

Das Blütennektarium bei den Pontederiaceen und die systematische Stellung dieser Familie

Erich Daumann

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

A b s t r a k t — Im unteren Teil des Fruchtknotens von *Eichhornia crassipes* (MART.) SOLMS, *E. paniculata* (K. SPRENG.) SOLMS und *Pontederia cordata* L. ist ein Septalnektarium ausgebildet, das seiner eigenartigen Lage nach bei keiner anderen Monocotyledonen-Sippe vorkommt. Der histologische Bau dieses Nektariums sowie die Art und Weise der Nektarsekretion werden beschrieben. — In den Blüten von *Heteranthera reniformis* R. P., *H. zosterifolia* MART. und *H. dubia* (JACQ.) MACMILL. fehlen sowohl Septal- als auch jegliche andere Nektarien. Das gelegentliche Vorkommen von Septalspalten-Resten in den Fruchtknotenscheidewänden von *Heteranthera reniformis* R. P. deutet darauf hin, dass hier ursprünglich vorhandene Septalnektarien im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung rückgebildet wurden.

Die isolierte systematische Stellung der *Pontederiaceae* spiegelt sich in ihrem eigenartigen Nektariumtyp wider. Bei aller Eigenart und Isoliertheit dieses Typs besteht dennoch die Möglichkeit, ihn von anderen Septalnektarium-Typen abzuleiten, die allerdings ausschliesslich in der Familie der *Liliaceae* zu finden sind, was für engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den *Pontederiaceae* und *Liliaceae* spricht.

Lage und Bau des Blütennektariums bieten in machen Sippen Merkmale, die für deren systematische Gliederung neben anderen Merkmalen wertvolle Dienste leisten können (siehe z. B. DAUMANN 1935 und die daselbst zit. Lit.). In der vorliegenden Arbeit soll in dieser Hinsicht auf die Pontederiaceen verwiesen werden, deren Blütennektarium, soweit mir bekannt, bisher noch nicht eingehender gewürdigt wurde. BROWN (1938) gibt lediglich an, dass in dieser Familie nur Septalnektarien vorkommen. — Von den sechs in der Bearbeitung der Familie durch SCHWARTZ (1930) angeführten Gattungen konnte ich Arten dreier Gattungen untersuchen, die allen drei Triben angehören [ihre Nomenklatur ist nach SCHWARTZ (1930) angegeben].

Lage und Bau des Blütennektariums

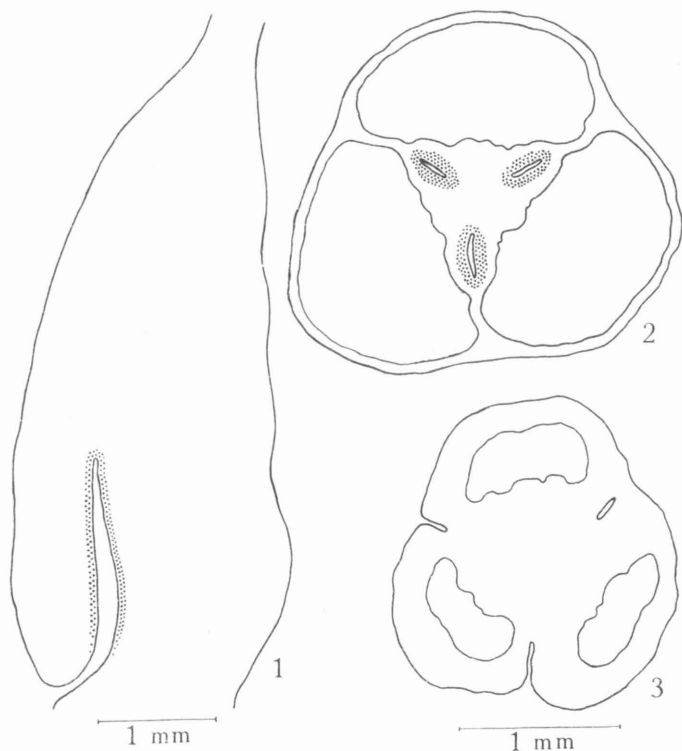
Es wurden folgende Arten untersucht (an Hand lebenden Materials, das aus den Warmhäusern des Botanischen Gartens der Karls-Universität stammte; von *Pontederia* stand mir nur Herbarmaterial zur Verfügung): *Eichhornia crassipes* (MART.) SOLMS, *E. paniculata* (K. SPRENG.) SOLMS, *Heteranthera reniformis* R. P., *H. zosterifolia* MART., *H. dubia* (JACQ.) MACMILL. und *Pontederia cordata* L.

Eichhornia crassipes (MART.) SOLMS

Das Blütennektarium dieser Art befindet sich ungefähr in der unteren Hälfte des oberständigen Fruchtknotens. In jeder der drei proximal etwas verdickten Scheidewände sehen wir einen eben in diesem verdickten Teil gelegenen Spaltrum von in radialer Richtung verhältnismässig geringer Ausdehnung (Abb. 1 u. 2). Am unteren Ende des Fruchtknotens münden die drei Spalträume durch distales Auseinanderweichen der drei Fruchtblätter in den Scheidewänden nach aussen in den Blütengrund (Abb. 1 u. 3). Die drei Ausmündungsstellen ein- und desselben Fruchtknotens stehen nicht immer

in gleicher Höhe, so dass wir an einem Querschnitt durch diese Region oft noch geschlossene Spalten neben Ausmündungsstellen antreffen (Abb. 3). Manchmal zeigen einzelne Spalträume noch unterhalb der Ausmündungsstelle eine leichte Vertiefung (Fortsetzung) nach unten in die Fruchtknotenbasis hin.

Der soeben beschriebene Spaltraum ist allerdings ungefähr nur in seinen oberen zwei Dritteln von Drüsengewebe umkleidet (in Abb. 1 durch Punktie-



Eichhornia crassipes (MART.) SOLMS. Abb. 1. — Längsschnitt durch den Fruchtknoten, die Lage einer Septalspalte mit Nektarium (punktiert) und Ausmündung zeigend. — Abb. 2. — Querschnitt durch den Fruchtknoten in der Höhe des Septalnektariums (punktiert); in den Fruchtknotenfächern sind die Samenanlagen nicht eingezeichnet. — Abb. 3. — Querschnitt durch die Fruchtknotenbasis in der Höhe der Ausmündungsstellen zweier Septalspalten.

rung angedeutet). Lediglich an diesen Stellen wird in der Blüte regelmässig Nektar abgeschieden. Wir haben daher (nach der üblichen Terminologie) bei unserer Art nur ein inneres Septalnektarium (ein äusseres fehlt hier vollkommen).

Histologische Beschaffenheit des Nektariums und seiner Umgebung. Die Nektariumepidermis besteht aus langgestreckten, dünnwandigen und plasmareichen Zellen, die senkrecht zur Spaltenoberfläche palisadenförmig angeordnet erscheinen. Unter ihr befinden sich zwei bis vier Lagen kleiner, annähernd isodiametrischer, ebenfalls dünnwandiger und plasmareicher Zellen mit kaum erkennbaren Interzellularen (Nektarium-

parenchym). An diese Zellen schliessen (ohne scharfe Grenze) grössere, derbwandigere und plasmaärmere Zellen mit grossen Interzellularen an (Grundparenchym). Die Nektariumepidermis besitzt eine äusserst dünne, aber sonst normale Kutikula (Chlorzinkjod, Sudan III). Spaltöffnungen konnte ich auf der Nektariumoberfläche nicht beobachten. Während der Sekretion zeigt das Nektarium eine deutliche Lokalisation von Zuckerarten (Prüfung des Zuckergehaltes von Schnitten nach FLÜCKIGER und SENFT, in methodischer Hinsicht siehe DAUMANN 1930). Eine direkte Leitbündelversorgung des Nektariums ist nicht vorhanden; in seiner unmittelbaren Nähe verlaufen zwar mächtige Leitbündel, die jedoch stets durch Grundparenchym vom Drüsengewebe getrennt bleiben und keine Seitenäste in dieses entsenden.

Die soeben gegebene Beschreibung der histologischen Verhältnisse ist an Querschnitten durch den Fruchtknoten im Bereiche etwa der oberen zwei Drittel der Septalspalte erkennbar. Wenn wir den Gewebebau in der Umgebung dieses Spaltraumes seiner Längsachse nach verfolgen, ergeben sich in der Richtung nach unten (zur Ausmündungsstelle) folgende Unterschiede: Ungefähr im unteren Drittel des Spaltraumes werden die palisadenförmigen Epidermiszellen allmählich und ständig kürzer und plasmaärmer, bis sie annähernd isodiametrische, plasmaarme Zellen darstellen. Gleichlaufend zeigt das Nektariumparenchym eine ständig zunehmende Auflockerung (grössere Interzellularen), die zu seiner allmählichen Umwandlung in Grundparenchym führt. An diesen Stellen ist während des Blühvorganges keine deutliche Lokalisation von Zuckerarten erkennbar (das allmähliche „Ausklingen“ des die Septalspalten umkleidenden Nektariums ist in Abb. 1 durch geringere Dichte der Punktierung angedeutet).

Die schon in Blütenknospen vor Anthesebeginn einsetzende Nektarsekretion erfolgt als Flüssigkeitsdurchtritt durch die Epidermisaussenwände und durch die dünne Kutikula, welche dabei, soweit ich beobachten konnte, weder abgehoben noch zerrissen wird.¹⁾

Die im vorhergehenden geschilderten kontinuierlichen histologischen Unterschiede der die Septalspalten umgebenden Gewebepartien in Richtung zur Ausmündungsstelle („Ausklingen“ des Nektariums) spiegeln sich in der nach unten allmählich abnehmenden Sekretionsintensität deutlich wider. Im unteren Drittel der Septalspalte, wo das Drüsengewebe (mit Zuckerlokalisierung) nach unten hin allmählich und ohne scharfe Grenze schwindet, hört ebenso allmählich die Fähigkeit zur Nektarsekretion auf. Das untere Drittel der Septalspalte bildet demnach vorwiegend einen kurzen Leitungsweg für den in ihrem Oberteil sezernierten Nektar, der durch die Ausmündungsstelle in den Blütengrund gelangt, wo er je nach Sekretionsintensität den Raum zwischen Fruchtknoten und Perigonröhre mehr oder weniger hoch erfüllt.²⁾

Eichhornia paniculata (K. SPRENG.) SOLMS

Die Blüten dieser im Boden wurzelnden Sumpfpflanze sind kleiner als die der vorher behandelten Art. Lage und Bau des Blütennektariums stimmen im wesentlichen mit denen von *E. crassipes* überein; lediglich zeigen die Septalspalten mit dem Drüsengewebe (auf Querschnitten durch den Fruchtknoten) oft eine mehr oder weniger gewundene Gestalt (Oberflächenvergrösserung).

¹⁾ Direkte Beobachtung des Sekretionsvorganges an dicken Querschnitten durch den entsprechenden Fruchtknotenteil unter Paraffinöl, sowie an dicken Längsschnitten durch den Fruchtknoten mit einem Teil der Nektariumoberfläche in Luft nach der früher angegebenen Methode — DAUMANN 1931.

²⁾ Der Blütennektar unserer Art schmeckt deutlich süss, auf Inhaltsstoffe habe ich ihn (mit Reagentien in Kapillaren) nicht geprüft.

Die drei untersuchten Arten [*H. reniformis* R. P., *H. zosterifolia* MART., *H. dubia* (JACQ.) MACMILL.] verhalten sich in bezug auf die hier in Betracht kommenden Verhältnisse gleichartig. Im Fruchtknoten ist an keiner Stelle auch nur eine Spur eines Septalnektariums zu erkennen. In den so wie bei *Eichhornia* proximal verdickten Scheidewänden des Fruchtknotens verlaufen lediglich mächtige Leitbündelgruppen. In manchen Blüten von *Heteranthera reniformis* R. P. fand ich in den Fruchtknotenscheidewänden an den Stellen, wo sich bei *Eichhornia* das Septalnektarium befindet, deutlichere bis ganz geringe Reste (Andeutungen) von Septalspalten, allerdings ohne Drüsengewebe. Dies lässt die Vermutung zu, dass bei *Heteranthera* das Septalnektarium im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung rückgebildet wurde und dass so die Blüten dieser Gattung sekundär nektarlos wurden. Übrigens erscheinen die Blüten von *Heteranthera* im Vergleiche mit denen von *Eichhornia* auch in anderer Hinsicht (Reduktion im Androezeum usw.) stärker abgeleitet. Trotz sorgfältiger Untersuchung konnte ich an keiner anderen Stelle der vergänglichen Blüten (Eintagsblumen) Flüssigkeitsabscheidung, bzw. ein Drüsengewebe feststellen.

Nach Literaturangaben scheinen die Vertreter dieser Gattung selbstfertil zu sein. Auch kleistogame Blüten kommen häufig vor. Ob es sich um Pollenblumen handelt, ist fraglich. Über die Bestäubungsökologie von *Heteranthera* ist noch sehr wenig bekannt (HILDEBRAND 1885, KNUTH 1899, 1904 und die daselbst zit. Lit.).

Pontederia cordata L.

Zum Unterschied von den beiden im vorhergehenden behandelten Gattungen, bei denen der Fruchtknoten drei fertile Fächer mit zahlreichen Samenanlagen aufweist, besitzt der Fruchtknoten von *Pontederia* nur ein fertiles Fach (die lateralen Fruchtblätter verkümmern) mit nur einer einzigen Samenanlage. In den drei Septen des Fruchtknotens finden wir ein Septalnektarium¹⁾, das seiner Lage nach mit dem von *Eichhornia* übereinstimmt. Auch bei *Pontederia cordata* liegen die Ausmündungsstellen der drei Septalspalten an der Fruchtknotenbasis. Die etwas ungenaue Angabe von LOVELL (zit. bei KNUTH 1904), nach welcher bei *Pontederia cordata* Nektar an der Oberfläche der Fruchtknotenbasis abgesondert wird, stimmt mit der Lage der Ausmündungsstellen der Septalspalten gut überein. Die Art und Weise der Sekretion konnte ich nicht prüfen, da mir nur Herbarmaterial dieser Art (Flora of New York Nr. 16909, coll. H. D. House, PRC) zur Verfügung stand.

Die systematische Stellung der Familie

Die Pontederiaceen bilden eine Familie zweifelhafter Verwandtschaft, deren systematische Stellung unklar ist (DEYL 1955). Nicht zuletzt auf Grund des Besitzes von reichlichem, mehligem Endosperm bringen sie manche Autoren (LOTSY 1911, NOVÁK 1961 u. a.) in engere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Commelinaceen, andere wieder (WETTSTEIN 1935, TAKHTAJAN 1959 und weitere daselbst zitierte Autoren) stellen sie in die Nähe der Liliaceen. Eine Übersicht der Stellung der Pontederiaceen in älteren und neueren Systemen gibt HAMANN (1961). SCHWARTZ (1926) konnte durch anatomische und morphologische Studien der vegetativen Teile einige Unterlagen für den Anschluss der Pontederiaceen an die Liliaceen feststellen. DEYL (1955) führt

¹⁾ SMITH (1898) bildet einen Querschnitt durch den Fruchtknoten ab, in dem die drei Nektariumspalten ersichtlich sind.

die Pontederiaceen in der Ordnung der *Liliales* an. Nach SCHÖNIAND (1889) scheint eine nahe verwandtschaftliche Beziehung weder zwischen Pontederiaceen und Liliaceen noch zwischen Pontederiaceen und Commelinaceen (event. auch Bromeliaceen) vorhanden zu sein. Auf Grund eingehender Untersuchungen kommt HAMANN (1961, 1962a, 1962b) zu dem Schluss, dass das Merkmal des „mehligten Nährgewebes“ nicht geeignet ist, die *Farinosae* ENGLERS genügend zu charakterisieren und von den Liliifloren zu unterscheiden, und dass die auch sonst heterogene Ordnung der „*Farinosae*“ nicht weiter aufrechterhalten werden sollte. Die Analyse des Merkmalbestandes und der Verwandtschaftsbeziehungen der Pontederiaceen zeigt nach HAMANN, dass diese Familie mit anderen Familien der „*Farinosae*“ viel weniger Gemeinsamkeiten als mit Familien aus anderen Ordnungen, besonders aus den Liliifloren, besitzt.

Das Merkmal „Septalnektarium“ hat meines Wissens nach als erster TAKHTAJAN (1959) in systematische Erwägungen über die Pontederiaceen einbezogen, wobei er allerdings das blosse Vorhandensein desselben bei Pontederiaceen und Liliaceen und sein Fehlen bei den *Farinosae*¹⁾ als Stütze engerer verwandtschaftlicher Beziehungen der Pontederiaceen zu den Liliaceen ansieht. Das Vorhandensein oder Fehlen von Septalnektarien schlechthin reicht nach meinen Erfahrungen für unsere Fragestellung nicht aus. Lage und Bau der Septalnektarien zeigen nämlich bei den Monocotyledonen in verschiedenen grösseren oder kleineren Sippen Unterschiede, die für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen in manchen Fällen von Wert sind.²⁾

Versuchen wir nun, die durch das Studium des Blütennektariums von *Eichhornia* und *Pontederia* gewonnenen Ergebnisse in diesem Sinne auszuwerten! Die von verschiedenen Autoren hervorgehobene isolierte systematische Stellung der Pontederiaceen spiegelt sich deutlich in der eigenartigen Lage des Nektariums wider. Der hier festgestellte Typ (Nektarium im unteren Teil eines oberständigen Fruchtknotens mit Ausmündung an der Fruchtknotenbasis, wobei das Drüsengewebe ausschliesslich oberhalb der Ausmündungsstelle liegt) findet sich meines Wissens nach in keiner anderen Sippe der Monocotyledonen. Die Liliaceen besitzen zwar eine grössere Anzahl verschiedener Typen von inneren Septalnektarien, bei denen jedoch die Ausmündungsstellen der Septalspalten vorwiegend im Gipfelteil des Fruchtknotens, manchmal auch mehr oder weniger tiefer (bis etwa in die Hälfte des Fruchtknotens) herabgerückt erscheinen (z. B. bei *Allium*); aber auch in diesen Fällen, wo die Ausmündungsstelle der Septalspalte in mittlerer Höhe des Fruchtknotens liegt, ist das Drüsengewebe in seinem Hauptteil immer unterhalb der Spaltenöffnung gelagert, so dass sich im Gegensatz zu *Eichhornia* und *Pontederia* der Nektar (unter Voraussetzung einer aufrechten Orientierung der betreffenden Blüte) von den Stellen seiner Abscheidung zur Mündung der Septalspalte in aufsteigender Richtung bewegt.

Bei den Commelinaceen sind bisher keinerlei Septalnektarien bekannt geworden.³⁾ Die Bromeliaceen, die in vielen Systemen in unmittelbarer Nachbarschaft der Commelinaceen erscheinen, weisen Septalnektarien auf, die sich wesentlich von denen der Pontederiaceen unterscheiden. Wenn wir nun alle bisher bekannten Septalnektarium-Typen der Monocotyledonen mit dem bei den Pontederiaceen festgestellten vergleichen, zeigt sich bei aller Eigenart und Isoliertheit dieses Typs dennoch die Möglichkeit, ihn von manchen anderen

¹⁾ In der Fassung von TAKHTAJAN als Überordnung unter Ausschluss der *Bromeliales* folgende Ordnungen umfassend: *Commelinales*, *Eriocaulales*, *Restionales*, *Poales*.

²⁾ Eine zusammenfassende Würdigung der Blütennektarien der Monocotyledonen mit phylogenetisch-systematischen Aspekten soll in nächster Zeit anderorts veröffentlicht werden.

³⁾ Die Angabe von BROWN (1938), dass in dieser Familie Blütennektarien fehlen, ist unrichtig, da bei einigen Vertretern Androealnektarien vorhanden sind.

Typen, die bei Liliaceen, und zwar nur bei ihnen, vorkommen, in folgender Weise abzuleiten: Herabrücken der Septalspaltenmündung bis zur Fruchtknotenbasis und Reduktion des Spaltraumes in den drei Scheidewänden des Fruchtknotens samt Drüsengewebe unterhalb der herabgerückten Spaltenmündung. Diese Ableitung erscheint durch das bei *Eichhornia* vereinzelte Vorkommen einer mehr oder weniger nur angedeuteten Spaltenvertiefung unterhalb der Ausmündungsstelle, allerdings ohne Drüsengewebe, begründet.

Das im vorhergehenden Gesagte halte ich für eine weitere Stütze dafür, dass die Pontederiaceen einen frühzeitig von Liliaceen-Urahnen abgezweigten Seitenast darstellen, der bei aller seiner Isoliertheit unter den rezenten Monocotyledonen den Liliaceen systematisch am nächsten steht. Dieses Ergebnis stimmt mit den Schlussfolgerungen von HAMANN (1962b) gut überein, der unter Berücksichtigung zahlreicher anderer Merkmale die Eingruppierung der Pontederiaceen in die *Liliales* befürwortet; nach dem genannten Autor „... sollte die Familie in Anbetracht ihrer von typischen *Liliales* abweichenden Merkmale vielleicht besser als eine eigene Unterordnung hervorgehoben werden, zumal es sich bei ihr sicher um eine sehr alte Verwandtschaftsgruppe handelt“.

Literatur

- BROWN W. H. (1938): The Bearing of Nectaries in the Phylogeny of Flowering Plants. — Proc. amer. philos. Soc. 79 : 549—595.
- 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, Berlin, 14 : 766—776.
- (1935): Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris*. — Beih. bot. Cbl., sect. B, 53 : 525—625.
- DEYL M. (1955): Vývoj rostlin a systém jednoděložných. The Evolution of the Plants and the Taxonomy of the Monocotyledons. — Sborn. nár. Mus. Praha, ser. B, 11/6 : 1—145.
- HAMANN U. (1961): Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae. — Willdenowia, Berlin, 2 : 639—768.
- (1962a): Über Bau und Entwicklung des Endosperms der Philydraceae und über die Begriffe „mehliges Nährgewebe“ und „Farinosae“. — Engler's Bot. Jb. 81 : 397—407.
- (1962b): Weiteres über Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der „Farinosae“. — Willdenowia, Berlin, 3 : 169—207.
- HILDEBRAND F. (1885): Über *Heteranthera zosterifolia*. — Engler's Bot. Jb. 6 : 137—145.
- KNUTH P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie 2/2. — 705 p., Leipzig.
- (1904): Handbuch der Blütenbiologie 3/1. — 570 p., Leipzig.
- LOTSY J. P. (1911): Vorträge über botanische Stammesgeschichte. — 1055 p., Jena.
- NOVÁK F. A. (1961): Vyšší rostliny (Tracheophyta). — 941 p., Praha.
- SCHÖNLAND S. (1889): Pontederiaceae. — in: ENGLER A. et PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 1, 2/4 : 70—75.
- SCHWARTZ O. (1926): Anatomische, morphologische und systematische Untersuchungen über die Pontederiaceen. — Beih. bot. Cbl., sect. 1, 42 : 263—320.
- (1930): Pontederiaceae. — in: ENGLER A. et PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 15a : 181—188.
- SMITH W. R. (1898): A Contribution to the Life History of the Pontederiaceae. — Bot. Gaz., Chicago, 25 : 324—337.
- TAKHTAJAN A. (1959): Die Evolution der Angiospermen. — 344 p., Jena.
- WETTSTEIN R. (1935): Handbuch der systematischen Botanik. Ed. 4. — 1152 p., Leipzig u. Wien.