© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich **130** (1993): 99-125

Struktur, Antheseverlauf und Bestäubung der Blüte von *Nigella arvensis* (Ranunculaceae)

Anton WEBER

Blütenbau, Blühdynamik (Bewegungen der Staubblätter und Griffel) und Bestäubung von *Nigella arvensis* werden zusammenfassend dargestellt. Neue Beobachtungen beziehen sich u.a. auf die Öffnung der Antheren und die Pollenpräsentation, auf den hochkomplexen Bau der Nektarblätter (insbesondere Struktur und Funktion der glitzernden Körper), auf die Bewegungsvorgänge und auf das verhältnismäßig breite Spektrum legitimer und illegitimer Blütenbesucher. Evolutionäre Aspekte (Entstehung des komplexen Pollinationssyndroms) werden diskutiert.

WEBER A., 1993: Structure, dynamics and pollination of the flower of *Nigella arvensis* (Ranunculaceae).
A comprehensive description of the flower structure, floral dynamics (movements of the stamens and styles) and pollination of *Nigella arvensis* is presented. New observations refer, inter alias, to the anther dehiscence and pollen presentation, the complex structure of the nectaries (especially structure and function of the glistening bodies), the stamen movements, and the relatively broad spectrum of legitimate and illegitimate flower visitors. Evolutionary aspects (phylogeny of the complex pollination syndrome) are discussed.

Keywords: Ranunculaceae, *Nigella*; flower structure, pollination syndrome, nectary structure, false nectaries, anther dehiscence, pollen presentation, stamen and style movements, pollination; *Apis, Pyrobombus, Bombus, Andrena, Polistes, Cerceris, Ammophila*; evolution of pollination syndrome; Ch. K. SPRENGEL.

Vorbemerkung

Die vorliegende Arbeit ist dem Andenken Christian Konrad SPRENGELs gewidmet und versteht sich als österreichischer Beitrag zum internationalen SPRENGEL-Jahr 1993. SPRENGEL, der mit seinem epochalen Werk „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen" (1793) vor 200 Jahren die Blütenökologie begründet hat, sah nicht nur als erster den Zusammenhang zwischen dem Bau der Blüten und der Bestäubung durch Insekten, sondern legte auch die erste blütenökologische Analyse von *Nigella arvensis* vor.

Die dem Beitrag zugrunde liegenden Beobachtungen wurden im Zusammenhang mit der Herstellung eines Videofilmes (WEBER 1992) gemacht. Er stellt somit gleichzeitig eine erweiterte und mit Illustriationen versehene Begleitveröffentlichung des Films dar.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Einleitung

Nigella arvensis L., der Wilde Schwarzkümmel, ist eine heimische Ranunculacee, die aus mehreren Gründen besondere Beachtung verdient:

(1) Der Bau der strukturell und farblich reich differenzierten Blüten steht in engstem Zusammenhang mit einem speziellen und bezüglich Komplexität und Synorganisation in der heimischen Flora einzigartigen Bestäubungsmodus: Die Blüten stellen sogenannte „Umlaufblüten" („Blüten mit Umwanderungseinrichtung" im Sinne der älteren Blütenbiologen) dar, bei denen das blütenbesuchende Insekt zum Zwecke der Nektargewinnung einen Rundgang um das Blütenzentrum machen muß. Da die Blüten dichogam (proterandrisch) sind, berührt es (entsprechende Körperdimension vorausgesetzt) im männlichen Blütenstadium die Antheren mit dem Rücken und streift den Pollen ab. Im weiblichen Stadium schaben die Griffel den Pollen vom Insektenrücken ab.

(2) Die morphologischen und funktionellen Aspekte der Blütenorgane, insbesondere der Nektar- und Staubblätter, wie auch die Dynamik des Blühverlaufes sind bis heute nicht in allen Einzelheiten bekannt und geklärt. Im folgenden werden einige neue Befunde mitgeteilt, die zeigen, daß die Synorganisation der Blüte noch höher ist, als bisher angenommen wurde. Über die kausale, genetisch-physiologische Seite der Blühdynamik weiß man so gut wie gar nichts.

(3) Über das Spektrum der Bestäuber ist sehr wenig bekannt. Die bisherigen Beobachtungen konzentrierten sich fast ausschließlich auf die Honigbiene.

(4) Der Pflanze kommt wissenschaftshistorisch eine besondere Bedeutung zu: An ihr hat vor genau 200 Jahren Ch. K. SPRENGEL (1793) grundlegende Erkenntnisse über den Zusammenhang zwischen Blütenbau und Übertragung des Pollens durch Insekten gewonnen. Seine präzisen Beobachtungen und scharfsinnigen Schlußfolgerungen müssen noch heute bewundernde Anerkennung finden, und seine Darstellung zu *Nigella arvensis* ist bis dato die ausführlichste in der gesamten Literatur geblieben. SPRENGEL war sich der Bedeutung seiner Erkenntnisse durchaus bewußt. Nicht ohne Stolz vermerkt er (p. 17): „Auf eine so vollständige, befriedigende und keinen Zweifel übrig lassende Art, als ich z.B. die Struktur des wilden Schwarzkümmels erklärt habe, hat noch Niemand die Struktur weder dieser, noch einer anderen Blume

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

erklärt." Von herausragender Qualität sind auch die Illustrationen. Jene, die die ganze Blüte und den Bienenbesuch zeigen, sind in den Abbildungen 1 und 2 reproduziert.

(5) Obwohl früher in Mitteleuropa weit und häufig verbreitet, stellt *N. arvensis* heute eine botanische Rarität ersten Ranges dar. Sie ist durch die volltechnisierte Agrarwirtschaft, die perfektionierte Saatgutreinigung und durch den massiven Einsatz von Herbiziden weitestgehend ausgerottet worden. In den „Roten Listen der gefährdeten Pflanzen Österreichs" (NIKLFELD 1986) wird sie als „stark gefährdet" eingestuft und ist mangels geeigneter Biotope vielerorts schon ausgestorben (bezüglich der früheren und heutigen Verbreitung vgl. STRID 1971a).

Den Anstoß zur Herstellung eines Filmes (WEBER 1992) und zu der vorliegenden Arbeit gab die Entdeckung eines Standortes im Marchfeld (Äcker und Getreidefelder ca. 1 km südlich von Gänserndorf) durch Frau Dr. L. SCHRATT bei einer Geländebegehung im Zuge der „Kartierung der Flora Mitteleuropas". Das Auftreten wurde erstmals im Jahre 1987 beobachtet. Die Filmarbeiten und begleitenden Untersuchungen wurden in den folgenden Jahren z.T. am Standort, z.T. im Botanischen Garten der Universität Wien an in Kultur genommenen Pflanzen durchgeführt.

Taxonomie

Die ersten Monographien der Gattung stammen von BRAND (1895-1896) und TERRACCIANO (1897-1898). In neuerer Zeit hat sich vor allem STRID (1965, 1968, 1969a, b, 1970, 1971, 1972) ausführlich mit der Taxonomie und Cytologie von *Nigella* befaßt. Die neueste taxonomische Bearbeitung stammt von ZOHARY (1983).

Nigella arvensis ist ein polymorpher Formenkomplex, der besonders im östlichen Mittelmeergebiet zahlreiche Unterarten (STRID 1970) bzw. Varietäten (ZOHARY 1983) umfaßt. In Mitteleuropa kommt nur ssp. bzw. var. *arvensis* vor. Auf sie beziehen sich auch die folgenden Ausführungen.

Allgemeiner Blütenbau

Die Blüte ist radiärsymmetrisch und setzt sich in der Regel aus 5 Perigonblättern, 8 Nektarblättern, zahlreichen Staubblättern (50-70) und 5 (seltener 4 oder 3, dann jedoch insbesondere bei späten Blüten oder Seitenblüten höherer Ordnung) Karpellen zusammen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

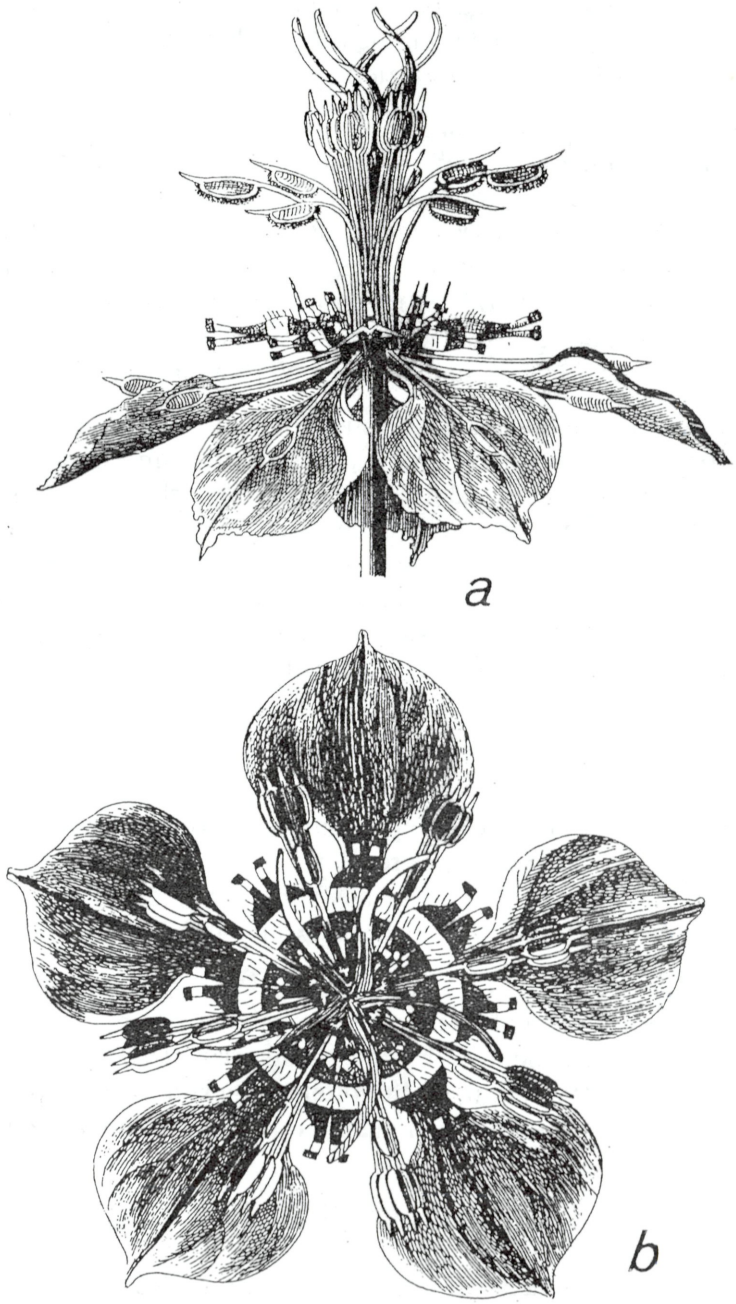


Abb. 1: *Nigella arvensis*, Blüte: (a) Seitenansicht (männliches Stadium); (b) Aufsicht (Übergang zum weiblichen Stadium). Aus SPRENGEL (1793): Tab. VI, Fig. 22 und 4.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

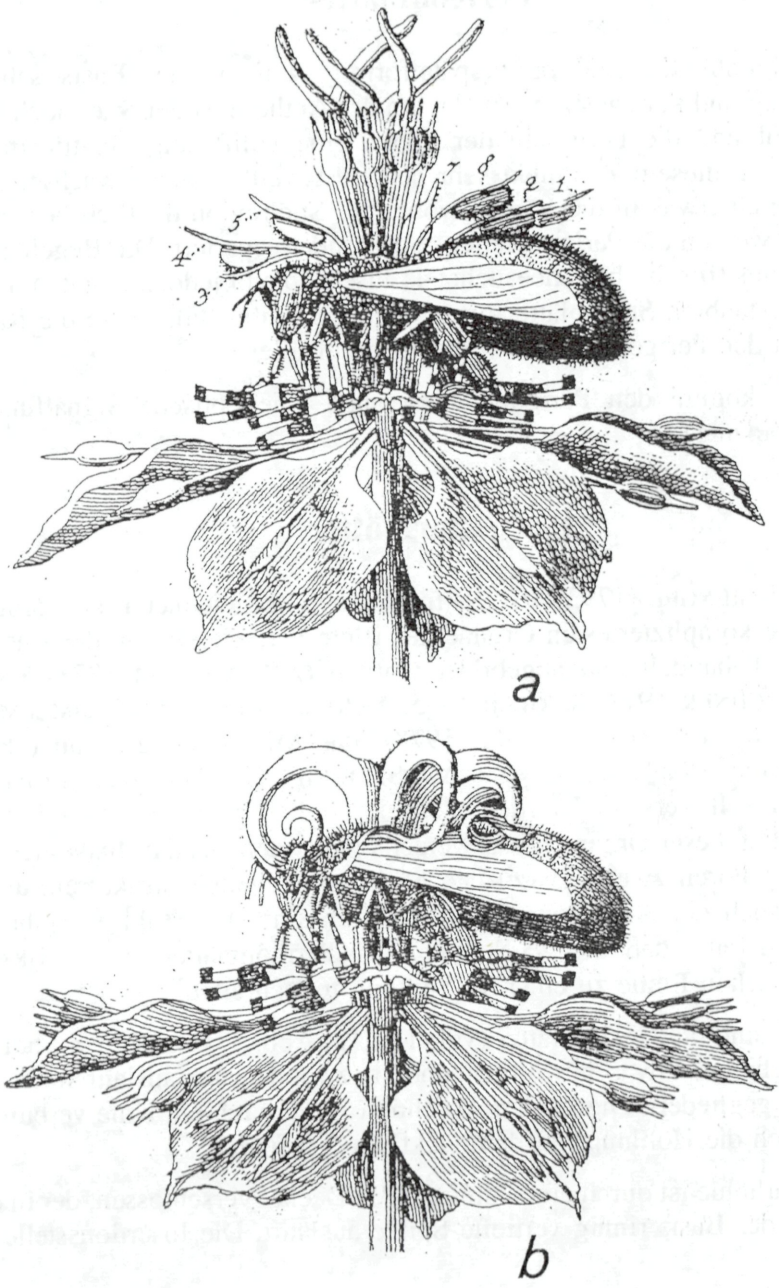


Abb. 2: *Nigella arvensis*, Blüte mit Honigbiene: (a) männliches Stadium; (b) weibliches Stadium. Aus SPRENGEL (1793), Tab. XXIV, Fig. 6 und 9.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Perigonblätter [1]

Die Perigonblätter sind breit spatelförmig, z.T. an der Basis schwach herzförmig und kurz gestielt. Zu Beginn der Anthese ist der Stiel noch kaum entwickelt und die Perigonblätter bilden eine vollflächige Plattform. Die Farbe ist zu diesem Zeitpunkt sehr hell, fast weiß. Danach wachsen diese Blätter noch etwas in die Länge, wobei die Stielregion deutlich hervortritt. Dadurch werden die Perigonblätter voneinander separiert. Die Begehbarkeit des Plateaus (für das blütenbesuchende Insekt) bleibt jedoch erhalten, indem die ausgestäubten Staubblätter niedersinken und ihre Filamente die Räume zwischen den Perigonblättern weitgehend auffüllen.

Natürlich kommt den Perigonblättern auch eine optische Signalfunktion (Fernanlockung) zu.

Nektarblätter

Die von SPRENGEL (1793) als „Saftmaschinen" bezeichneten Nektarblätter stellen die kompliziertesten Organe der Blüte dar. Sie sind in der Literatur mehrfach behandelt und abgebildet worden (z.B. MÜLLER 1873, KNUTH 1898, KIRCHNER 1911, KUGLER 1955, 1970, JAEGER 1957, ZIMMERMANN 1974 [*N. damascena*], KAULICH 1978), das Mitgeteilte geht aber kaum wesentlich über das hinaus, was schon SPRENGEL (1793) festgestellt hat. Im folgenden soll versucht werden, der morphologischen und funktionellen Komplexität dieser Organe besser gerecht zu werden, als dies bisher der Fall war. Sie gehören zweifellos zu den höchstentwickelten Strukturen, die im Blütenbereich der Angiospermen anzutreffen sind. Die Zahl 8 ergibt sich offenbar daraus, daß die 2/5-Stellung der Perigonblätter in der BRAUN-SCHIMPERschen-Reihe zu einer 3/8-Stellung fortschreitet.

Äußerlich sind die Nektarblätter (vgl. Taf. 1b, Abb. 3, 4a) in einen Stiel und einen flächigen, etwas gewölbten und in zwei Hörner auslaufenden Teil („Platte") gegliedert. Die beiden Abschnitte sind durch ein Knie verbunden, in dem sich die Höhlung mit dem Nektarium befindet.

Die Nektarhöhle ist durch einen dreieckigen Deckel verschlossen, der in eine lange, an der Basis rinnig vertiefte Spitze ausläuft. Die Insertionsstelle des

[1] Auf Grund der Homologie mit den entsprechenden Organen der Ranunculus-Blüte werden die Perigonblätter in der Literatur vielfach als Kelchblätter (Sepalen) und die Nektarblätter als Kronblätter (Petalen) bezeichnet.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at



Tafel 1: *Nigella arvensis*: (a) Blüte (männliches Stadium) in Seitenansicht, vordere und hintere Perigon- und Nektarblätter entfernt; (b) Aufsicht auf die Nektarblätter (Stamina und Karpelle abgeschnitten), man beachte die glänzenden Scheinnektarien.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Deckels fungiert als Gelenk: Nach einer Öffnung federt dieser wieder in seine ursprüngliche Lage zurück und verschließt die Nektarhöhle. Die Ränder des Deckels sowie der Nektarhöhle sind dicht mit mehrzelligen Trichomen besetzt (Abb. 3b, 4a, b). Sie bewirken einen dichten Verschluß zwischen den beiden Elementen.

Der Haarverschluß dient offensichtlich nicht nur dazu, das Verdunsten des Nektars zu verhindern. Da man regelmäßig darin Pollenkörner findet, die vom Rüssel der Blütenbesucher abgestreift wurden (Abb. 4c, d), scheint der Haarverschluß auch als eine Art „Rüsselputzer" zu wirken. Auf diese Weise wird eine Kontamination des Nektars verhindert.

Um zum Nektar zu gelangen, muß ein blütenbesuchendes Insekt erst den Deckel öffnen. Wie schon SPRENGEL (1793) bemerkt und in rührend naiver (im Prinzip aber korrekter) Weise formuliert hat, sind Käfer und Fliegen dazu „zu dumm", und die Nektarausbeutung bleibt dem „Genie der Biene" vorbehalten. Natürlich spielen hier aber nicht nur die „Intelligenz" (Flexibilität eines ± stark vorprogrammierten Verhaltens), sondern auch anatomische Voraussetzungen seitens der Insekten (Bau der Mundwerkzeuge etc.) eine Rolle.

Das mit der Nektarproduktion in Zusammenhang stehende Gewebe liegt in einer sackförmigen Höhlung und hebt sich durch seine glänzend grüne Färbung sowie (im Schnitt) durch die dichte Anordnung und starke Färbbarkeit der Zellen vom umgebenden Gewebe deutlich ab. Es reicht bis zum Gefäßbündel, welches das Nektarblatt median durchzieht (Abb. 5, vgl. auch FAHN 1952, 1982 bezügl. *Garidella unguicularis* [= *Nigella unguicularis*]). Ob oder inwieweit der direkte Kontakt mit den Gefäßbündel eine Bedeutung für die Nektarproduktion hat, ist nicht bekannt.

BEHRENS (1879) gibt an, daß die Bildung des Nektars durch Verschleimen und wiederholte Neubildung von Zellwandmaterial unter der Cuticula der Epidermiszellen, also auf sehr ungewöhnliche Weise erfolgt. Diese von SCHOENICHEN (1922) übernommene, von KUGLER (1955, 1970) allerdings kritisch referierte Angabe konnte durch die eigenen Untersuchungen vorerst nicht bestätigt werden, muß aber noch näher überprüft werden.

Auch über die Freisetzung des Nektars (wie auch über dessen Zusammensetzung) besteht noch keine Klarheit. BEHRENS (1879) und FAHN (1952, 1982) geben an, daß der Nektar durch Platzen der Cuticula des Drüsenepithels in die Nektarhöhle gelangt. Hingegen will KAULICH (1978) beobachtet haben, daß er über feine Ausführkanälchen austritt.

Die graublau-grünlich gefärbte (im Verlauf der Anthese allerdings etwas ausbleichende) Platte und die Hörner weisen dunkle Querbanden auf. Da — insbesondere in den ersten Antheseстadien — die Nektarblätter dicht aneinanderschließen, erscheint das Blütenzentrum von mehreren dunklen kon-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

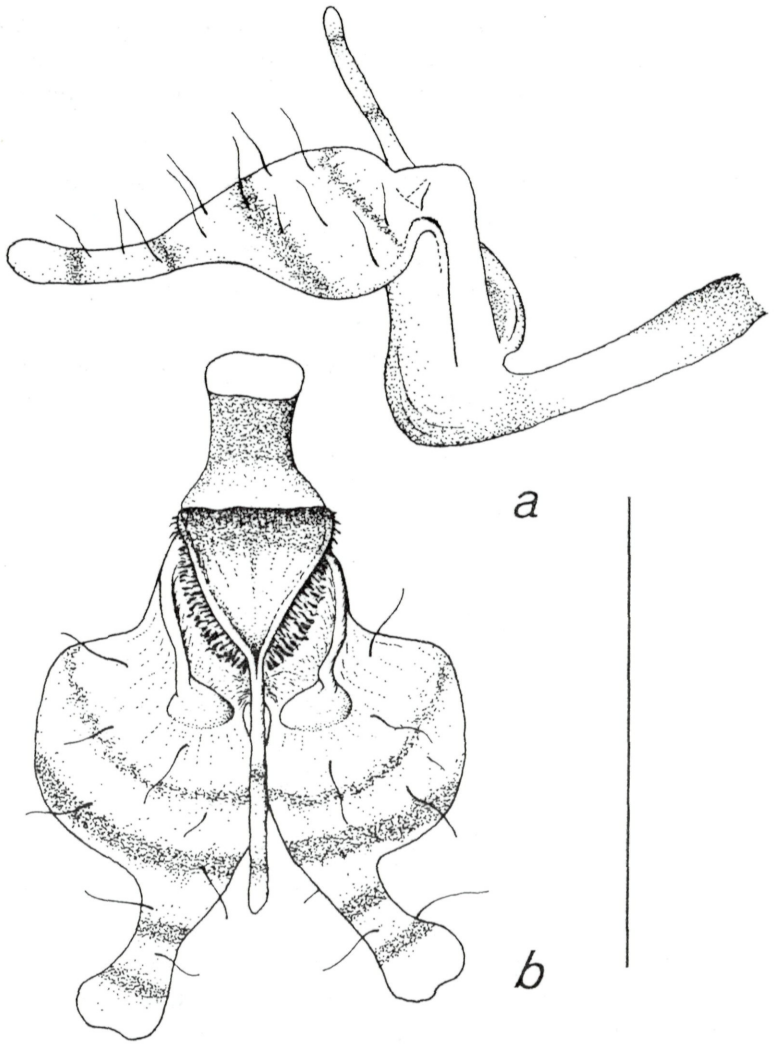


Abb. 3: *Nigella arvensis*, Nektarblatt: (a) Seitenansicht, natürliche Position; (b) Aufsicht. Maßstab: 5 mm.

zentrischen Ringen umgeben (Abb. 1b, Taf. 1b). Schon SPRENGEL (1793) hat die Ansicht geäußert, daß diese Ringe — ein weiterer wird durch dunkle Flecken auf den Filamenten der niedergesunkenen Staubblätter gebildet — Saftmale darstellen. Da Saftmale sonst in Richtung auf das Blütenzentrum orientiert sind, liegt die Annahme nahe, daß die konzentrischen Ringe das

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

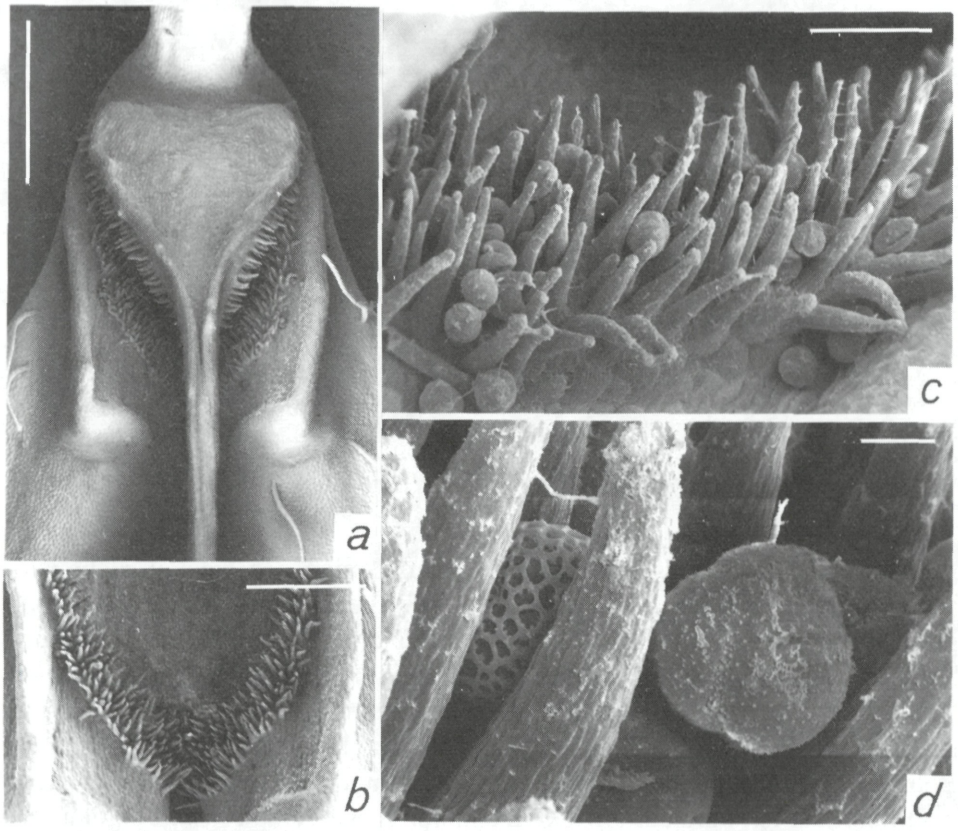


Abb. 4: *Nigella arvensis*, Nektarblatt: (a) Bereich des Nektariums (Deckel durch die c.p.-Trocknung artifiziell etwas gehoben); (b) Nektargrube mit randlichem Haarbesatz; (c, d) Haarbesatz mit abgestreiften Pollenkörnern (das linke in [d] von einer Lamiacee). Maßstab: (a) 1 mm, (b) 0,5 mm, (c) 100 µm, (d) 10 µm.

Insekt optisch in eine Umlaufbahn einlenken. So plausibel diese Vorstellung auch ist, so muß sie doch erst durch Experimente verifiziert werden.

Merkwürdig wenig hat man bisher zwei weitere Strukturen beachtet, nämlich Vorwölbungen auf der Platte, die knapp vor der Nektarhöhle liegen und steil zum gewölbten Teil der Platte hin abfallen. Die Steilflächen sind im Umriß etwa dreieckig, grünlich gefärbt, weitgehend plan und spiegelglatt (Taf. 1b, Abb. 6a). Bei entsprechendem Einfallswinkel glitzern sie durch Reflexion des Lichtes. Ihr Vorhandensein und/oder ihre Funktion wird in fast allen blütenökologischen Darstellungen von *Nigella arvensis* übergangen. Der sonst so scharfsichtige SPRENGEL erwähnt wohl zwei „Höcker" auf den „Saftma-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

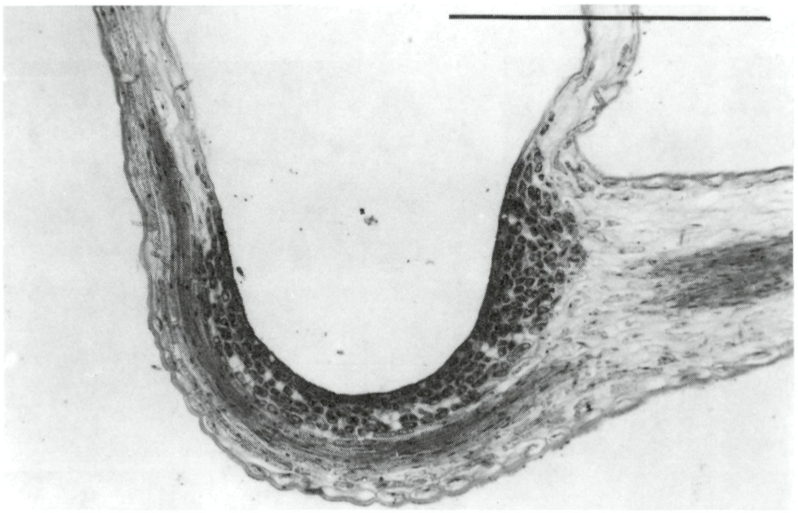


Abb. 5: *Nigella arvensis*, Medianschnitt durch ein Nektarblatt. Maßstab: 1 mm.

schinen", meint aber, sie seien dazu da, daß sich der Deckel nicht verschiebe. Gleicher Meinung ist KNUTH (1898). Lediglich KUGLER (1970: 68) gibt den vagen Hinweis, daß es sich „vielleicht" um ein Scheinnektarium handeln könnte. Tatsächlich kann es aber keinen Zweifel geben, daß diesen Strukturen eine — vermutlich sogar sehr wichtige — Anlockungsfunktion im Sinne eines Scheinnektariums zukommt. Da der Nektar in geschlossenen Behältern sezerniert und aufbewahrt wird und daher von außen nicht wahrnehmbar ist, muß dem Insekt in anderer Weise seine Präsenz signalisiert werden. Dies geschieht hier ganz offensichtlich durch **Imitation** freiliegender Nektartröpfchen. Betrachtet man die Nektarblätter in ihrer natürlichen Lage von der Seite, so kann man erkennen, daß die winzigen Spiegelflächen ziemlich genau waagrecht liegen (Abb. 2a, 3a). Das Licht der Sonne wird also — je nach Einfallswinkel mehr oder minder schräg — **nach oben** reflektiert. Es ist anzunehmen, daß diese Reflexionen von Insekten gut wahrgenommen werden können, wenn sie die Blüte überfliegen.

Erst im Rasterelektronenmikroskop wird genauer sichtbar, wodurch sich das Scheinnektarium strukturell von der Umgebung heraushebt: die Zellen haben eine völlig glatte und plane Oberfläche, während die sonstigen Zellen der Platte papillenartig vorgewölbt sind und ein kompliziertes Muster von längsverlaufenden und verzweigten Kutikularfalten tragen (Abb. 6c, d). Die Grenzen zwischen den beiden Zelltypen sind ausgesprochen scharf (Abb. 6b).

Die Scheinnektarien stellen aller Wahrscheinlichkeit nach die eigentlichen „Saftmale" der Blüte dar, während die durch die dunklen Banden zustande kommenden konzentrischen Ringe diese Bezeichnung nicht verdienen und

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

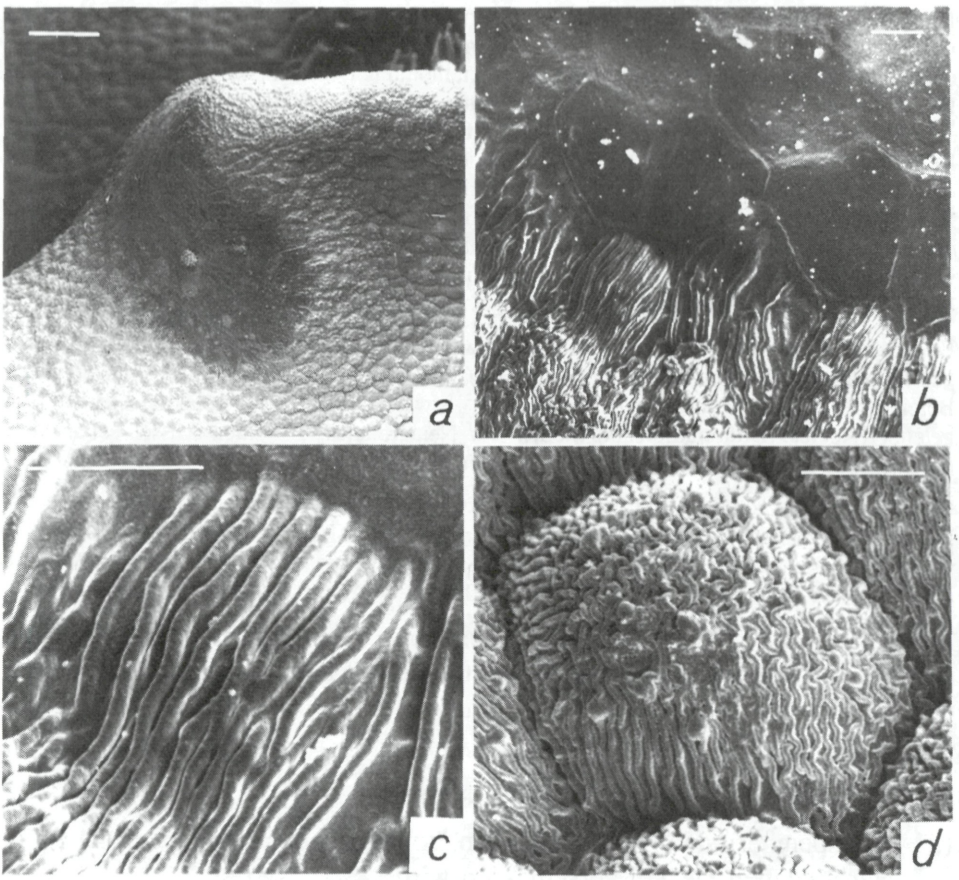


Abb. 6: *Nigella arvensis*, Scheinnektarium: (a) Übersicht, die lichtreflektierende Fläche ist völlig glatt; (b) Zellen der Reflexionsfläche und des nach unten anschließenden Bereiches (man beachte die scharfe Grenze); (c) Oberfläche einer Zelle des Grenzbereiches bei stärkerer Vergrößerung; (d) Zelle aus dem weiteren Umfeld. — Maßstab: (a) 100 µm, (b-d) 10 µm.

eher als optische Orientierungshilfen (Leitlinien) für das Umlaufen der Blüte zu deuten sind. Durch die Imitation von exponierten, glitzernden Flüssigkeitströpfchen — wie sie bei anderen Pflanzen, z.B. *Hedera*, Apiaceae, tatsächlich vorkommen — stellen die Scheinnektarien von *Nigella* **direkte Signalkopien** dar. Im Gegensatz dazu handelte es sich bei den konventionellen „Saftmalen" vielfach um **indirekte Signalkopien**, nämlich um Pollen- oder Antherenattrappen, die einen Funktionswandel erfahren haben (OSCHE 1979, 1983).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Im Zusammenhang mit diesen Scheinnektarien ist noch auf eine Struktur aufmerksam zu machen, von der man bisher kaum Notiz genommen hat: Vom Scheitel der scheinbaren Nektartröpfchen zieht je eine Leiste zum Rand der Nektarhöhlung (Abb. 3b, 4a). Anders ausgedrückt: Der Rand der Nektargrube ist durch Ausbildung einer soliden Gewebefalte bis hin zu dem scheinbaren Nektartröpfchen verlängert und erhöht. Wenn dieser Struktur eine funktionelle Bedeutung zukommt, dann kann sie nur darin liegen, den Rüssel einer Biene oder Hummel entlang einer Führungsschiene vom Schein- zum echten Nektarium zu leiten. Das scheint im Widerspruch zu der alltäglichen Beobachtung zu stehen, daß Bienen und Hummeln sich sofort den echten Nektarien zuwenden und den Deckel mit dem Rüssel hochheben, ohne sich zunächst am Scheinnektarium zu schaffen zu machen. Tatsächlich beobachtet man hier aber erfahrene Individuen, die ihre Futterquelle schon sehr gut kennen.

Es erscheint daher durchaus möglich und wahrscheinlich, daß unerfahrene (d.h. frisch geschlüpfte oder die Trachtpflanze wechselnde) Individuen ihre Ausbeutungsbemühungen im Bereich der Scheinnektarien starten und dann — wahrscheinlich von olfaktorischen Reizen geleitet (Nektar? Duftemittierende Stellen des Nektarblattes?[2]) — den Rüssel entlang der besagten Leiste in die Nektarhöhlung hineinmanövrieren.

Ob all diese Vermutungen zutreffen, muß durch weitergehende Untersuchungen, Feldstudien und Experimente geklärt werden. Vor allem der experimentellen Blütenökologie dürfte hier noch ein weites Feld offenstehen (vgl. etwa die jüngsten Studien LUNAUS [1990, 1991] über die Wirkung von optischen Signalen [Saftmale!] bei Hummeln).

Zusammenfassend präsentieren sich demnach die Nektarblätter von *Nigella arvensis* als morphologisch und funktionell hochdifferenzierte Strukturen, deren vielfältige (gesicherte oder vermutete) Funktionen sich mit folgenden Sätzen umreißen lassen:

(1) Sie sind die Bildungsstätten des Nektars.

(2) Sie speichern den Nektar in einem Hohlraum, der durch einen gelenkig verbundenen Deckel verschlossen wird.

(3) Der Deckel verhindert
   (a) ein Verdunsten des Nektars,
   (b) eine Verdünnung bzw. Ausschwemmung durch den Regen und
   (c) eine Ausbeutung durch „nutzlose" (d.h. für eine effektive Bestäubung ungeeignete) Blütenbesucher,
   (d) durch den randlichen Haarbesatz (der von einer Haarleiste am Rande der Nektarhöhle komplementiert wird) eine Kontamination des Nektars mit Pollenkörnern u. dgl., die vom Rüssel der Blütenbesucher eingebracht werden könnten („Rüsselputzer").

---

[2] Der Nektar gilt im allgemeinen als duftlos. Bei *Eranthis hyemalis* besitzen, wie VOGEL (1983) nachgewiesen hat, die Nektarblätter Epithelien, die einen honigähnlichen Duft verströmen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

(4) Sie stellen durch Größe, Form und Färbung optische Anlockungsstrukturen dar.

(5) Die dunklen Querbanden ergeben in ihrer Gesamtheit ein Muster aus konzentrischen Ringen, das vermutlich zur Einlenkung des Blütenbesuchers in eine Umlaufbahn dient.

(6) Das von außen nicht sichtbare Vorhandensein von Nektar wird durch Imitation von exponierten Nektartröpfchen signalisiert.

(7) Die Nektarblätter (oder bestimmte Bereiche) sind vermutlich auch Duftquellen.

(8) Eine Führungsschiene leitet den Rüssel (unerfahrener) Insekten vom Schein- zum echten Nektarium.

Was die phylogenetische Entstehung der Nektarblätter betrifft, so herrscht weitgehend darin Übereinstimmung, daß sie aus Staubblättern hervorgegangen sind. Die (allerdings keineswegs lineare) Reihe *Pusatilla — Helleborus — Eranthis — Isopyrum — Ranunculus — Adonis* demonstriert in eindrucksvoller Weise die Umwandlung und den Funktionswandel von peripheren Staubblättern zu Nektarblättern mit Schaufunktion und letztlich zu reinen Schauorganen. Bezüglich ihrer Bauweise erscheinen die Nektarblätter von *Nigella* als modifiziert peltat/ascidiate Blätter, wobei der Deckel als eine Querzonenbildung aufgefaßt werden kann. Die ontogenetische Analyse (SONTAG & WEBER, in Vorb.) zeigt aber, daß die Querzone weder (im Sinne der klassichen [TROLLschen] Interpretation) mit einem unifacialen Stielbereich im Zusammenhang steht, noch (im Sinne HAGEMANNs 1971) durch Randmeristeminkorporation und -fusion entsteht. Der Deckel wird vielmehr frei auf der Oberseite der bifazialen Nektarblattanlage angelegt und wächst von einem Zentralhöcker in die Breite. Das darunter liegende Gewebe tieft sich ein und differenziert sich zur Nektarhöhle.

Staubblätter

Das Androeceum ist polyandrisch, die Anzahl der Staubblätter schwankt zwischen 50 und 70[3]. Diese Zahl erklärt sich aus der Zahl von 8 Parastichen mit jeweils (je nach Blüte) 6-7 oder 7-8 (-9) Staubblättern. Die Zahl 8 steht ihrerseits wieder im Zusammenhang mit der gleichen Anzahl von Nektarblättern und deren Stellung in einer 3/8-Spirale. Da nach dem oben Gesagten die Nektarblätter nichts anderes sind als umgewandelte Staubblätter, ist es natürlich, daß diese die 3/8-Stellung fortsetzen. Allerdings gilt das nur cum grano salis. Würde der Divergenzwinkel von 135° exakt eingehalten werden, müßten die Staubblätter zusammen mit den Nektarblättern 8 Orthostichen bilden. Das ist aber nicht der Fall: die Staubblätter setzen gegenüber den

[3] SPRENGEL (1793) und KNUTH (1898) geben die Zahl 48 an und die Zahl der Staubblätter pro Parastiche mit 6. Möglicherweise weisen bestimmte Lokalformen unterschiedliche Zahlen von Staubblättern auf.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nektarblättern etwas versetzt ein und bilden acht steile, etwas gewunden verlaufende Reihen. Der Divergenzwinkel liegt also knapp über 135° und knapp unter der Limitdivergenz (137°30'). Die ästhetische Geometrie des Parastichenmusters ist besonders schön an jungen Blütenanlagen, in denen die Staubblätter noch in primordialen Stadien vorliegen, zu erkennen (Abb. 7).

Nach der Entfaltung des Perigons bilden die Staubblätter einen aufrecht stehenden Faszikel. Das männliche Stadium beginnt damit, daß sich die ersten, d.h. die äußeren acht Staubblätter nach außen neigen. Dieser Vorgang erfolgt — wie auch im weiteren Verlauf — sukzessive, d.h. die Staubblätter

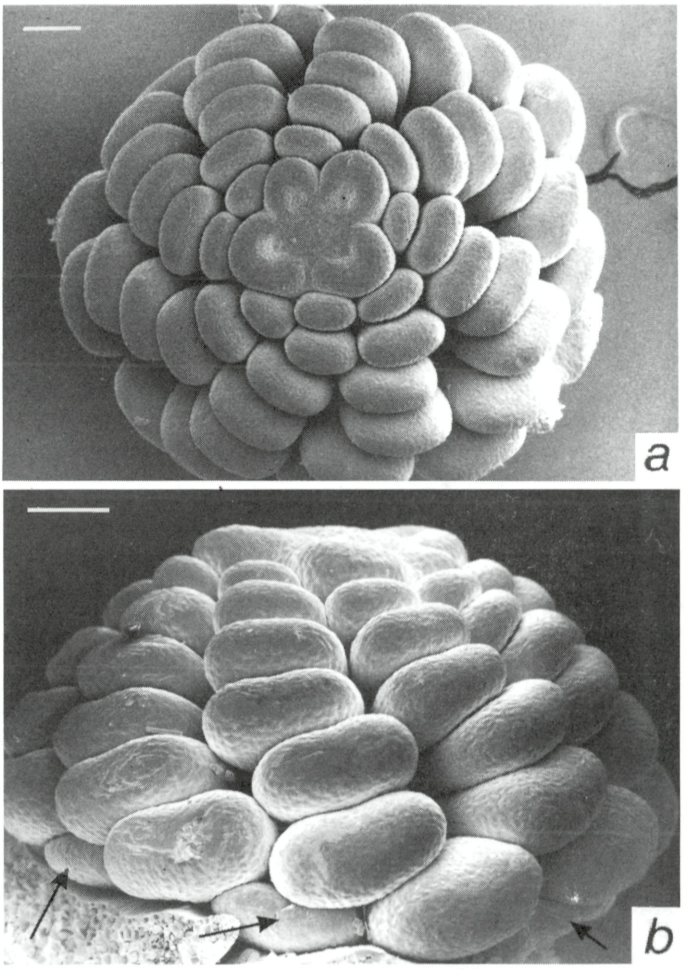


Abb. 7: *Nigella arvensis*, junge Blütenanlage (Perigonblätter abpräpariert): (a) Seitenansicht; (b) Aufsicht. Die Staubblattanlagen bilden 8 schräg-gewunden verlaufende Kontaktparastichen, am Scheitel 4 Karpellanlagen. Pfeile: Primordien der Nektarblätter. Maßstab: 100 µm.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

neigen sich entsprechend ihrer Anlegungsfolge **nacheinander** nach außen (s.u.). Das Filament bildet dabei mit dem Perigonplateau einen Winkel von etwa 70°, während sich der obere Teil und die Anthere stärker krümmen und etwa waagrecht zu liegen kommen. Nach Erreichen dieser Position öffen sich die Antheren und bieten auf der Unterseite den gelb gefärbten Pollen dar. In diesem Stadium sehen die Staubblätter wie Bogenlampen aus und bilden in ihrer Gesamtheit ein Arkadenrondeau. Danach senken sie sich weiter und legen sich schließlich auf bzw. zwischen die Perigonblätter, wobei sich die Antheren zurück- (d.h. nach oben) krümmen. In der beschriebenen Weise neigen sich nun während mehrerer Tage alle Staubblätter sukzessive nach außen, geben den Pollen frei und sinken nieder. Auf den Bewegungsablauf wird im einzelnen noch unten zurückzukommen sein.

Die Mechanik der Bewegung ist noch ungeklärt. Es handelt sich zweifellos um Wachstumsbewegungen und im Prinzip um epinastische Entfaltungsbewegungen, wie sie den Blütenorganen allgemein zukommen (vgl. TROLL 1922). Für die Bewegung des Filaments und des oberen, antherentragenden Abschnittes (Waagrechtstellung der Anthere vor der Pollenexposition) müssen verschiedene Wachstumszonen verantwortlich sein. Was die obere betrifft, so spielen vermutlich die stark vergrößerten subepidermalen Zellen des Konnektivs, die sich auch — verschieden weit — in das Filament fortsetzen, eine wesentliche Rolle.

Was die Dehiszenz der Antheren und die Präsentation des Pollens auf der Antherenunterseite betrifft, sind die bisherigen Literaturangaben zu korrigieren. Seit SPRENGEL (1793)[4] wird allgemein angegeben, daß bei *Nigella* die Antheren extrors gebaut sind und sich nach unten öffnen (vgl. KNUTH 1898, KIRCHNER 1911, TROLL 1922, TOXOPÉUS 1928, KUGLER 1955, 1970, STRID 1969, 1970, ZIMMERMANN 1974, HESS 1983). Dem ist aber keineswegs so. Die Antheren sind **intrors** gebaut, und jede der beiden Theken öffnen sich durch einen Längsspalt (entlang des Stomiums) auf der **Oberseite**. Durch diesen Längsspalt, der sich am proximalen und distalen Ende gabelt, wird die Thekenwand in zwei ungleiche Hälften zerlegt. Der obere, schmale Teil schlägt sich nach oben, der untere, breite nach unten. Am unteren Teil klebt nun der gesamte Polleninhalt der Theke. Dadurch, daß sich diese Wandlamelle nach unten schlägt und der Konnektivrückseite flach anlegt, wird das an ihr klebende Pollenpaket **sekundär** nach unten exponiert (Abb. 8). Betrachtet man ein pollenexponierendes Staubblatt von der Seite, so sieht man in die glatte, stets völlig pollenfreie Thekenhöhlung hinein. Am niedergestreckten Staubblatt präsentieren sich die umgeschlagenen Antherenwände als gelbliche, schmal ovale — und damit entleerten Pollenfächern täuschend ähnliche — Strukturen.

[4] „Seine Anthere bekömmt auf der unteren Seite der Länge nach zwey Ritzen, aus welchen der Staub hervorquillt, und die untere Seite ganz bedeckt" (p. 283).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

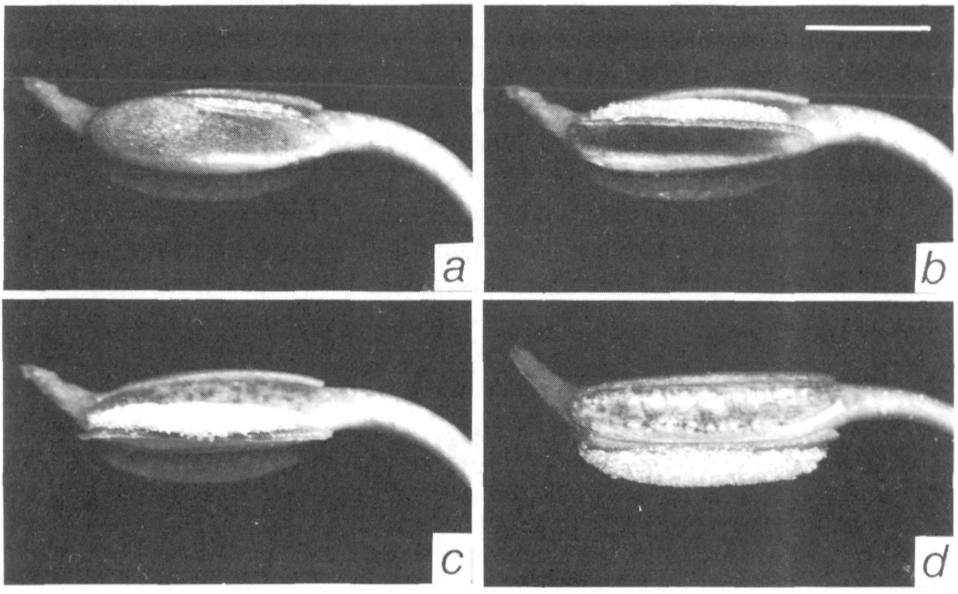


Abb. 8: *Nigella arvensis*, Öffnung einer Theka: (a) Aufreißen der Thekenwand entlang des Stomiums; (b) Beginn der Klappbewegung; (c) Phase inmitten der Klappbewegung; (d) Klappbewegung abgeschlossen, Exponierung des Pollenpaketes nach unten. Maßstab: 1 mm.

Die beiden Theken eines Staubblattes öffnen sich nicht gleichzeitig, sondern zeitlich verschoben (die Differenz variiert von einigen Minuten bis zu drei Stunden). Als erste öffnet sich stets jene Theka, die auf der Außenkrümmung der Parastiche liegt. Sie ist regelmäßig auch etwas kürzer als die sich später öffnende Theka. Die Dehiszenz beginnt am proximalen Ende des Stomiums und schreitet in einem Zeitraum von 10 Minuten bis zu einer Stunde zum distalen Ende fort. Die Klappbewegung erfolgt verhältnismäßig rasch (1/2 Sekunde).

Die Tatsache, daß sich die Antheren von *Nigella* durch Klappen öffnen, scheint nicht nur den Blütenökologen entgangen zu sein, sondern auch den Systematikern und Morphologen. In ihrem Überblick über die Staubblatt- und Dehiszenzformen der Magnoliidae führen ENDRESS & HUFFORD (1989) bei den Ranunculaceen nur *Trauttvetteria* als klappig dehiszierend an.

Der lockere Zusammenhalt der Pollenkörner wird durch reichliches Vorhandensein von Pollenkitt bewerkstelligt. Das gesamte Pollenpaket bleibt an der unteren Wandlamelle haften, da hier vermehrt Pollenkitt (aus dem Tapetum) produziert wird und eine Klebstoffschicht die Wand überzieht. Die Innenwand der Thekenhöhlung und die obere Wandlamelle sind hingegen nicht klebrig und daher von Pollenkörnern frei. Über die anatomisch-ontogenetischen und feinstrukturellen Details dieser bemerkenswerten Antherendifferenzierung wird an anderer Stelle berichtet werden.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Pollen

Pollenmorphologische Studien an *Nigella*-Arten wurden von SKVARLA & NOWICKE (1979) und PETROV & IVANOVA (1980) durchgeführt. Bezüglich der Mikrosporogenese vgl. VIJAYARAGHAVAN & MARWAH (1969).

Die Pollenkörner sind ± sphäroidal (∅: 35-40 µm im cp-getrockneten Zustand) und tricolpat. Die Exine ist perforat und unregelmäßig mit kleinen Spinulae besetzt; die Colpusmembran hingegen trägt eine große Anzahl von Spinulae. Letztere sind signifikant (2-3×) größer als jene des inaperturaten Bereiches.

Fruchtblätter

Nigella ist die einzige Ranunculaceengattung, bei der die Karpelle zu einem echt synkarpen Gynoeceum vereinigt sind (vgl. dazu ROHWEDER 1967 und KAUSSMANN & NEITZEL 1972, welche die frühere Interpretation des *Nigella*-Gynoeceums als „pseudocoenokarp" [TROLL 1934] widerlegen). Bei *Nigella arvensis* erscheint die Synkarpie weniger stark ausgeprägt als bei anderen Arten (insbesondere bei *N. damascena*), doch entsteht dieser Eindruck nur durch das schwache Dilatationswachstum der Einzelkarpelle (vgl. LANG 1975). Die Karpellzahl beträgt 5, nur an den oft schwächlich ausgebildeten Seitenblüten höherer Ordnung sind häufig 4 oder gar nur 3 Karpelle entwickelt. Die Griffel bleiben stets unverwachsen. Das rezeptive Gewebe (papillöse Epidermiszellen) ist nicht auf den Spitzenbereich beschränkt, sondern findet sich entlang der Karpellränder im gesamten Griffelbereich.

Im männlichen Stadium stehen die Griffel aufrecht. Gegen Ende der männlichen Phase wachsen sie noch etwas in die Länge, beginnen sich einzudrehen und krümmen sich langsam nach unten. Im weiblichen Stadium ergibt sich somit das Bild von Abb. 2b: Die Griffel sind durch starke Krümmung in der unteren Hälfte nach unten gebogen, während die obere Hälfte — nun auffällig korkenzieherartig gewunden — in waagrechter Lage gehalten wird. In diesem Stadium ist der Narbenstreifen rezeptiv. Durch die korkenzieherartige Eindrehung der Griffel wird gewährleistet, daß der Narbenstreifen an mindestens einer, in der Regel aber an mehreren Stellen, mit dem Rücken eines blütenbesuchenden Insekts in Berührung kommt.

Nach der Anthese drehen sich die Griffel wieder zurück und krümmen sich hoch. An der reifen Frucht nehmen sie eine aufrechte Position ein und sind völlig geradegestreckt.

Über die Mechanik der Krümmungs-, Dreh- und Rückdrehbewegung der Griffel (Art der Wachstumsbewegung und Lage der entsprechenden Gewebe) ist noch wenig bekannt. Die Krümmung wird offensichtlich durch ein epinastisches Wachstum bewirkt. Die Torsionsbewegungen führt

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

TROLL (1922: 235) darauf zurück, daß „sich in ihren oberen Teilen mit einer allgemeinen Asymmetrie ein stark schräger Zellverlauf in der Epidermis verbindet. ... Nach einiger Zeit kommt das epinastische Wachstum zum Stillstand, worauf ein hyponastisches einsetzt, das antagonistisch wirkend, die Torsion rückgängig macht und den Griffel wieder gerade streckt". Abbildungen bei TROLL (1922), Fig. 31: I-III.

Frucht

Die Einzelkarpelle öffnen sich bei der Samenreife im oberen Teil nach Art eines Balges an der Ventralnaht. Durch ihre Verbindung zu einem synkarpen Gynoeceum ergibt sich ein zentraler Hohlraum, in dem die dreikantigen, schwärzlich braunen Samen liegenbleiben. Das Ausstreuen wird durch den Wind bewirkt, der die an langen Stielen sitzenden Sammelfrüchte in Schwingung versetzt.

Antheseverlauf

Die Bewegungsvorgänge während der Anthese lassen sich besonders schön in Zeitrafferaufnahmen sichtbar machen und untersuchen. Diese Analysen zeigen, daß die bis heute übernommenen SPRENGELschen Angaben einer Präzisierung und teilweisen Korrektur bedürfen. Der Bewegungsablauf der Staubblätter kann grob in vier Phasen gegliedert werden:

(1) Bewegung von der ± aufrechten Position in die „Bogenlampen"-Stellung:

Diese Bewegung dauert zwischen 10 und 14 Stunden. Das Filament neigt sich nach außen, bis es einen Winkel von etwa 70° mit dem Perigonblatt-Plateau bildet. Offenbar durch die Aktivität einer unterhalb der Anthere gelegenen Wachstumszone bedingt, wird die Anthere in eine waagrechte oder leicht schräg nach unten gerichtete Position gebracht. Mit dem Eintritt in die zweite (stationäre Phase) öffnen sich nacheinander die beiden Theken, und die beiden unteren Wandlamellen klappen — mit dem Pollenpaket behaftet — nach unten.

(2) Verharren in der „Bogenlampen"-Stellung („stationäre Phase"):

Diese Phase dauert ebenfalls 10-14 Stunden, und stellt den eigentlichen Funktionszeitraum des männlichen Stadiums dar, in dessen Verlauf der Pollen von den Blütenbesuchern abgestreift wird.

(3) Niedersinken in die waagrechte Position:

Diese Phase ist — obwohl ein relativ großer Weg zurückgelegt werden muß — vergleichsweise kurz und dauert nur etwa 6 Stun-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

den. Entsprechend ist die Bewegungsgeschwindigkeit wesentlich größer als in Phase 1. Durch das rasche Niedersinken wird offensichtlich verhindert, daß verstäubte Staubblätter den blütensuchenden Insekten den Weg versperren.

(4) Aufkrümmen der Antheren:

Nach dem Niedersinken krümmen sich die leeren Antheren steil aufwärts. Es handelt sich hier sicherlich um eine rein passive, durch Gewebeschrumpfung bewirkte Bewegung.

Entgegen der Vorstellung SPRENGELs, daß sich die Staubblätter der einzelnen Scheinwirtel (3/8 Umläufe) mehr oder minder simultan bewegen und sich exakt jeden Tag ein neuer Scheinwirtel in die Funktionsstellung begibt, zeigen die Zeitrafferaufnahmen, daß sich die Staubblätter **sukzessive** — entsprechend ihrer ontogenetischen Anlegungsfolge — bewegen und diese Bewegung während des ganzen Tages — und auch in der Nacht — andauert. Dies hat die Konsequenz, daß zu jedem beliebigen Zeitpunkt des männlichen Stadiums ein Arkadengang aus pollenpräsentierenden Staubblättern vorhanden ist.

Die Griffel beginnen sich schon in der männlichen Phase einzudrehen. Ihre Verlängerung, das Hinunterkrümmen und Eindrehen erfolgt gegen Ende der männlichen Phase, wenn sich die letzten Staubblätter nach außen und unten bewegen. Das weibliche Stadium schließt also nicht nur ohne Unterbrechung an das männliche an, sondern es gibt eine (1-2 Tage währende) Überlappungsphase, wobei allerdings zu prüfen wäre, ob die Griffel in diesem Zeitraum schon rezeptiv sind.

Pollination

Eine effiziente Pollination der Blüten kann nur durch Insekten erfolgen, die eine der Position der pollenpräsentierenden Antheren bzw. herabgekrümmten Griffel entsprechende Körperdimension aufweisen.[5] In Frage kommt in erster Linie die Honigbiene *(Apis mellifica)*, welche SPRENGEL (1793) ausdrücklich als den alleinigen Blütenbesucher und Bestäuber von *Nigella arvensis* angibt. Von KNUTH (1898: 42) wurde zusätzlich die Steinhummel

[5] Vgl. SPRENGEL (1973: 288): „Warum ist endlich die Blume so groß, als sie ist, nicht größer, nicht kleiner? Weil die Natur wollte, daß sie bloß von den Bienen befruchtet werden sollte, folglich gleichsam das Maaß zu derselben von dem Körper der Bienen nehmen mußte. ... Grade so groß mußte die Blume seyn, daß die Bienen zwar beynahe, aber nicht ganz ungehindert unter den Antheren und den Stigmaten herumlaufen können."

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

(Bombus [Pyrobombus] lapidarius) als „regelrecht Fremdbestäubung herbeiführend" beobachtet. FRIESE (zit. nach KNUTH 1898) sah in Ungarn die Seidenbiene *Colletes punctatus* und die Schmuckbiene *Epeolus fasciatus* an den Blüten.

Vom Autor beobachtet (und gefilmt) wurde neben der Honigbiene, der Stein- und der Hellen Erdhummel *(Bombus lucorum)* auch die Große Feldwespe (*Polistes dominulus*)[6]. Sie trat sowohl am Naturstandort wie auch im Botanischen Garten als regelmäßiger Besucher der *Nigella*-Blüten auf. Ihre Körpergröße entspricht grob jener der Honigbiene, und sie „paßt" damit weit besser in die Blüten als die (zu großen) Hummeln. Sie besucht die Blüten zum Nektartrinken, öffnet dabei wie die Bienen und Hummeln (trotz abweichend gebauter Mundwerkzeuge) die Nektarblätter und macht einen Rundgang. Sie krallt sich dabei mit ihren langen, kräftigen Beinen an der Blüte fest und verletzt diese mitunter; ihre Aktivitäten erscheinen gegenüber der Blüte recht brutal. Der Pollen wird sowohl auf dem fein behaarten Rücken als auch auf dem Kopf transportiert. Die Große Feldwespe ist daher keineswegs als ein zufälliger Blütengast oder „nutzloser" Nektarräuber anzusehen, sondern als legitimer Bestäuber zu werten.

Die Berührung der Antheren bzw. Griffel scheint den Insekten, wie SPRENGEL es ausdrückt, eine „kleine Ungemächlichkeit" zu verursachen. Man kann häufig beobachten, daß das Insekt mit einem Bein das lästige Hindernis zu entfernen versucht.

In SPRENGELS Bild der Natur hat dies durchaus seine Ordnung, denn: „Es ist nicht unbillig, daß sie für den Genuß, welche ihnen dieselben [die Blumen] verschaffen, diese kleine Ungemächlichkeit ertragen, ... und sie kommen hier weit besser weg als bey anderen Blumen andere Insekten, z.B. Fliegen, welche ihre Lüsternheit mit dem Verlust eines Beins, oder ihrer Freiheit, oder gar ihres Lebens bezahlen müssen."

Um alle Nektarblätter einer Blüte auszubeuten, muß das Insekt einen Rundgang um das Blütenzentrum machen. Tatsächlich kann man oft beobachten, daß das Insekt an genau der Stelle, an der es gelandet war, die Blüte wieder verläßt. Den Stimulus zum Abflug gibt vermutlich das zu Beginn ausgebeutete und sich nun als leer erweisende Nektarblatt.

Von den weiteren beobachteten Blütenbesuchern sind die Knotenwespen (*Cerceris* spp.), Lehmwespen *(Eumenes pedunculatus)*, Goldwespen (*Chrysis* sp., *Hedichridum* sp.), Furchenbienen (*Lasioglossum* sp., *Halictus* sp.) und Schwebfliegen (*Episyrphus* sp.) erwähnenswert. Während die Lehmwespe und die Sandknotenwespe *(Cerceris arenaria)*, obwohl für die Blüte bereits

[6] Die heimische Große Feldwespe wird vielfach für *Polistes gallica* gehalten, die nach GUSENLEITNER (briefl.) jedoch nur im Mittelmeergebiet vorkommt.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

etwas zu klein, noch als Pollenvektoren fungieren können, sind die kleinere *Cerceris interrupta*, vor allem aber die Goldwespen und Furchenbienen definitiv zu klein, um bei der Nektarausbeutung die Antheren bzw. Griffel zu berühren. Sie fallen damit eindeutig in die Kategorie der illegitimen Blütenbesucher. Das gleiche gilt — trotz der blütenadäquaten Körpermaße — für die Schwebfliegen. Sie besuchen die Blüten, um Pollen zu fressen und berühren bei ihren Aktivitäten (sie halten und drehen die Antheren mit ihren Vorderbeinen und „saugen" den Pollen mit dem Rüssel ab) ebenfalls nicht mit dem Rücken die Antheren.

Eine Zusammenstellung aller am Standort und im Botanischen Garten an den *Nigella*-Blüten beobachteten Insekten gibt Tabelle 1.

Tab. 1: Liste der in den Blüten von *Nigella arvensis* gefangenen Insekten. Bestimmung: J. GUSENLEITNER (Wespen) und H. PAULUS (sonstige). *: reichlich mit *Nigella*-Pollen beladen.

	Hymenoptera
Apidae	*Apis mellifica* (L.) (Arbeiterinnen) *
	Pyrobombus lapidarius (L.) (Arbeiterinnen) *
	Bombus lucorum (L.) *
Andrenidae	*Andrena flavipes* (♂) *
Halictidae	*Halictus* sp.
Chrysididae	*Chrysis* sp.
	Hedichridum sp.
Vespidae	*Polistes dominulus* (CHRIST) (Arbeiterinnen) *
	Eumenes pedunculatus (PANZ.) (♂) *
Sphecidae	*Cerceris arenaria* (L.) (♂) *
	Cerceris interrupta (PANZ.) (♂)
	Ammophila sabulosa (L.) (♂) *
	Philanthus triangulum (F.) (♀)
	Diptera
Syrphidae	*Episyrphus* sp.
	Coleoptera
Cantharidae	*Rhagonycha fulva*
Cerambycidae	*Strangalia melanura*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Fremd- und/oder Selbstbestäubung

Die Frage, ob bei *Nigella arvensis* oder anderen Arten Selbstbestäubung möglich bzw. sogar obligat sei, wurde in der Literatur des öfteren und mit unterschiedlichen Aussagen diskutiert (vgl. LINNÉ 1753, SPRENGEL 1793, BEHRENS 1879, TERRACCIANO 1892, KNUTH 1898, KIRCHNER 1911, EAST 1940). Zuletzt hat KAULICH (1978) entsprechende Experimente durchgeführt mit dem Ergebnis, daß bei allen vier untersuchten Arten, darunter *N. arvensis*, neben Fremdbestäubung auch Selbstbestäubung bzw. Selbstbefruchtung möglich ist. Die von EAST (1940) für *N. damascena* angegebene Selbststerilität konnte nicht bestätigt werden.

Evolutionäre Aspekte

Mit ihren hoch synorganisierten „Umlaufblüten" steht *Nigella arvensis* in der heimischen Flora einzigartig dar. Abgesehen von weiteren Arten der Gattung läßt sich hier vor allem die — ebenfalls schon von SPRENGEL (1793) studierte — tropische Gattung *Passiflora* (Passifloraceae) anschließen. Als weitere Beispiele für Umlaufblüten, die bezüglich Komplexität und Synorganisation freilich auf einer tieferen Stufe stehen, können u.a. die Ranunculaceengattungen *Helleborus* und *Aquilegia, Loasa* (Loasaceae), *Parnassia* (Saxifragaceae s.l. bzw. Parnassiaceae), *Linum* (Linaceae), *Convolvulus* (Convolvulaceae), *Tricyrtis* und *Veratrum* (Liliaceae s.l. bzw. Melanthiaceae), *Tigridia* (Iridaceae) und *Tacca* (Taccaceae) genannt werden (z.T. nach VOGEL mündl.).

Der hohe Synorganisationsgrad und spezialisierte Bestäubungsmodus der Blüte von *Nigella arvensis* kann als ein Lehrbuchbeispiel für die Zweckmäßigkeit und Anpassung einer Blütenkonstruktion im Hinblick auf die Bestäubung gelten. Praktisch alle Blütenstrukturen und Bewegungsvorgänge stehen miteinander in einer „sinnvollen" Beziehung und bilden ein funktionelles Ganzes.

Im Sinne unseres gängigen Evolutionsverständnisses lautet somit die Frage: Kann man sich vorstellen oder gibt es konkrete Hinweise dafür, daß die hochgradige Synorganisation im Laufe der Evolution **schrittweise**, durch sukzessive Addition von funktionell günstigen Abänderungen im Bau und physiologischen Verhalten der Einzelorgane entstanden ist?

Den Schlüssel dazu kann nur der Vergleich mit den übrigen *Nigella*-Arten liefern. Tatsächlich läßt sich beobachten, daß der Blütenbau innerhalb der Gattung nicht einheitlich ist, sondern erhebliche — und sich offensichtlich auch funktionell nachhaltig auswirkende — Unterschiede aufweist. Diese Unterschiede können z.T. sicherlich nach ursprünglich/abgeleitet bewertet bzw. zu Progressionsreihen geordnet werden. Wichtige Hinweise dazu hat

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

TROLL (1922) bezüglich der Staubblatt- und Griffelbewegungen bei einigen *Nigella*-Arten gegeben.[7] Einen Vergleich des Blütenbaues und der Bewegungsvorgänge bei mehreren *Nigella*-Arten hat kürzlich KAULICH (1978) angestellt. Wichtige Unterschiede betreffen u.a. das Größenverhältnis der Perigon- zu den Nektarblättern, Stielung und Färbung der Perigonblätter, Form der Nektarblätter (ohne oder mit distaler Ausrandung), Form des Deckels (ohne oder mit röhrenförmig zulaufender Spitze), Zellskulptur der Höcker (matte oder glatte, reflektierende Epidermiszellen auf der Steilfläche [Scheinnektarien!], Zahl der Staubblätter und Karpelle, sowie die Griffelbewegungen (Ausmaß der Krümmungsbewegung, vorhandene oder fehlende Torsion). Offensichtlich als ursprünglich zu wertende Merkmalsausprägungen kommen vor allem (aber nicht nur!) bei den Sectionen (bzw. früher Gattungen) Komaroffia und Garidella (vgl. ZOHARY 1983) vor.

Aus Blüten mit einfachen Merkmalsbeständen haben sich offensichtlich durch schrittweise Zusammenfügung von funktionell „zweckmäßigen" Neuerwerbungen hochgradig synorganisierte Blüten im Stil von *Nigella arvensis* herausgebildet. Die bisher vorliegenden Blütenanalysen sind allerdings z.T. noch immer zu wenig umfassend und detailliert, um eindeutige Aussagen bezüglich phylogenetischer Stellung, Progressionen, Etablierung und Addition von funktionell „zweckmäßigen" und „zusammenpassenden" Merkmalen etc. zu ermöglichen. Es zeichnet sich zwar klar ab, **daß** die phylogenetische Herausbildung des „perfekten" blütenökologischen Funktionssystems von *Nigella arvensis* additiv über einfachere Vorstufen erfolgt ist, das **„wie"** ist in den Einzelheiten aber erst zu erarbeiten.

---

[7] Seine theoretischen Überlegungen (Kritik an der teleologischen Deutung) sind allerdings z.T. anfechtbar. So spricht er den Bewegungsvorgängen der Staub- und Fruchtblätter, wie sie namentlich bei *Nigella arvensis* auftreten, einen adaptiven Wert weitgehend ab, da sie auf allgemein verbreitete epinastische Entfaltungsbewegungen zurückgeführt werden können: „Das epinastische Filamentwachstum ist nichts anderes als eine Fortsetzung des Blütenentfaltungsvorganges, der mit dem epinastischen Wachstum der Perianthbläter beginnt und acropetal fortschreitet. Ebenso dürfte das epinastische Wachstum des Griffels damit zusammenhängen, daß zunächst alle Blütenorgane im Wachstum der Oberseite gefördert sind" (p. 235). Dem ist freilich entgegenzuhalten, daß die Filamentbewegung keine gleichförmige Bewegung ist, sondern in ausgeprägten Phasen mit verschiedenem Tempo bzw. Stillstand abläuft. Selbst wenn es sich um „nichts anderes" als um eine Entfaltungsbewegung handelt, so ist sie doch stark und in funktionell zweckmäßiger Weise modifiziert. In diesem Sinn kann man seiner Aussage „man muß also von der Ausnutzung einer bestimmten Phase des Entfaltungsvorgängen sprechen" (p. 246) aus evolutiver Sicht ohne weiteres zustimmen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Danksagung

Herrn Prof. Dr. S. VOGEL (Institut für Spezielle Botanik, Universität Mainz) danke ich herzlich für die Durchsicht des Manuskripts und für Literatur- und sonstige Hinweise. Frau Mag. S. SONTAG und den Herren A. GLASER und R. EBERWEIN danke ich für die technische Assistenz und Mithilfe bei den Untersuchungen und Dreharbeiten. Frau Dr. L. SCHRATT danke ich für die Mitteilung des *Nigella*-Fundes und des Fundorts. Herrn Prof. Dr. H. PAULUS (Institut für Zoologie, Universität Wien) und Herrn Hofrat Dr. J. GUSENLEITNER (Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz) danke ich für die Bestimmung der Insekten.

Literatur

BEHRENS W. J., 1879: Die Nektarien der Blüthen. Anatomisch-physiologische Untersuchungen [VII]. 8. *Nigella arvensis* L., 9. *Cestrum* sp., 10. *Viola odorata* L. und *canina* L. Flora 37 (Neue Reihe), 233-240.

BRAND A., 1895-1896: Monographie der Gattung *Nigella*. Helios (Berlin) 12, 182-197 (1895); 13, 8-10, 171-175 (1896).

EAST E. M., 1940: Distribution of self sterility in flowering plants. Proc. Amer. phil. Soc. (Philadelphia) 83, 449 - 518.

ENDRESS, P. K. & HUFFORD, L. A., 1989: The diversity of stamen structures and dehiscence patterns among Magnoliidae. Bot. J. Linn. Soc. 100, 45-85.

FAHN A., 1952: On the structure of floral nectaries. Bot. Gaz. 113, 464-470.

FAHN A., 1982: Plant anatomy. 3rd ed. Pergamon Press, Oxford.

HAGEMANN W., 1971: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. Ein Beitrag zur Klärung ihres Gestaltungsprinzips. Bot. Jahrb. Syst. 90, 297-413.

HESS D., 1983: Die Blüte. Ulmer, Stuttgart.

JAEGER P., 1957: Les aspects actuels du problème de l'entomogamie. Bull. Soc. Bot. France 104, 179-222, 352-412.

KAUSSMANN B. & NEITZEL H., 1972: Ein Beitrag zur Morphologie des Gynoeceums von *Nigella damascena* L. aus histogenetischer Sicht. Flora 161, 30-45.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

KIRCHNER O., 1911: Blumen und Insekten. Teubner, Leipzig & Berlin.

KAULICH A., 1978: Blütenökologische und morphologische Untersuchungen an *Nigella* und *Garidella* (Ranunculaceae). Unveröffentl. Diplomarbeit Univ. Tübingen.

KNUTH P., 1898: Handbuch der Blütenbiologie, Bd. II/1. Engelmann, Leipzig.

KUGLER H., 1955, 1970: Blütenökologie. 1. und 2. Aufl. Fischer, Stuttgart.

LANG B., 1977: Vergleichende morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gynocium einiger *Nigella*-Arten (Ranunculaceae). Bot. Jahrb. Syst. 98, 289-335.

LINNÉ C. v., 1753: Species plantarum. Vol. 1. Ed. 1. Holmiae.

LUNAU K., 1990: Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: flower dummy experiments with bumblebees. J. Comp. Physiol. A 166, 827-834.

LUNAU K., 1991: Innate flower recognition in bumblebees *(Bombus terrestris, B. lucorum*; Apidae): optical signals from stamens as landing reaction releasers. Ethology 88, 203-214.

MÜLLER H., 1873: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Engelmann, Leipzig.

NIKLFELD H. (Hrsg.), 1986: Rote Listen der gefährdeten Pflanzen Österreichs. Grüne Reihe des BM f. Gesundheit und Umweltschutz, Bd. 5. Wien.

OSCHE G., 1979: Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. Biologie in unserer Zeit 9, 161-170.

OSCHE G., 1983: Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 96, 1-27.

PETROV S. & IVANOVA O. B., 1980: Palynomorphological characteristics of Bulgarian representatives of the family Ranunculaceae. IV. *Actaea, Helleborus, Eranthis, Isopyrum, Aquilegia, Caltha, Trollius, Nigella, Aconitum, Delphinium, Consolida*. Fitologiya 14, 3-50.

ROHWEDER O., 1967: Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 60, 376-428.

SCHOENICHEN W., 1922: Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. Quelle und Meyer, Leipzig.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

SKVARLA J. J. & NOWICKE J. W., 1979: The morphology of the exine in *Nigella* (Ranunculaceae). Amer. J. Bot. 66, 162-165.

SPRENGEL K. Ch., 1793: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Vierweg d. Ä., Berlin.

STRID A., 1965: Studies in the Aegean Flora. VII. Chromosome morphology in the *Nigella arvensis* complex. Bot. Not. 118, 139-165.

STRID A., 1968: Stable telocentric chromosomes formed by spontaneous misdivision in *Nigella doerfleri* (Ranunculaceae). Bot. Not. 121, 153-164.

STRID A., 1969a: Variation in the satellite chromosomes of *Nigella doerfleri* (Ranunculaceae). Bot. Not. 122, 9-19.

STRID A., 1969b: Evolutionary trends in the breading system of *Nigella* (Ranunculaceae). Bot. Not. 122, 380-397.

STRID A., 1970: Studies in the Aegean Flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special reference to the problem of non-adaptive radiation. Opera bot. 28, 1-169.

STRID A., 1971a: Past and present distribution of *Nigella arvensis* ssp. *arvensis* in Europe. Bot. Not. 124, 231-236.

STRID A., 1971b: Biosystematics of *Nigella* in the Aegean area. In: STRID A. (Ed.), Plant life of South-west Asia, p. 171-180.

STRID A., 1972: Some evolutionary and phytogeographical problems in the Aegean. In: VALENTINE D. H. (Ed.), Taxonomy, phytogeography and evolution, p. 289-300. Acad. Press, London, New York.

TERRACCIANO A., 1892: Intorno alla struttura fiorale ed ai processi d'impollinazione in alcune *Nigella*. Bull. Soc. Bot. Ital. 1892, 46-51.

TERRACCIANO A., 1897-1898: Revisione monographica della species del genere *Nigella*. Bull. Ort. Bot. Palermo 1, 122-153 (1897); 2, 19-43 (1898).

TOXOPÉUS H. J., 1928: Erblichkeitsuntersuchungen an *Nigella damascena* L. Genetica 9, 341-440.

TROLL W., 1922: Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. Flora 115, 191-250.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

TROLL W., 1934: Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. III. Über das Gynaeceum von *Nigella* und einiger anderer Helleboreen. Planta 21, 266-291.

VIJAYARAGHAVAN M. R. & MARWAH K. N., 1969: Studies in the family Ranunculaceae. Microsporangium, microsporogenesis and Ubisch granules in *Nigella damascena*. Phyton 13, 203-209.

WEBER A., 1992: *Nigella arvensis* — Blüte und Bestäubung. Film C 2238 des ÖWF. Österr. Bundesinstitut f.d. Wiss. Film, Wien. Begleitveröff. in Wiss. Film, Nr. 44, p. 53-60.

ZIMMERMANN W., 1974: Ranunculaceae. In: HEGI G., Flora Mitteleuropas, Bd. 3/3, p. 53-256. 2. Aufl. Parey, Berlin, Hamburg.

ZOHARY M., 1983: The genus *Nigella* (Ranunculaceae) — a taxonomic revision. Pl. Syst. Evol. 142, 71-107.

Manuskript eingelangt: 1992 11 16

Anschrift des Autors: Anton WEBER, Institut für Botanik der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 130

Autor(en)/Author(s): Weber Anton

Artikel/Article: Struktur, Antheseverlauf und Bestäubung der Blüte von Nigella arvensis (Ranunculaceae) 99-125