bau und speziell in ihrer Blütenentwicklung eigenartige, mathematisch regelmäßige Verhältnisse, die im folgenden dargelegt werden sollen.

Im Spätherbst entwickelt sich aus der Brutknospe eine kleine Blattrosette, aus deren Mitte im März des folgenden Jahres ein rasch aufschießender Blütentrieb mit nach oben bald kleiner werdenden Blättchen wächst. In den Achseln der letzteren entspringt gewöhnlich je ein Seitenast und an diesem wieder Triebe dritter und hie und da sogar vierter Ordnung. Am Ende jeder Verzweigung dieses rispenartigen Blütenstandes steht eine Blüte, im ganzen sind es deren 1 bis 35. Mit der Entwicklung ihres Blütenreichtums geht die Pflanze jedoch äußerst sparsam vor. Zuerst blüht nur die Gipfelblüte auf und bietet, ihre im Verlauf der nächsten Tage noch von 13 auf 17 mm heranwachsenden Blumenblätter zuerst röhrenförmig, dann kelchartig öffnend, den Pollen aus.

Je nach der Witterung dauert dieses Geschäft 3 bis 5 Tage. Wir sehen hierbei ein wunderbares Spiel der Staubblätter vor sich gehen, indem, wie dies schon Sprengel beobachtete und nach ihm verschiedene Autoren für eine Reihe von Saxifragen beschrieben, nicht alle miteinander reifen, sondern eines nach dem anderen im Verlauf einer halben bis weniger Stunden sich in die Mitte einstellt, seinen Pollen den besuchenden Insekten darbietet und darnach wieder an die Peripherie zurückkehrt. Nur bei ganz schönem Wetter treffen hierbei zwei oder drei aufeinanderfolgende Antheren in der Mitte zusammen. Dieses Spiel wird durch einen bestimmt geregelten Wachstumsvorgang hervorgebracht, der alle Staubfäden vom Beginn der Blütenentwicklung an bis zu ihrem Verwelken betrifft und der zeitweise, nämlich eben bei der Einstellung die äußere und bei der Rückkehr die innere Seite stärker fördert. Bei der eben geöffneten Blüte finden wir daher alle 10 Staubgefäße mit ihren Kolben auf verschiedener Höhe der Blüte angelangt, nach der Reihenfolge ihres bevorstehenden Aufspringens (vgl. Fig. 1).

Die Ansicht Treviranus[1]), als ob die Bewegung der Staubblätter der Selbstbefruchtung diene, ist schon lange als irrig erkannt worden.

1) Bot. Ztg., 1863, pag. 6.

Die Blüte ist vielmehr ausgesprochen protandrisch. Erst nachdem das letzte Staubgefäß seine Arbeit getan hat, beginnt nämlich, wie dies schon Sprengel beschreibt, die Weiterentwicklung der weiblichen Organe. Die Griffel, die bisher zangenartig gegeneinander gestanden, wachsen rasch heran, während ihre Narben sich ganz allmählich voneinander entfernen und auch die Blütenkrone, offenbar um das Eindringen in ihren Grund und damit das Abstreifen des Pollens auf den Narben zu erleichtern, sich immer weiter öffnet.

4 bis 8 Tage lang dauert die Empfängnisfähigkeit der Blüte, dann rollen sich die Blumenblätter am Rande ein, fallen nach wenigen Tagen ab und die zweihörnige Kapselfrucht beginnt zu schwellen.

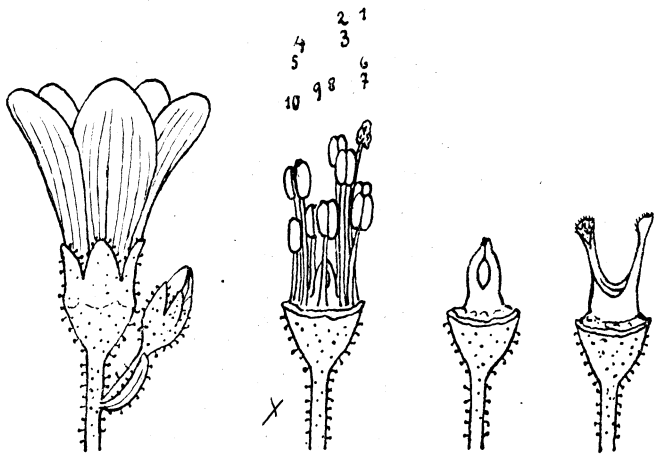


Fig. 1. *1* Blüte zweiter Ordnung eines rechts gewundenen Exemplars, vom Zentrum aus gesehen; *2* Gipfelblüte eines rechts gewundenen Exemplars nach Entfernung der Blumenblätter und Kelchzipfel; *3* und *4* verschiedene Stadien der Griffelentwicklung.

Während der zweiten Entwicklungsperiode der Gipfelblüte schicken sich die Endblüten der Triebe zweiter Ordnung zum Aufblühen an. Solange jene noch blühte sind sie bescheiden in tieferen Regionen geblieben, nun aber strecken sich die Stiele rasch und heben wenigstens die 3 bis 4 oberen über die verblühte Gipfelblüte hinaus, so daß sie, freistehend, von Insekten beachtet und besucht werden können. Der ursprünglich rein botrytische Blütenstand kann dadurch, wenn nur wenige Seitenäste zweiter Ordnung vorhanden sind, einen cymösen Charakter annehmen. Die Entwicklung der Seitenblüten vollzieht sich ebenfalls in einem Zeitraum von 8 bis 14 Tagen. Dann folgen in ähnlicher Weise die Blüten dritter und hierauf diejenigen vierter Ordnung, so daß also die ganze Blütezeit der Pflanze sich auf einen Zeitraum von 4 bis 8 Wochen verteilen kann.

An dieser eben beschriebenen Entwicklung der Blüten von Saxifraga ist das eigenartige Verhalten der Staubfäden schon mehrfach Gegenstand mehr oder weniger eingehender Untersuchungen gewesen. Schon Sprengel und Hildebrandt beschrieben sie und Engler widmet ihr einen längeren Artikel[1]). In diesem fiel mir als jedenfalls für mein Untersuchungsobjekt unrichtig die Bemerkung auf, daß sich zwei, meist zwei aufeinanderfolgende Staubgefäße jeweilen zusammenneigen. Bei günstiger Witterung kommt es allerdings häufig vor, daß zwei, sogar drei in der Mitte der Blüte zusammentreffen, stets sind dieselben jedoch auf verschiedener Stufe der Entwicklung, haben sich nacheinander dem Zentrum zu bewegt und verlassen ihre Stellung auch wieder nacheinander. Ferner überragen nicht nur die fünf äußeren Staubgefäße die inneren, wie Engler sagt, sondern es zeigt sich von Staubgefäß zu Staubgefäß ein fast gleicher Unterschied der Größe und zwar in ganz gleicher Weise wie bei S. granulata auch bei S. rotundifolia, cuneifolia und mehreren andern Arten, die ich bisher zu beobachten Gelegenheit hatte.

Kerners Bemerkung, daß die Staubgefäße „in einer ganz bestimmten Reihenfolge", die aber nicht näher bezeichnet wird, sich bewegen, veranlaßte mich, dies genauer zu untersuchen. Zuerst konnte ich lange keine genaue Gesetzmäßigkeit ausfindig machen bis ich schließlich darauf aufmerksam wurde, daß die Pflanze hierin und, wie sich bald zeigte, auch in ihrem ganzen äußeren Aufbau **zwei Typen** zeigt, einen um es kurz zu sagen **linken** und einen **rechten.**

Die beiden Formen unterscheiden sich zunächst darin, daß sich bei jenem, vom Gipfel des Sprosses aus betrachtet, die Blätter in einer gegen den Uhrzeiger (nach links) gewundenen Spirale von unten nach oben folgen, bei diesem dagegen in einer mit dem Uhrzeiger (nach rechts) gewundenen. Die Divergenz der Seitenorgane beträgt in der Regel ca. 144°, also $^2/_5$ der vollen Drehung, bisweilen auch 135°, also $^3/_8$ oder ein dazwischen liegender Bruchteil. Beim linksgewundenen Typus stehen ferner die Triebe und Blüten dritter Ordnung vom Gipfel des Hauptsprosses aus gesehen links, beim rechtsgewundenen rechts von den Trieben und Blüten zweiter Ordnung (Fig. 2).

Dieses letztere Merkmal ist das auffälligste und diente mir daher auch nach vielfacher Kontrolle als einfaches Mittel zur Bestimmung des Zahlenverhältnisses der beiden Formen. Es ergab sich hierbei, daß beide Typen in fast genau gleicher Zahl vertreten sind. Es waren z. B. von 139 untersuchten Exemplaren 68 links und 71 rechts gewunden.

1) A. Engler, Beobachtung über die Bewegung der Staubblätter bei den Arten des Genus Saxifraga. Bot. Ztg. 26, 1868, pag. 833 ff.

Nach dieser Beobachtung entwirrte sich nun die scheinbare Unregelmäßigkeit im Aufspringen der Antheren zu einer klaren Gesetzmäßigkeit.

Betrachten wir zunächst nur die Gipfelblüten des Haupttriebes, so finden wir, daß auch hier zwei Typen zu unterscheiden sind, ein linker und ein rechter, welche beide aus Fig. 2 am deutlichsten ersehen werden können. Für den rechten Typus mag auch Fig. 1_2 verglichen werden. Wie die Blätter und Seitentriebe folgen sich also auch die Staubgefäße in gleichem Sinne nach links resp. rechts, ein neuer Beweis, wenn es solcher noch bedurfte, für die Blattnatur

Linke aufblühende Gipfelblüte mit markierter Seitenblüte. Rechte

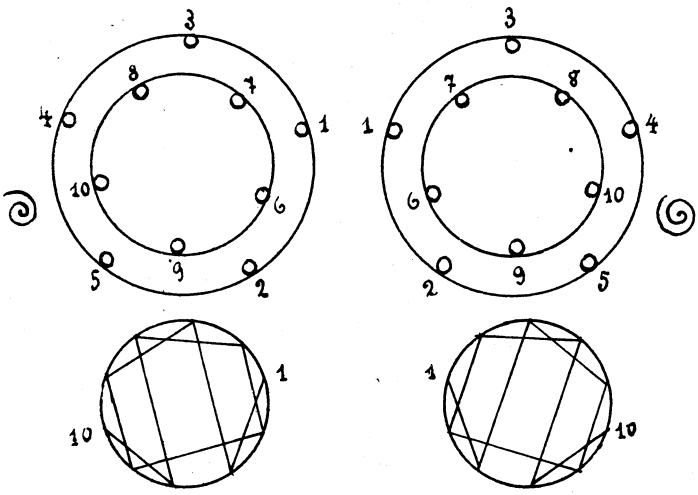


Fig. 2. Schema der Entwicklung der Staubgefäße.

dieser Organe. Der Grund, warum die Staubgefäße 2 und 9 außerhalb der Reihenfolge liegen, scheint der, daß, da zuerst der äußere Staubblattkreis aufblühen muß, sonst einmal in der Entwicklung zwei unmittelbar nebeneinander stehende Antheren zur Reife gebracht werden müßten (die jetzige 2 als 5 und dann 6), was wohl aus inneren Ursachen nicht angängig ist. Ferner würde dann das letzte Staubgefäß nicht dem ersten direkt gegenüberliegen, wie dies jetzt der Fall ist. Es werden darum in folgender Weise je 1, 2 oder 3 Staubgefäße übersprungen:

1 3 1 1 2 1 1 3 1

wodurch die symmetrische Figur der Zeichnung entsteht. H. Müller[1]) gibt für zwei Arten in seinen Zeichnungen die Reihenfolge des Auf-

1) H. Müller, Alpenblumen.

springens der Antheren von 1 bis 5 an, nämlich für S. caesia und stellaris. Es stimmt dieselbe mit der hier ganz beschriebenen überein und zwar muß die Zeichnung der ersteren Art für die Gipfelblüte eines rechtsgewundenen, die der zweiten für die eines linksgewundenen Exemplars gelten. Bezeichnend ist, daß bei S. caesia zweimal die Ziffer 5 steht und dazu bemerkt wird: „3 oder vielmehr 5“, woraus jedoch nicht ganz klar zu werden ist, was aber zeigt, daß Müller auch die Unregelmäßigkeit bei 2 und 3 auffiel.

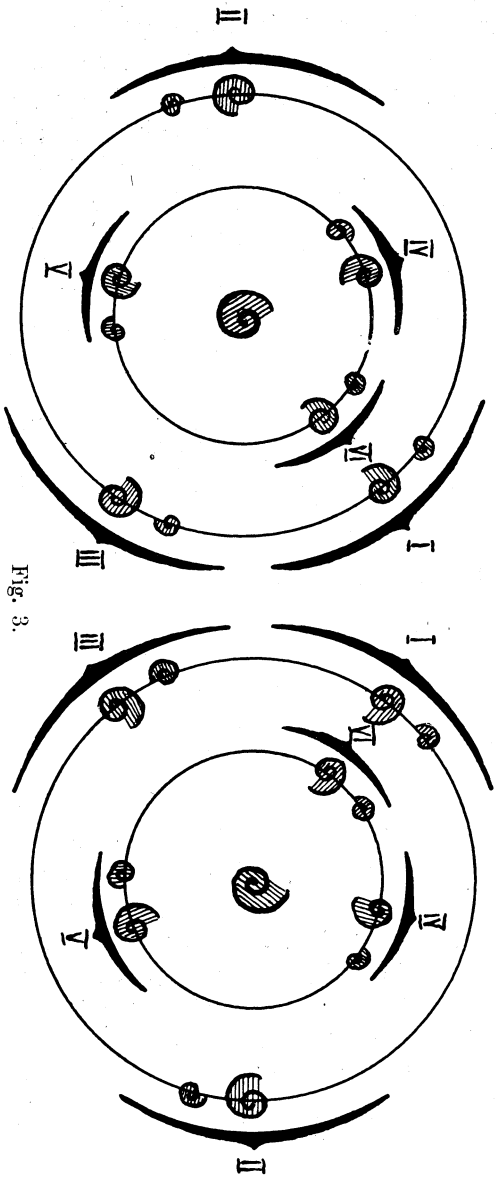


Fig. 3. Links gewundenes Exemplar mit Gipfelblüte und Blüten zweiter und dritter Ordnung. $^2/_5$ Stellung. Rechts (Spiralen von außen nach innen zu lesen.)

Gehen wir zur Betrachtung der Seitenblüten über, so gilt hier zunächst folgendes einfache Gesetz:

Das erste Staubgefäß liegt stets der Seitenblüte nächst höherer Ordnung, oder wenn keine solche mehr vorhanden, nächst niederer Ordnung gegenüber.

Im weiteren ergibt sich jedoch die zunächst auffallende Tatsache, daß nur die Blüten ungerader (dritter und ev. fünfter) Ordnung in gleicher Weise wie die Gipfelblüte ihre Staubblätter entwickeln, daß dagegen die Blüten gerader (zweiter und vierter) Ordnung die umgekehrte Reihenfolge innehalten. Es erklärt sich dies daraus, daß die

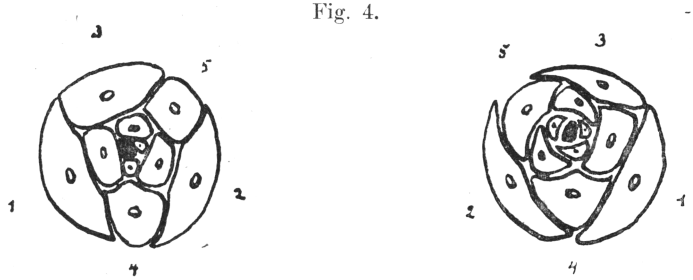
Stöcke offenbar aus beiderlei Elementen in der Art zusammengesetzt sind, daß **die Triebe ungerader Ordnung gleich, die Triebe gerader Ordnung dagegen ungleich gerichtet sind wie der Haupttrieb.** Bei den Trieben zweiter Ordnung läßt sich dies auch an den Blattorganen konstatieren, indem außer den Stützblättchen am Grunde derselben gewöhnlich noch ein kleines Schuppenblatt in der Mitte steht, auf welches das Deckblatt des seitlichen Blütenstiels als drittes, also um ca. 290° gegen das erste gedreht, folgt. Daher kommt es auch, daß die Blüten dritter Ordnung bei den Exemplaren mit linksgewundenem Haupttrieb von der Mitte aus gesehen links, bei den mit rechtsgewundenen dagegen rechts von den Blüten zweiter Ordnung stehen, wie Fig. 2 zeigt. Bei den Trieben höherer Ordnung läßt sich nur aus der Art des Aufblühens der Staubblätter schließen, daß sie wieder in umgekehrtem Sinne gedreht sein müssen. Die hier dargelegten Verhältnisse sind in Fig. 3 veranschaulicht.

Eine besondere biologische Bedeutung dürfte dieser Doppelnatur der Saxifraga granulata resp. ihrer verschiedenen Triebe wohl kaum zukommen. Von einer etwa dadurch notwendig werdenden Kreuzbefruchtung der beiden Typen kann keine Rede sein, da das anfliegende Insekt wohl kaum in solch mathematischer Regelmäßigkeit zu Werke gehen dürfte, daß etwa nur Pollen von einer links gewundenen auf eine rechts gewundene Blüte gebracht würde. Überdies schließt die Protandrie der Blüten, verbunden mit der regelmäßigen Ablösung der ersten Blüten durch die zweiten usf., Befruchtung eines Stockes mit eigenem Pollen schon vollständig aus. Auch ein Dimorphismus der Narbenpapillen und Pollenkörner ist nicht zu beobachten. Die Erscheinung ist wohl einfach auf eine ursprüngliche, in der embryonalen Entwicklung schon gegebene Zweiteilung zurückzuführen resp., wenn wir die meist asexuelle Vermehrung der Art berücksichtigen, darauf, daß die Bulbillen gerader Ordnung, entsprechend den Trieben gerader Ordnung, entgegengesetzt gedrehte Exemplare liefern, wie dies Fig. 4 zeigt. Es ist bei der Feststellung dieser Tatsache allerdings oft schwierig, die Ordnungszahl der Knöllchen genau zu bestimmen, da die Nichtbeachtung verkümmerter Seitentriebe eine falsche Feststellung liefert.

Als Hauptbesucher der Pflanze ist neben den Bienen eine Bombylius-Art zu nennen, die bei trübem Wetter stets da und dort in ihrer charakteristischen Weise regunglos an den durch Drüsenhaare klebrigen Stengeln sitzt oder träge hin und her schreitet, ihren ca. 10 mm langen Rüssel meist gerade vorstreckend. Bei Sonnenschein schwebt die Fliege minutenlang über den leuchtenden Blüten, um den klebrigen Honig auf

ihrem Grunde zu saugen oder auch sich den süßen Saft direkt aus dem glasartig glänzenden Polster des Blütenbodens zu erbohren. Bei Bombylius bilden die Unterlippe und die von ihr umschlossene Oberlippe zwei zu einer Röhre vereinigte Rinnen, zwischen denen sich die Unterkiefer als zwei sehr dünne Borsten, die zu einem Stück verwachsenen Oberkiefer aber als kräftige, verbreiterte, am Ende spitze Borste hin und her schieben. Die Oberlippe selbst ist in eine äußerst feine starre Spitze, einem Dolche gleich, ausgezogen [1]). Als zufällige Besucher, die es hauptsächlich auf den Pollen abgesehen haben, fand ich besonders eine Haltica-Art, die auch Engler erwähnt.

Fig. 4.



Bulbille von rechtsgewundenem Exemplar (links gewunden).

Bulbille von linksgewundenem Exemplar (rechts gewunden).

Der hier beschriebene, links und rechts gewundene Bau scheint ein den Saxifragen mehr oder weniger allgemein zukommender zu sein. Im botanischen Garten in Basel standen mir folgende Arten zum Vergleich zur Verfügung:

S. Aizoon, ceratophylla, Cotyledon, decipiens, S. Geum, muscoides, pentadactylis und rotundifolia. Die Divergenz der Seitenorgane ist jedoch bei manchen Arten eine unregelmäßige und darum die Feststellung des Typus nicht so leicht wie bei S. granulata. Besonders erschwert wird sie da, wo, wie bei S. geum u. a. der Blütenstand, sei es von Natur oder durch seitliche Beleuchtung einseitswendig ist. Der Wechsel links und rechts gewundener Seitenäste verschiedener Ordnung scheint nicht bei allen Arten gleich konstant wie bei S. granulata und infolgedessen auch der Wechsel des Aufblühens der Staubblätter. Jedenfalls erfordert die Konstatierung dieser Verhältnisse eine beständige Beobachtung der Pflanzen vom Beginn ihres Aufblühens an, was späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben mag.

1) Knuth, Blütenbiologie, Bd. I, pag. 215.