

Erich D a u m a n n :

Zur Blütenökologie von *Veratrum nigrum* L.

Die Blütenökologie dieser in der Tschechoslowakei seltenen Art bietet nicht wenige ungelöste Probleme. Als mehrere kräftig entwickelte Pflanzen im Botanischen Garten der Karls-Universität zur Blüte kamen, widmete ich mich ihrem experimentellen Studium, wobei die gewonnenen Ergebnisse eine Ergänzung der vor Jahren im Freiland durchgeführten Beobachtungen bilden¹⁾.

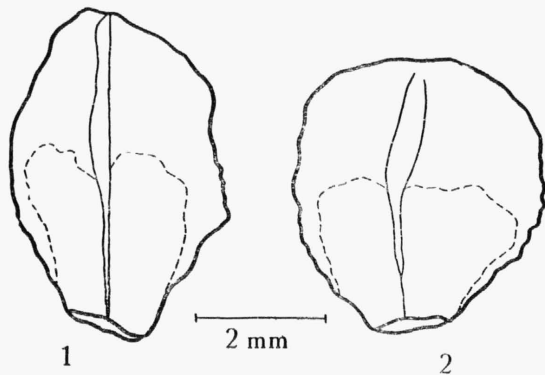
Der mächtige Blütenstand dieser Art bildet ein verzweigtes Spross-System, das von EICHLER (zit. bei LOEW und KIRCHNER 1911) als eine aus ährigen Trauben zusammengesetzte Rispe bezeichnet wird. Die Angabe von WYDLER (zit. bei LOEW und KIRCHNER 1911), nach der die Aufblühfolge der Seitensprosse als solcher absteigend (basipetal), die der Blüten an den einzelnen Seitensprossen sowie am Haupt-(End-)spross der Infloreszenz aufsteigend (akropetal) ist, kann bestätigt werden. Die untersuchten Pflanzen besaßen durchwegs Zwitterblüten und männliche Blüten in andromonödischer Verteilung, wie dies schon von HILDEBRAND und KIRCHNER (zit. bei LOEW und KIRCHNER 1911) beobachtet wurde; der Hauptspross wies nur am äussersten Ende einige wenige männliche Blüten auf, an den Seitensprossen traten die männlichen Blüten ebenfalls im Endteil, allerdings häufiger, auf, wobei ihre Zahl an den einzelnen Seitensprossen basipetal kontinuierlich zunahm, so dass die untersten Seitensprosse oft nur noch männliche Blüten trugen. Zwischen Zwitterblüten und rein männlichen Blüten konnten an ein- und derselben Pflanze kontinuierliche Übergänge mit verschieden stark reduziertem Gynäzeum beobachtet werden. Die ausgeprägte Proterandrie der Zwitterblüten schliesst Selbstbestäubung (Autogamie)²⁾ völlig aus. Ihre Anthesedauer betrug im Freiland und im botanischen Garten 6—9 Tage, wobei auf das männliche Stadium 3—5 Tage, auf das weibliche 3—4 Tage kamen. Die Blütdauer der männlichen Blüten ist entsprechend kürzer. Hinsichtlich der Einzelheiten des Blühvorganges sei auf die treffliche Beschreibung von KIRCHNER (1890) verwiesen. Da sich die Blüten eines Blütenstandes in der schon erwähnten Reihenfolge nach und nach öffnen und die Anthese der Einzelblüten lange andauert, blühen die einzelnen Pflanzen, deren Blütenstände bei kräftiger Entwicklung bis zu 2000 Blüten tragen, verhältnismässig lange (bis zu 2 Monaten).

Über das Nektarium in der Blüte von *V. nigrum* liegen in der Literatur einander widersprechende Angaben vor. KIRCHNER (1890) konnte keine Nektarabsonderung in den Blüten dieser Art wahrnehmen. Nach KRAUSE (1930) wird bei *Veratrum* Nektar „in grundständigen Grübchen“ der Perigonblätter sezerniert, was unrichtig ist. KNUTH (1899) gibt für *Veratrum* Nektarabscheidung vom verdickten Grunde der Perigonblätter an, was nach meinen Beobachtungen auch für *V. nigrum* zutrifft. Die äusseren und inneren Perigonblätter der Zwitterblüten und männlichen Blüten dieser Art sind annähernd in ihrer unteren Hälfte verdickt; dieser verdickte adaxiale Perigonblattabschnitt scheidet auf seiner gesamten Oberfläche regelmässig Nek-

¹⁾ Über die Verbreitung von *Veratrum nigrum* siehe KLKA (1939). — Die im botanischen Garten untersuchten Exemplare stammen aus dem Biličovský-Tal südlich von Panenské Týnec in Böhmen. — Die Beobachtungen im Freiland erfolgten im Wiener Wald (vornehmlich in der Umgebung von Perchtoldsdorf und Mödling). — Im Bezug auf den Blühvorgang und die Blumenbesucher konnte eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Freilandpflanzen und denen im botanischen Garten festgestellt werden.

²⁾ Ich verwende die Bezeichnung A u t o g a m i e in Übereinstimmung mit zahlreichen Autoren (z. B. CAMMERLOHRER 1931, ČERNOHORSKÝ 1962, KUGLER 1955, FIRBAS 1962 u. a.) für einen solchen Bestäubungsmodus, bei dem der Pollen einer Blüte auf die Narbe d e r s e l b e n B l ü t e gelangt, wobei I d i o g a m i e (Bestäubung einer Blüte mit dem Pollen d e s s e l b e n P f l a n z e n i n d i v i d u u m s) als weiterer Begriff Autogamie und Geitonogamie umfasst. Im Gegensatz dazu verwendet in neuerer Zeit HRUBÝ (1961) die beiden Bezeichnungen A u t o g a m i e und I d i o g a m i e unter Berücksichtigung der oben gegebenen Begriffsumgrenzungen im vertauschten Sinne. Eine einheitliche Terminologie dieser Begriffe sowohl in der genetischen, als auch in der morphologischen und blütenökologischen Fachliteratur wäre dringend erwünscht.

tar ab, stellt also das Blütennektarium dar (Abb. 1 und 2). Das Nektariumgewebe weist zu Sekretionsbeginn in histologischer Hinsicht eine Bauart auf, die von der bei Blütennektarien vorherrschenden einigermaßen abweicht: kleine, annähernd isodiametrische Zellen, dünne Zellulosewände, reichlich Inhaltsstoffe (vor Sekretionsbeginn vorherrschend Stärke, während der Sekretion besonders Zuckerarten), die Interzellularen sind jedoch verhältnismässig gross. Die Nektariumepidermis besteht aus länglich-prismatischen Zellen ohne Spaltöffnungen mit dünner



Veratrum nigrum L. Abb. 1. Äusseres Perigonblatt, adaxiale Seite in Aufsicht. Abb. 2. Inneres Perigonblatt, adaxiale Seite in Aufsicht. — In beiden Abbildungen ist die Lage des Nektariums durch eine strichlierte Linie angedeutet.

Kutikula. Das Nektariumgewebe enthält in geringem Masse Chloroplasten, die Nektariumepidermis im Zellsaft gelöste Anthozyane. Die Nektarsekretion erfolgt als Flüssigkeitsdurchtritt durch die dünnen Epidermisaussenwände und durch die dünne Kutikula, ohne dass diese dabei abgehoben oder zerissen wird. Es erscheinen keinerlei Stellen der Nektariumoberfläche für den Nektaraustritt bevorzugt. Mittels der schon an anderer Stelle geschilderten Methode (DAUMANN 1931) liess sich an gegen Insektenbesuch geschützten Blüten einerseits zeigen, dass sich zu Sekretionsbeginn auf der Nektariumoberfläche an beliebigen Stellen zunächst zahlreiche, mikroskopisch kleine Nektartröpfchen bilden, die bei gesteigerter Sekretion zusammenfliessen und schliesslich eine mehr oder weniger zusammenhängende, glänzende Flüssigkeitsschicht bilden, andererseits konnte auch Sekretionsdauer und -intensität verfolgt werden: die Nektarabscheidung beginnt etwa 2—3 Stunden nach dem Öffnen

der Blüten und hält in annähernd gleicher Intensität bis zum Ende der Anthese, d. h. bis zum Welken der Narben, an (bei männlichen Blüten entsprechend kürzer), wobei auch ein tageszeitlicher Rythmus erkennbar ist (stärkste Intensität in den Morgenstunden mit allmählichem Abklingen bis zu Null in den späten Nachmittagsstunden)¹. Um den Nektar auf Inhaltsstoffe zu prüfen, wurde aus gegen Insektenbesuch geschützten Blüten die zu Anthesebeginn abgeschiedene Flüssigkeit mittels Kapillaren abgenommen und in der schon früher angegebenen Weise (DAUMANN 1930) untersucht. Dabei verwendete ich die FLÜCKIGERSCHE und SENFTSCHE Lösung. Es ergab sich die Anwesenheit von Monosacchariden (Fruktose, Glukose); Disaccharide (Saccharose) konnte ich im Nektar unserer Art nicht nachweisen.

Den Blüten von *V. nigrum* entströmt ein spezifischer Duft, der besonders in den Vormittagsstunden und bei sonnigem Wetter intensiv und (für den Menschen) schon in einer Entfernung von etwa einem halben Meter vom Blütenstand deutlich erkennbar ist. Es ist recht schwierig, diesen Duft zu charakterisieren; sicherlich weist er eine für die meisten Menschen unangenehme Komponente auf. KIRCHNER (1890) konnte an den Blüten unserer Art überhaupt keinen Duft wahrnehmen. HANS GIRG (1902) bezeichnet den Blütenduft von *V. nigrum* als widerlich, HEGI (1909) und KLIKA (1939) geben an, dass er dem Duft faulen Obstes ähnlich sei; nach meinen Beobachtungen entspricht am ehesten die Angabe von PASCHER (1959): Duft „charakteristisch wein-essigartig, etwas süsslich“. Um die Stellen, von denen bei *V. nigrum* der Blütenduft ausgeht, nachweisen zu können, habe ich mich der schon früher mehrmals angewendeten Methode bedient (DAUMANN 1931, 1932, 1941), mit deren Hilfe sich zeigen liess, dass die Duftaussendung lediglich von den Perigonblättern erfolgt²).

Was die optische Wirkung der Blüten von *V. nigrum* auf den Menschen anbelangt, muss einerseits auf die dunkel purpurne Färbung der Perigonblätter hingewiesen werden, deren Fernwirkung (auf den Menschen!) dadurch erhöht wird, dass sich die Perigon-

¹) Bei der Beobachtung des Sekretionsvorganges in Luft (in der feuchten Kammer) bewährte sich besonders das Ultropak-Mikroskop von Leitz. — Die Abhängigkeit der Nektarsekretion von Temperatur, Luft- und Bodenfeuchtigkeit habe ich nicht verfolgt; diesbezüglich sei ganz allgemein auf HUBER (1956) verwiesen.

²) Die Frage, ob auf den Perigonblättern eine Lokalisation der Duftaussendung („Duftmale“), bzw. quantitative Unterschiede („Duftgefälle“) vorhanden sind, wurde nicht geprüft.

blätter der enge beieinander stehenden Blüten oft berühren, bzw. mehr oder weniger überdecken, andererseits auf die Kontrastwirkung der lichtroten bis gelben Antheren¹⁾, bzw. des leuchtend gelben Pollens, der an den offenen Antheren haftet, mit dem purpurnen Perigon. Auch die Glanzwirkung der Nektarschicht auf den Nektarien ist besonders bei sonnigem Wetter für das menschliche Auge nicht unbedeutend.

Die bisherigen Angaben über den Insektenbesuch an den Blüten von *V. nigrum* sind sehr spärlich. KIRCHNER (1890) beobachtete als Besucher sechs Fliegenarten verschiedener Grösse, welche Pollen frassen, und einen kleinen schwarzen Käfer, PLATEAU (zit. bei KNUTH 1899) sah *Musca domestica* L., *Lucilia caesar* L. und *Calliphora vomitoria* L. Während mehrerer Vegetationsperioden konnte ich im Freiland und im botanischen Garten den regelmässigen und häufigen Besuch der Blüten von *V. nigrum* durch folgende Fliegenarten feststellen: *Parasarcophaga argyrostoma* ROBINEAU-DÉSVOIDY, *Lucilia caesar* L., *Calliphora vicina* ROBINEAU-DÉSVOIDY, *Fannia canicularis* L., *Muscina assimilis* FALLÉN und *Muscina stabulans* FALLÉN²⁾. Die Vertreter dieser Arten ernteten, soweit ich beobachten konnte, auf den Blüten vorherrschend Nektar, vereinzelt verzehrten sie Pollen. Es ist bemerkenswert, dass verschiedene Schwebfliegen (*Syrphidae*), Hummeln und Honigbienen, die in nächster Nähe der blühenden *Veratrum nigrum*-Pflanzen Blüten anderer Pflanzenarten regelmässig und häufig besuchten, die Blüten von *V. nigrum* bis auf eine einzige Ausnahme weder anflogen noch besuchten³⁾.

Die obangeführten von mir an den *Veratrum nigrum*-Blüten beobachteten Fliegenarten verhielten sich in Bezug auf Anflug und Besuch im wesentlichen gleich. Die Art und Weise ihrer Annäherung an die Blüten liess deutlich erkennen, dass sie sich dabei auf die Ferne chemisch orientierten; sie näherten sich den Blütenständen und Einzelblüten niemals im geradlinigen Fluge, sondern in den verschiedensten, zunächst meist weiteren und nachfolgend engeren Schleifen, die nicht selten von Ruhepausen auf benachbarten Blättern und Teilen auch anderer, in nächster Nähe befindlichen Pflanzen unterbrochen wurden. Die vorherrschende Richtung, in der sich die beobachteten Dipteren den Blüten im Fluge näherten, zeigte eine deutliche Abhängigkeit von der jeweiligen Richtung der Luftströmung. Auf den Blüten angelangt betupften die Dipteren mit dem Rüssel vorherrschend die Perigonblätter. Um die Frage nach der Bedeutung von Duft und Farbe der Blüten von *V. nigrum* für Fern- und

¹⁾ Von den im botanischen Garten blühenden Pflanzen zeigte nur eine Pflanze, und zwar durchwegs, also in Zwitterblüten und männlichen Blüten, Staubblätter, deren Antheren im geschlossenen Zustande eine gelbe Färbung besaßen, während alle anderen Pflanzen (in Zwitterblüten und männlichen Blüten) Staubblätter mit lichtroten bis gelblich-roten Antheren (ebenfalls im geschlossenen Zustande) hatten; die Staubfäden waren bei allen untersuchten Pflanzen lichtrot, was auch HEGI (1909) anführt.

²⁾ Im Wiener Wald beobachtete ich *Parasarcophaga argyrostoma* ROBINEAU-DÉSVOIDY, *Lucilia caesar* L. und *Calliphora vicina* ROBINEAU-DÉSVOIDY, im botanischen Garten *Lucilia caesar* L., *Calliphora vicina* ROBINEAU-DÉSVOIDY, *Fannia canicularis* L., *Muscina assimilis* FALLÉN und *Muscina stabulans* FALLÉN. — Für die Bestimmung der genannten Arten bin ich den Entomologen Doz. Dr J. ČEPELÁK und M. SLAMEČKOVÁ (Landwirtschaftliche Hochschule in N i t r a) zu Dank verpflichtet.

³⁾ Während der Beobachtungen im Freiland und im botanischen Garten sah ich nur ein einziges mal eine H o n i g b i e n e (*Apis mellifica* L.) an den Blüten von *V. nigrum*, wo sie Pollen sammelte. Auf den Blüten zeigten sich verhältnismässig häufig A m e i s e n, wo sie den Nektar ernteten; dabei griffen sie nicht selten die besuchenden Dipteren an und vertrieben so die einzigen Bestäuber der Pflanze. — Die Bezeichnungen „Anflug“ und „Besuch“ werden hier sowie im weiteren im Sinne der Definition von KNOLL (1921) verwendet.

Nahanlockung dieser regelmässigen Besucher zu klären, bediente ich mich folgender Versuchsanordnungen:

An einem Blütenstand wurden alle Seitensprosse entfernt (um etwaige Fehlerquellen auszuschalten) und der Hauptspross, der etwa 80 geöffnete, in verschiedenen Stadien der Anthese befindliche Blüten trug, wurde in den Morgen- und Vormittagsstunden mehrerer aufeinander folgenden Tage in eine an beiden Enden offene Röhre aus dünnem, durchsichtigen Glas (Länge 50 cm, innere Weite 8 cm) eingeschlossen, die mittels zweier an einem in die Erde eingesteckten Stabe befestigten Drähte in dieser Lage verblieb. Die Beobachtung der Dipteren an dem derartig veränderten Blütenstand ergab, dass die schleifenförmigen Flugbahnen der einzelnen Fliegen stets nur an den offenen Enden der Glasröhre (vorherrschend am oberen, seltener am unteren Ende) ihren Abschluss fanden, also an den Stellen, wo die Duftstoffe aus der offenen Röhre herausdiffundierten; die Tiere liessen sich hier nieder, krochen ins Innere der Glasröhre und gelangten so zu den Blüten. Wenn das obere Ende der Glasröhre hermetisch abgeschlossen wurde, landeten die einzelnen Dipteren nach den verschiedenartigsten Flugschleifen ausschliesslich am unteren, offenen Ende der Glasröhre. Dieses Verhalten der Dipteren änderte sich in keiner Weise, wenn die Glasröhre an der Innenseite mit undurchsichtigem Graupapier verschiedener Helligkeit (von Weiss bis Schwarz) ausgekleidet wurde, wobei die optische Wirkung der Blüten ausgeschaltet war. Das Ergebnis dieser Versuchsanordnungen deutet daraufhin, dass die Fernanlockung der beobachteten Fliegen zu den Blüten chemisch, d. h. durch den Duft, erfolgt, wobei die optische Fernwirkung der Blüten entbehrlich ist.

An einem anderen Blütenstand wurden alle Seitensprosse und alle geöffneten Blüten des Hauptsprosses bis auf 30 entfernt. In diesen 30 Blüten überstülpte ich die Perigonblätter mit kreisförmigen Scheibchen aus undurchsichtigem Graupapier verschiedener Helligkeit (von Weiss bis Schwarz), welche mit einem mittleren, schlitzförmigen Ausschnitt versehen waren, aus dem das Andrözeum und Gynäzeum herausragten. Der Durchmesser dieser Scheibchen betrug 12 mm, ihre Form war die gleiche, wie ich sie früher bei der experimentellen Analyse des Blumenbesuches von Dipteren an *Parnassia* (DAUMANN 1932, p. 123, Fig. 8a) mit Erfolg verwendet hatte. Durch diese Papierscheibchen war die optische Wirkung der Perigonblätter so gut wie völlig ausgeschaltet. Der Anflug der Dipteren an die derartig veränderten Blüten unterschied sich in keiner Weise von dem an unveränderte Blüten. Beim Besuch der veränderten Blüten betupften die Tiere mit dem Rüssel vorherrschend den äusseren Rand der Scheibchen, manchmal auch die Randstellen des schlitzförmigen Ausschnittes, also die Stellen, wo er Blütenduft unter den Scheibchen herausdiffundierte. Die Fliegen fanden beim Besuch dieser maskierten Blüten keinen Nektar und flogen, soweit sie nicht Pollen ernteten (was seltener der Fall war), nach einigen wenigen Rüsselreaktionen bald wieder ab. Die Besuchsdauer an diesen Blüten war auffallend kürzer als die an unveränderten Blüten. Dieses Verhalten der Dipteren änderte sich in keiner Weise, wenn aus den maskierten Blüten Andrözeum und Gynäzeum mittels einer scharfen Rasierklinge entfernt worden waren; als ich jedoch aus den 30 maskierten Blüten auch die Perigonblätter, von denen die Duftaussendung erfolgt, entfernte, hörte der Anflug der Dipteren völlig

auf. Das Ergebnis dieser Versuchsanordnungen deutet darauf hin, dass auch die Nahanlockung der beobachteten Fliegen chemisch, d. h. durch den spezifischen Blütenduft, erfolgt, wobei die optische Nahwirkung der Blüte (Farbe der Perigon- und Staubblätter, Glanzwirkung des Nektars, Blütenform) anscheinend entbehrlich ist.

Als Ergänzung der obangeführten Versuchsanordnungen wurden Einzelblüten, bzw. Blütenteile in grösserer Zahl in einzelne zylindrische Glasgefässe (mit einem Fassungsraum von ungefähr 15 ccm) gegeben, und zwar in folgender Verteilung: Einzelblüten mit Blütenstiel, Perigonblätter, Staubblätter (mit geschlossenen und geöffneten Antheren), Fruchtknoten (mit unentwickelten und entwickelten Narben). Diese Gefässe aus dünnem, durchsichtigen Glas wurden in zwei gleichen Serien (4 plus 4) an verschiedenen Stellen in unmittelbarer Umgebung der untersuchten *Veratrum nigrum*-Pflanzen entweder auf deren Blätter, oder auf den Boden gestellt, bzw. an anderen Pflanzen (z. B. an Zweigen von *Juniperus communis*) in verschiedener Höhe über dem Boden befestigt, wobei die Gefässe der einen Serie dicht verschlossen, die der anderen offen blieben. Es zeigte sich, dass die Dipteren-Arten, welche regelmässig die Blüten von *V. nigrum* anfliegen und besuchten, auch manche der ausgelegten Glasgefässe anfliegen und besuchten, und zwar nur die offenen Glasgefässe mit ganzen Einzelblüten und mit Perigonblättern, also durchwegs nur Glasgefässe, welche die duftaussendenden Blütenteile enthielten. Dabei liessen sich die Tiere am Rande dieser Glasgefässe nieder und krochen ins Innere, wo sie mit dem Rüssel vorherrschend die Perigonblätter betupften. Die übrigen offenen, sowie alle geschlossenen Glasgefässe wurden von den Dipteren niemals beachtet, auch wenn sie in unmittelbarer Nähe von besuchten Glasgefässen standen. Das Ergebnis dieser Versuchsanordnung steht im Einklang mit den Ergebnissen der vorher beschriebenen Versuchsanordnungen.

Künstliche Bestäubungsversuche an gegen Insektenbesuch geschützten Blüten ergaben, dass zumindestens die im botanischen Garten blühenden Pflanzen von *V. nigrum* selbstfertil (autofertil) waren. Früchte und Samen, die durch Selbstbestäubung (Autogamie), Nachbarbestäubung (Geitonogamie) und Fremdbestäubung (Allogamie, Xenogamie) gewonnen wurden, waren annähernd gleich gut entwickelt und liessen keinerlei morphologische Unterschiede erkennen¹⁾.

Wie schon erwähnt, schliesst die ausgeprägte Proterandrie der Zwitterblüten Selbstbestäubung (Autogamie) völlig aus; die Narben kommen an der Spitze der Griffel erst zum Vorschein, nachdem sämtliche Antheren abgefallen sind. Zwecks Erzielung von Selbstbestäubung (Autogamie) im Experiment war es daher nötig, die abgefallenen Antheren mit anhaftendem Pollen 1 — 3 Tage aufzubewahren, was bei kühler Lagerung im Dunkeln ohne merkliche Beeinträchtigung der Keimfähigkeit des Pollens gelang²⁾. Zur Nachbarbestäubung (Geitonogamie) kommt es bei *V. nigrum*, besonders am Endspross, nicht selten auch

¹⁾ Die Keimfähigkeit der drei Samenkategorien sowie die Entwicklung der betreffenden Keimpflanzen sind Gegenstand weiterer Untersuchungen.

²⁾ Die Keimfähigkeit verschieden alter Pollenkörner wurde in Tropfenkulturen (fünfprozentige Saccharose-Lösung) geprüft.

ohne Mithilfe besuchender Insekten, und zwar dadurch, dass bei Erschütterungen Pollenklumpen oder ganze Antheren mit anhaftendem Pollen auf empfängnisfähige Narben tiefer stehender Blüten fallen, wobei Proterandrie, das regelmässige Abfallen der Antheren mit noch keimfähigem Pollen am Ende des männlichen Zustandes, die akropetale Aufblühfolge der Einzelblüten und ihre dichte Stellung an den Infloreszenzsprossen begünstigend wirken. Die besuchenden Dipteren, deren verschiedenste Körperteile oft mit dem leuchtend gelben Pollen unserer Pflanze wie bedudet erscheinen, bewirken in reichem Masse Nachbar- und Fremdbestäubung (Geitonogamie, Allogamie). Da, wie schon erwähnt, bei *V. nigrum* Nachbarbestäubung (Geitonogamie) mit und ohne Beihilfe blumenbesuchender Insekten verhältnismässig häufig verwirklicht wird und diese bekanntlich in ihren physiologisch-genetischen Folgen der Selbstbestäubung (Autogamie) gleichkommt, ist bei *V. nigrum* ein interessanter bestäubungsökologischer Fall gegeben, wo ausgeprägte Dichogamie bei Selbstfertilität keinesfalls als „zweckmässige“ Einrichtung gedeutet werden kann.

Diskussion einiger Ergebnisse

Die als regelmässige Blumenbesucher an *V. nigrum* beobachteten Dipteren suchen einerseits faulende organische Stoffe zur Ernährung und als Eiablageplatz auf, andererseits besuchen sie nicht selten Blumen mit mehr oder weniger leicht zugänglichem Nektar, wobei diese Blumen entweder einen an Fäulnis erinnernden Duft aussenden (wie auch bis zu einem gewissen Grade in unserem Falle), oder keinen derartigen Duft erkennen lassen (wie z. B. bei zahlreichen *Daucaceae*)¹⁾. Nach unseren bisherigen Erfahrungen orientieren sich die Tiere im erstgenannten Falle bereits aus der Ferne nach dem Blütenduft, im zweiten Falle erfolgt die Fernanlockung wohl zumeist optisch (durch die Blumenfarbe), was auf die bekannte Tatsache hindeutet, dass sich Insekten in verschiedenen „Stimmungen“ verschieden verhalten (KUGLER 1955 a, b u. die daselbst zit. Lit.; 1960). Die experimentelle Analyse des Blumenbesuches der genannten Dipteren-Arten an *V. nigrum* liess erkennen, dass die Fern- und Nahanlockung dieser Tiere durch den spezifischen Duft erfolgt, der von den Perigonblättern ausgesendet wird; Farbe und Form der Blüten, sowie auch der Glanz der ausgeschiedenen Nektarschicht scheinen für das Zustandekommen einer regelmässigen ökologischen Wechselbeziehung zwischen diesen Blüten und den bestäubenden Fliegen entbehrlich zu sein. Dieses Ergebnis muss nicht in Widerspruch zu den experimentell gewonnenen Feststellungen stehen, nach welchen *Lucilia*, *Calliphora* und *Sarcophaga* einen Farben- und Formensinn besitzen, wobei in Gegenwart von Aas- oder Kotduft braune oder purpurbraune Modelle für manche Dipteren an Reizwert gewinnen (KUGLER 1951, 1956 u. die daselbst zit. Lit.); in unserem Falle könnte in diesem Sinne zumindest die ökologisch zwar entbehrliche optische Nahwirkung der Blüten (wenn auch in bescheidenem Masse) beim Blumenbesuch fördernd sein, was bei den verwendeten Versuchsanordnungen nicht erfasst wurde. Da zu den regelmässigen Blumenbesuchern von *V. nigrum* auch *Lucilia caesar* L. gehört,

¹⁾ Von den auf *Veratrum nigrum*-Blüten beobachteten Dipteren waren mit Ausnahme von *Parasarcophaga argyrostoma* ROBINEAU-DÉVOIDY Männchen und Weibchen vertreten (bei *Parasarcophaga argyrostoma* nur Männchen). — Die interessante Frage nach der relativen Häufigkeit der beiden Geschlechter von Blumenfliegen auf Blumen soll in einem anderen Zusammenhang Berücksichtigung finden.

kommt der Angabe von KUGLER (1951, 1955a), dass bei Vertretern dieser Dipteren-Gattung der Anflug durch die optischen Faktoren der Blüten veranlasst wird, keine allgemeine Geltung zu. Zwecks Unterscheidung von Spontan- und Lernreaktionen der beobachteten Dipteren, die bei Versuchen in der freien Natur nur bis zu einem gewissen Grade möglich ist, beobachtete ich das Verhalten der Tiere in der engeren Umgebung der blühenden *Veratrum nigrum*-Pflanzen, sowie an ihren Blüten zu den verschiedensten Tageszeiten (vom frühen Morgen bis in die Abendstunden), um so etwaige Unterschiede bei „unerfahrenen“ und „erfahrenen“ Individuen feststellen zu können, wie dies z. B. bei Syrphiden möglich war (DAUMANN 1960). Dabei zeigte sich, dass das Verhalten aller beobachteten Dipteren an den Blüten unserer Pflanze und in ihrer engeren Umgebung (Anflug) im wesentlichen gleich war, also keinerlei Lernreaktionen erkennen liess.

V. nigrum kann bis zu einem gewissen Grade als aasblumig bezeichnet werden, worauf schon PASCHER (1959) hinwies¹⁾. Der Umkreis der regelmässigen Bestäuber dieser Pflanze lässt den Schluss zu, dass es sich um eine ausgesprochene Fliegenblume handelt.

Z u s a m m e n f a s s u n g

In den Blüten von *Veratrum nigrum* L. wurde eine deutliche und regelmässige Nektarabscheidung beobachtet. Das Nektarium ist auf der unteren Hälfte (adaxiale Seite) der sechs Perigonblätter entwickelt. Der histologische Bau des Nektariums und die Art und Weise der Nektarsekretion werden beschrieben.

Durch Versuche konnte eine Lokalisation der duftaussendenden Blütenteile erzielt werden: der spezifische Blumenduft unserer Art wird lediglich von den Perigonblättern ausgesendet.

Als regelmässige Blumenbesucher von *V. nigrum* wurden folgende Dipteren-Arten beobachtet, die Nachbar- und Fremdbestäubung (Geitonogamie, Allogamie) bewirken: *Parasarcophaga argyrostoma* ROBINEAU-DÉVOIDY, *Lucilia caesar* L., *Calliphora vicina* ROBINEAU-DÉVOIDY, *Fannia canicularis* L., *Muscina assimilis* FALLÉN und *Muscina stabulans* FALLÉN.

Der Besuch anderer Insekten an den Blüten von *V. nigrum* fehlt so gut wie gänzlich; *V. nigrum* kann demnach als Fliegenblume bezeichnet werden.

Die experimentelle Analyse des Blumenbesuches der obgenannten Fliegen-Arten ergab, dass ihre Fern- und Nahanlockung durch den spezifischen Duft erfolgt, der von den Perigonblättern ausgesendet wird, wobei die optische Wirkung der Blüten (Farbe, Form, Glanz der Nektarschicht) entbehrlich erscheint. Anflug und Besuch der bestäubenden Tiere werden durch den Duft gelenkt.

Künstliche Bestäubungsversuche zeigten, dass *V. nigrum* selbstfertil (autofertil) ist. Die ausgeprägte Dichogamie schliesst bei dieser Pflanze Autogamie völlig aus. Da bei ihr ohne und mit Insektenbeihilfe Geitonogamie regelmässig verwirklicht wird, ist bei *V. nigrum* ein Fall gegeben, wo extreme Dichogamie trotz Autofertilität in bestäubungsökologischer Hinsicht keines-

¹⁾ Die bei Aasblumen aus den verschiedensten systematischen Gruppen mehr oder weniger übereinstimmende braune oder purpurbraune Färbung könnte vielleicht mit Stoffwechselprozessen in Zusammenhang stehen, die zur Entstehung der mehr oder weniger ähnlichen Duftstoffe führen.

wegs als „zweckmässige“ Einrichtung gedeutet werden kann! *V. nigrum* stellt ein Gegenstück zu *Butomus umbellatus* L. dar, bei welcher Pflanze ebenfalls zwecklose Dichogamie, allerdings in Verbindung mit Selbststerilität (Autosterilität) vorkommt (POHL 1935).

Literatur

- CAMMERLOHER H. (1931): Blütenbiologie I. Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. — 199 p., Berlin.
- ČERNOHORSKÝ ZD. (1962): Základy rostlinné morfologie. Ed. 4. — 215 p., Praha.
- DAUMANN E. (1930): Das Blütennektarium von *Nepenthes*. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien I. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 47:1—14.
- (1931): Zur Morphologie und Ökologie der Blüte von *Stratiotes aloides* L. — *Planta* 14 : 766 bis 776.
- (1932): Über die „Scheinnektarien“ von *Parnassia palustris* und anderer Blütenarten. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — *Jb. wiss. Bot.* 77 : 104—149.
- (1941): Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. — *Beih. bot. Cbl.*, sect. A, 61 : 11—82.
- (1960): Über die Bestäubungsökologie der *Parnassia*-Blüte. Ein weiterer Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — *Biol. Plant.*, Praha, 2 : 113—125.
- FIRBAS F. (1962): *Spermatophyta*. — in: Lehrbuch d. Botanik (begr. v. STRASBURGER E., NOLL F., SCHENCK H. et SCHIMPER A. F. W.), ed. 28. : 509—648.
- HANSGIRG A. (1902): Neue Beiträge zur Pflanzenbiologie nebst Nachträgen zu meinen „Phytodynamischen Untersuchungen“. — *Beih. bot. Cbl.* 12 : 248—278.
- HEGI G. (1909): Illustrierte Flora von Mittel-Europa II. — 405 p., München.
- HRUBÝ K. (1961): Genetika. — 652 p., Praha.
- HUBER H. (1956): Die Abhängigkeit der Nektarsekretion von Temperatur, Luft- und Bodenfeuchtigkeit. — *Planta* 48 : 47—98.
- KIRCHNER O. (1890): Beiträge zur Biologie der Blüten. — 73 p., Stuttgart.
- KLIKA J. (1939): O kýchavici černé, *Veratrum nigrum* L. — *Krása našeho Domova* 31 : 189 bis 191.
- KNOLL F. (1921): Insekten und Blumen II. *Bombylius fuliginosus* und die Farbe der Blumen. — *Abh. zool.-bot. Ges. Wien* 12 : 1—119.
- KNUTH P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie II, 2 — 705 p., Leipzig.
- KRAUSE K. (1930): *Liliaceae*. — in: ENGLER A., Die natürlichen Pflanzenfamilien 15a, ed. 2 : 227 bis 386.
- KUGLER H. (1951): Blütenökologische Untersuchungen mit Goldfliegen (Lucilien). — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 64 : 327—341.
- (1955a): Einführung in die Blütenökologie. — 278 p., Stuttgart.
- (1955b): Zum Problem der Dipterenblumen. — *Oest. bot. Z.* 102 : 529—541.
- (1956): Über die optische Wirkung von Fliegenblumen auf Fliegen. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 69 : 387—398.
- (1960): Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. — *Naturwissenschaftliche Rundschau* : 130—133.
- LOEW E. et KIRCHNER O. (1911): *Veratrum* L. Germer. — in: KIRCHNER O., LOEW E. et SCHRÖTER C., Lebensgeschichte d. Blütenpflanzen Mitteleuropas 1/3 : 254—268.
- PASCHER A. † (1959): Zur Blütenbiologie einer aasblumigen Liliacee und zur Verbreitungsbiologie abfallender geflügelter Kapseln. — *Flora* 148 : 153—178.
- POHL F. (1935): Ein Fall von zweckloser Proterandrie (*Butomus umbellatus* L.). — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 53 : 779—782.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. D a u m a n n, Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2, ČSSR.