

Die Braune Haselwurz (*Asarum europaeum* L.), ein obligater Selbstbestäuber

Kopytník evropský (*Asarum europaeum* L.), rostlina obligátně samosprašná

Erich Daumann

DAUMANN E. (1972): Die Braune Haselwurz (*Asarum europaeum* L.), ein obligater Selbstbestäuber. — Preslia, Praha, 44 : 24–27. — Im Blühverlauf von *Asarum europaeum* können 3 Stadien unterschieden werden, wobei nur eines derselben (das Zwitterstadium) für die Bestäubung von Bedeutung ist. Die Narbe ist schon vor Anthesebeginn (in Blütenknospen) funktionsfähig (H_2O_2 -Reaktion). Eine Nektarabsonderung ist in den Blüten nicht vorhanden. Der Blumenbesuch durch Insekten fehlt vollständig. Die Pflanze ist ausschliesslich auf Selbstbestäubung (Autogamie) angewiesen, die erfolgreich verläuft (Selbstfertilität), was durch Versuche bekräftigt werden konnte. Dabei ist der äussere Androealkreis bedeutungslos. Diese Ergebnisse stellen eine ergänzende Bestätigung der Beobachtungen und Versuche von KUGLER (1934) und WERTH (1951) dar. Unterschiedliche Angaben über den Charakter des Blumenduftes unserer Art deuten darauf hin, dass bei manchen Sippen möglicherweise Duftmutanten vorkommen. Phylogenetisch dürfte sich die Braune Haselwurz auf dem Wege von ursprünglicher Insektenblütigkeit zur Kleistogamie befinden. — Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2, Tschechoslowakei.

Die Auffassung der älteren Blütenökologen, nach welcher die Braune Haselwurz (*Asarum europaeum* L.) eine Kesselfallenblume besitzen soll, wurde von KUGLER (1934) widerlegt. Auch die noch 1928 von TROLL geäusserte Vermutung, dass es sich um eine Fliegenblume handle, erwies sich als unrichtig, da die Blüten der genannten Art so gut wie überhaupt keinen Insektenbesuch aufweisen. Schliesslich hat WERTH (1951) zeigen können, dass die Braune Haselwurz ein permanenter Selbstbefruchter ist.

Ich habe während mehrerer Jahre im Botanischen Garten der Karls-Universität zu Prag sowie im Freiland an verschiedenen Lokalitäten Böhmens den Blühverlauf von *Asarum europaeum* verfolgt und z. T. auch experimentell beeinflusst, wobei mir die oberwähnte Veröffentlichung von WERTH (l. c.) erst nachträglich zur Kenntnis gelangte. KUGLER (l. c.) machte seine Untersuchungen und Beobachtungen an Pflanzen des Botanischen Gartens zu Dresden, WERTH (l. c.) an einem natürlichen Standort in den Bayerischen Kalkalpen. Da es sich bei der Braunen Haselwurz um ein langumstrittenes blütenökologisches Problem handelt und da diese Pflanze in unserer Flora wohl den einzigartigen Fall darstellt, wo eine chasmogame Blüte dauernd, ausschliesslich und ohne merkbare Schädigung auf Autogamie angewiesen ist, erschien mir die Veröffentlichung meiner aus einem weiteren Teil von Mitteleuropa stammenden Beobachtungen und Versuche berechtigt, auch wenn diese neben einigen Ergänzungen im wesentlichen lediglich eine Bestätigung der Kuglerschen und vor allem der Werthschen Ergebnisse darstellen. Meine Mitteilung soll auch einen Hinweis darstellen, dass die Braune Haselwurz als häufige und leicht kultivierbare Pflanze auf Grund ihrer permanenten Selbstbefruchtung ein dankbares Objekt für genetische Untersuchungen bilden könnte.

Antheseverlauf und -dauer. Beim Öffnen der proterogynen Blüte lösen sich die Perigonzipfel zuerst an den Seitenrändern voneinander, während sie mit den Spitzen noch vereint bleiben, es entstehen so zu Anthesebeginn drei Schlitzte, die ins Blüteninnere führen. Im Blühverlauf können 3 Stadien unterschieden werden, die sich zum Teil überschneiden. Zu Blühbeginn setzt ein weibliches Stadium ein, in dem die Narbe empfängnisfähig ist, die 12 Staubblätter jedoch noch geschlossene Antheren aufweisen. Im nachfolgenden Zwitterstadium sind bei noch funktionsfähiger Narbe die Antheren der 6 inneren Staubblätter bereits geöffnet. Das männliche Endstadium ist durch das Welken der Narbenpapillen und durch das Öffnen der Antheren der 6 äusseren Staubblätter gekennzeichnet. Die Dauer dieser Stadien und damit die Gesamtblütedauer der Einzelblüte zeigt nach meinen Beobachtungen deutliche Unterschiede zwischen an natürlichen, meist schattigen Standorten blühenden Pflanzen und solchen, die oft auf unbeschatteten Beeten in botanischen Gärten gezogen werden, wodurch auch die merklichen Unter-

schiede in den diesbezüglichen Angaben von KUGLER (l. c.) und WERTH (l. c.) verständlich werden. An natürlichen Standorten fand ich die Gesamtblütedauer der Einzelblüte von *Asarum europaeum* mit durchschnittlich 21 Tagen (die 3 Stadien: 8, 7, 6 Tage), im Botanischen Garten zu Prag mit durchschnittlich nur 10 Tagen (die 3 Stadien: 5, 3, 2 Tage), was mit den Angaben von WERTH (l. c.) und KUGLER (l. c.) gut übereinstimmt.

Wie sich mit Hilfe der Wasserstoffsuperoxyd-Reaktion nach Lopriore (DAUMANN 1963) feststellen liess, ist die Narbe der Braunen Haselwurz bereits in Blütenknospen etwa 1 Tag vor Anthesebeginn funktionsfähig.

Weder vor Anthesebeginn (in Blütenknospen), noch während des Blühens erfolgt nach meinen Untersuchungen eine Nektarausscheidung, was mit den bisherigen Literaturangaben übereinstimmt.

Hinsichtlich des Blumenduftes von *Asarum europaeum* liegen verschiedene Angaben vor. TROLL (l. c.) bezeichnet ihn als scharf kampferartig, KUGLER (l. c.) als intensiv, scharf, oft schweissähnlich und WERTH (l. c.) als schwachen, aber sehr deutlichen Vanilleduft. WERTH (l. c.) betont mit Recht, dass die vegetativen Teile unserer Art einen intensiven, einer Mischung von Pfeffer und zersetztem Urin ähnelnden Duft besitzen, der in der freien Natur den äusserst schwachen Blumenduft überlagert, was zu Irrtümern führen kann. Auf Grund eigener, durch Glasdöschenversuche bekräftigter Prüfungen kann ich sowohl für alle natürlichen Standorte als auch für die im botanischen Garten gezogenen Pflanzen die Angabe von WERTH (l. c.) über den schwachen aber deutlichen Vanilleduft der Blüten von *Asarum europaeum* bestätigen. Die abweichenden Angaben der beiden anderen erfahrenen Beobachter, die bei KUGLER (l. c.) auch durch Glasdöschenversuche gestützt sind, kann ich mir nur so erklären, dass bei unserer Art Duftunterschiede in verschiedenen Sippen (möglicherweise Duftmutanten) vorkommen, was ja auch schon bei anderen Pflanzen [z. B. *Clematis vitalba* L. (WIDDER 1951)] beobachtet wurde und in unserem Falle weiterer Untersuchungen bedarf.

Die Beobachtung blühender Pflanzen während mehrerer Jahre, an verschiedenen Standorten und zu den verschiedensten Tageszeiten sowie die Abnahme von Blüten bei Nacht, ihre Aufbewahrung in verschlossenen Glasgefässen und die nachträgliche Prüfung im Laboratorium ergaben ohne Ausnahme, dass bei der Braunen Haselwurz nicht der geringste Blumenbesuch durch Insekten oder andere kleine Tiere zu verzeichnen ist, was ebenfalls mit den Erfahrungen von KUGLER (l. c.) und WERTH (l. c.) übereinstimmt. Die Angabe von KNUTH [zit. bei TROLL (l. c.) und bei KUGLER (l. c.)], er habe trotz häufigen Überwachsens blühender Haselwurzpflanzen im Botanischen Garten zu Kiel nur einmal eine Schmeissfliege (*Lucilia caesar* L.) flüchtig an den Blüten beobachtet, bezieht sich, wie KUGLER (l. c.) richtig bemerkt, offenbar auf einen zufälligen Anflug dieses Tieres. Die Vermutung von HEGI (1912), dass die unscheinbaren Blüten unserer Art „wahrscheinlich von kleinen Tierchen als Schlupfwinkel benützt“ werden, muss als völlig unbegründet zurückgewiesen werden.

Da bei *Asarum europaeum* Insektenbesuch so gut wie vollständig fehlt, ist bei dieser Art Fremdbestäubung (Allogamie) ausgeschlossen, die Pflanze ist lediglich auf Selbstbestäubung (Autogamie) angewiesen, die nur im Zwitterstadium der Blüte erfolgt, wenn sich die 6 Staubblätter des inneren Kreises aufrichten und ihre aufspringenden Staubbeutel zwischen die Narbenlappen gedrängt werden, wobei der hervorquellende Pollen mit den Narbenpapillen oft direkt in Berührung gerät, was auch schon WERTH (l. c.) beobachten konnte. Ich fand in solchen Blüten des öfteren ganze Bündel von

Pollenschläuchen, die noch auf den geöffneten Antheren haftenden Pollenkörnern entstammten und in die Narbe hineinwuchsen. Da, wie bereits erwähnt, keine Fremdbestäubung stattfinden kann, sind das weibliche Anfangsstadium (mit noch geschlossenen Antheren aller Staubblätter) und das männliche Endstadium des Blühens (mit bereits funktionsunfähiger Narbe) bestäubungsökologisch bedeutungslos. Dies gilt auch insbesondere für die 6 Staubblätter des äusseren Kreises, die sich erst im männlichen Endstadium aufrichten und deren Antheren erst jetzt aufbrechen. Diese äusseren Staubblätter sind kürzer als die inneren, ihre Staubbeutel erreichen nicht die höher gelegenen Narben, so dass sie für die Selbstbestäubung a priori bedeutungslos sind, auch wenn die Narbe in diesem Blühabschnitt noch funktionsfähig wäre, was, wie gesagt, nicht der Fall ist.

Eine ähnliche Blüteneinrichtung und einen ähnlichen Bestäubungsmechanismus wie bei *A. europaeum* scheinen auch andere Arten (*A. canadense* L., *A. caulescens* MAXIM.) aufzuweisen (KNUTH 1904).

Um die im vorhergehenden geschilderten Bestäubungsverhältnisse bei der Braunen Haselwurz experimentell zu stützen, bin ich folgendermassen vorgegangen. Im botanischen Garten und an zwei natürlichen Standorten im Freiland wurden immer mehrere noch fest geschlossene Blütenknospen und ihre Stiele mit einem weichen Pinsel von etwaigen winzigen Insekten (z. B. Thysanopteren) gereinigt und sodann mit Säckchen aus dichtem Stoff derartig geschützt, dass die kleinen Öffnungen zwischen dem zusammengezogenen Säckchenrand und dem Blütenstiel sorgfältig mit Watte abgedichtet waren (Schutz gegen Thysanopteren und andere kleine Tiere). Aus anderen (gezeichneten) Blüten wieder, die sich im weiblichen Anfangsstadium befanden, entfernte ich in vorsichtiger Weise mittels einer dünnen Pinzette alle 12 Staubblätter mit noch geschlossenen Antheren. Diese Blüten blieben ungeschützt.

Bei der erstgenannten Versuchsanordnung kam es in allen Fällen zur Fruchtbildung und zum Ausreifen keimfähiger Samen. Bei der zweitgenannten Versuchsanordnung konnte in keinem einzigen Falle Fruchtsatz festgestellt werden. Ähnliche Versuche, die die Selbstfertilität unserer Art bezeugen, hat mit demselben Ergebnis bereits WERTH (l. c.) durchgeführt.

WERTH (l. c.) fasst den Bestäubungsmechanismus von *Asarum europaeum* als eine Art von Kleistogamie auf, wobei das Geschlossenbleiben der Blüten durch eine extreme Verborgenheit derselben ersetzt erscheint. In phylogenetischer Hinsicht erachte ich es als wahrscheinlich, dass es sich um eine Art von Zwischenstufe handelt, d. h. dass die Vorfahren unserer Art insektenblütig waren und diese sich auf dem Wege zur echten Kleistogamie befindet. Dafür spricht auch der Umstand, dass ich vereinzelt Blüten der Braunen Haselwurz fand, die sich überhaupt nicht öffnen, wobei die Selbstbestäubung in solchen dauernd geschlossenen Blüten tatsächlich kleistogam erfolgt. Die 6 Staubblätter des äusseren Kreises, deren Antheren sich erst im männlichen Endstadium des Blühens öffnen und die demnach in der rezenten Situation, wie bereits angeführt, bestäubungsökologisch völlig bedeutungslos sind, konnten in phylogenetischer Vergangenheit im Rahmen einer möglichen Insekten-Fremdbestäubung von Bedeutung sein.

Souhrn

Během kvetení kopytníku evropského (*Asarum europaeum* L.) je možno rozlišovat 3 stadia, z nichž jenom jedno (stadium oboupohlavné) má význam pro opylení. Blizna funguje již před rozkvetem. Vylučování nektaru a návštěva hmyzu v květech úplně chybějí. Rostlina je odkázána výlučně na samosprašení (autogamii), které je úspěšné (autofertilita), což bylo dokázáno pokusně. Přitom je vnější kruh tyčinek bezvýznamný. Tyto výsledky potvrzují a doplňují pozorování a pokusy Kuglerovy (KUGLER 1934) a Werthovy (WERTH 1951). Rozdílné údaje o charakteru

květní vůně kopytníku evropského naznačují, že v některých populacích se snad vyskytují mutanty s různou vůní. Z fylogenetického hlediska je pravděpodobné, že *Asarum europaeum* je na cestě od původní hmyzosprašnosti ke kleistogamii.

Literatur

- DAUMANN E. (1963): Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von Potamogeton. — *Preslia*, Praha, 35 : 23—30.
- HEGI G. (1912): *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Tom. 3. — München.
- KNUTH P. (1904): *Handbuch der Blütenbiologie*. Tom. 3/1. — Leipzig.
- KUGLER H. (1934): Zur Blütenökologie von *Asarum europaeum* L. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, Berlin, 52 : 348—354.
- TROLL W. (1928): *Organisation und Gestalt im Bereiche der Blüte*. — Berlin.
- WERTH E. (1951): *Asarum europaeum*, ein permanenter Selbstbefruchter. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, Berlin, 64 : 287—294.
- WIDDER F. (1951): Der Duft der Clematis vitalba-Blüten. — *Phyton*, Horn (Austria), 3 : 298—303.

Eingegangen am 15. Januar 1971
Recenzent: Z. Černohorský

Limnologia 7 — 1969/1970

Časopis Německé akademie věd v Berlíně pro výzkum vnitrozemských vod, vydávaný dr. T. Schröderem, ředitelem Limnologického pracoviště Německé akademie věd (Jena), za spolupráce dr. G. Breitiga (Berlin-Schöneweide), dr. S. J. Casperse (Jena), prof. dr. A. Rietha (Gattersleben) a prof. dr. D. Uhlmana (Dráždany). 231 str., cena ročníku 94.— DM. (Časopis je v knihovně ČSBS.)

7. ročník *Limnologia* vyšel v letech 1969 a 1970 ve dvou sešitech, z nichž první přináší přednášky a diskuse, konané na prvním sympoziu biologie Baltu v Roztokách a v Kloster na Hiddensee ve dnech 16.—20. září 1968. Z 37 příspěvků většina pojednává o fauně Baltického moře, které je klasickým příkladem brakického prostředí, kolísajícího od čistě sladkovodních podmínek až po vysloveně mořský biotop. Botanická je jen práce R. RATHSACKOVÉ o sinicích Baltického moře, která ukazuje, že sinice rodu *Rivularia*, izolované z Baltu, rostou v kultuře v prostředí zcela sladkovodním.

V druhém sešitě ročníku je několik botanických příspěvků, většinou německých autorů. V pojednání H. D. BABENZIENA a W. SCHWARTZE (Greifswald, DDR a Stöckheim, BRD) se řeší nejen výskyt bakterií v povrchové blance vod, nýbrž i zcela obecné podmínky, za nichž dochází k vytvoření neustonných společenstev organismů. Autoři pojednávají o fyzikálně-chemických podmínkách pro život v blízkosti povrchové blanky vod (povrchové napětí, světelné záření, výživovací podmínky) a podávají seznam rostlinných organismů, dosud v neustonu zaznamenaných. Vlastní práce je věnována bakteriím v neustonu, jakým způsobem osidlují povrchovou blanku vod a které druhy bakterií jsou schopny žít za neustonických podmínek. Byla prostudována typická neustonní bakterie *Nevskia ramosa*, pozorovaná již FAMINTZINEM v r. 1892, ale teprve BABENZIENEM izolovaná a pěstovaná v kultuře (1965). V práci H. ZIEMANNA se ukazuje, jak jednotlivé indikátory stupňů saporie (řasy i prvoci) se uplatňují v různých stupních salinity řek Werra, Wipper a Helbe. W. BRAUNE (Jena) referuje o pokusech růstu *Scenedesmus obliquus*, pěstovaného v řekách in situ ve speciálních nádobách s permeabilními stěnami. Růstovými křivkami lze vyjádřit přírůstek biomasy, a tak i produktivitu prostředí, do nichž byl na určitou dobu přístrojek uložen. Práce G. R. ARNOLDA zjišťuje výskyt vodních Hyphomycetů na ponořených větévkách konifer. H. D. KRAUSCH (Jena) pokračuje v líčení společenstev vyšších rostlin oblasti Stechlinských jezer. Je to již pátý díl uvedeného práce, jejímž obsahem jsou rozbor lesních, křovinných a okrajových společenstev. Z oblasti se popisují společenstva jehlíčanů ze svazu *Vaccinio-Piceetea*, borové a jedlové lesy, smíšené bučiny a doubravy (*Quercetea robori-petraeae* a *Querceto-Fagetea*), *Artemisietea*, *Epilobietea angustifolii* atd. Svazek je zakončen přehledem polské limnologické literatury za léta 1965—1966, referáty o limnologických knihách a bibliografií pracoviště pro limnologii při Německé akademii věd (Jena) za rok 1968 (13 prací autorů: CASPER S. J., KRAUSCH H. D., MOTHES G., MÜLLER-STOLL W. R., SCHÖNBORN W. a SCHRÄDER T.).

B. Fott