

## Ein rudimentäres Blütennektarium und unterschiedliche Pollenkittreste bei der Rüster (*Ulmus*)

Rudimentární květní nektarium a rozdílné zbytky lepkavé hmoty pylu u jilmu (*Ulmus*)

Erich Daumann

DAUMANN E. (1975): Ein rudimentäres Blütennektarium und unterschiedliche Pollenkittreste bei der Rüster (*Ulmus*). — Preslia, Praha, 47 : 14–21.

Bei drei *Ulmus*-Arten (*U. glabra* HUDS. em. MOSS, *U. minor* MILL. em. RICHENS und *U. laevis* PALLAS) wurden während mehrerer Jahre Anthesedauer und -verlauf verfolgt, wobei sich drei Stadien der proterogynen Einzelblüte feststellen liessen. Bereits in noch fest geschlossenen Blütenknospen von *Ulmus glabra* erfolgt vor Anthesebeginn an der adaxialen Seite der in diesem Entwicklungsstadium kurzen Filamente eine kurzzeitige Exkretion von Nektarspuren, die bestäubungsökologisch zwar bedeutungslos ist, aber darauf hindeutet, dass es sich hier um ein rudimentäres Nektarium handelt, das bei den wohl entomogamen Vorfahren der rezenten Rüstern während der Anthese normal funktionierte. *Ulmus minor* lässt an den entsprechenden Filamentstellen im Knospenstadium regelmässig nur noch eine deutliche Zuckeranreicherung, aber keine Flüssigkeitsausscheidung mehr erkennen, was als weitergehende Rückbildung, d. h. als letzte Reminiszenz eines einstigen Nektariums gedeutet wird. *Ulmus laevis* fehlt sowohl eine Exkretion als auch eine Zuckeranhäufung in Blütenknospen, welche Art in diesem Merkmal stärker abgeleitet als die beiden vorhergehenden erscheint. Phylogenetisch in derselben Richtung wie die Nektariumverhältnisse weist die Rückbildung der Kittstoffe auf der Pollenkornoberfläche: *Ulmus laevis* besitzt weniger Pollenkittreste als die beiden anderen obgenannten *Ulmus*-Arten, die sich in dieser Hinsicht annähernd gleich verhalten. Die drei untersuchten Rüsterarten sind vorwiegend anemogam, ihre Blüten werden jedoch von verschiedenen, durchwegs lediglich Pollen erntenden Insekten insbesondere von der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) in starkem Masse besucht und dabei sicherlich nicht selten auch bestäubt.

Sládkovičova 1245, 142 00 Praha 4 (Krč), Tschechoslowakei.

### EINLEITUNG

In der vorliegenden Studie soll über blütenmorphologische und bestäubungsökologische Untersuchungen an den drei in der Tschechoslowakei einheimischen Rüsterarten berichtet werden; es handelt sich um die Berg-Ulme, *Ulmus glabra* HUDS. em. MOSS, die Feld-Ulme, *Ulmus minor* MILL. em. RICHENS und die Flatter-Ulme, *Ulmus laevis* PALLAS<sup>1</sup>). Die Untersuchungen erfolgten derartig ausgerichtet, dass ein besonderes Augenmerk solchen Merkmalen gewidmet wurde, die in phylogenetischer Hinsicht auf Tierblütigkeit bei den Rüstervorfahren hindeuten können; dabei fanden ebenfalls die bisher in dieser Hinsicht vernachlässigten Knospenstadien Berücksichtigung.

### UNTERSUCHUNGSMATERIAL UND -METHODIK

Das durchwegs lebend zur Untersuchung vorliegende Blütenmaterial stammte aus dem Freiland und aus dem Botanischen Garten der Karls-Universität zu Prag<sup>2</sup>).

<sup>1</sup>) Nomenklatur nach ROTHMALER (1972 : 137–138); s. daselbst auch Synonyme.

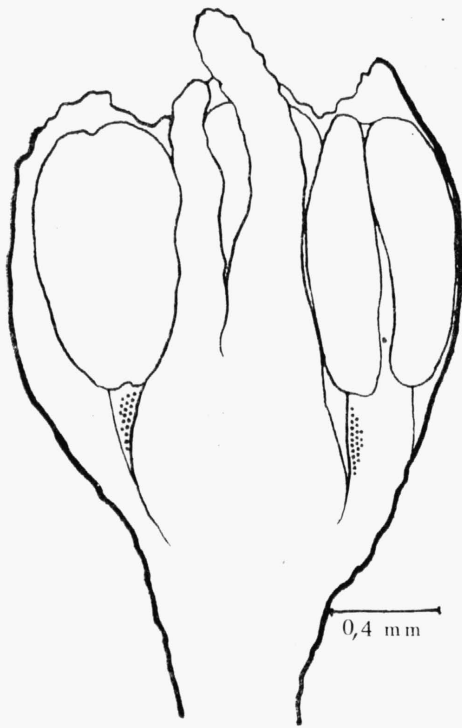
<sup>2</sup>) Für die Beschaffung von Untersuchungsmaterial bin ich Herrn Gartenassistenten B. Kobyłka zu Dank verpflichtet.

Über den methodischen Vorgang bei der Prüfung einer geringen Nektarabsonderung in Blüten, des Zuckergehaltes von Blütenteilen usw. verweise ich auf genaue Angaben in meinen früheren Arbeiten. Zwecks Prüfung der in den Knospen der einen Rüsterart ausgeschiedenen Nektarspuren in Tropfenform verwendete ich diesmal nicht Haarkapillaren, sondern mit Erfolg fein zugespitzte, sterile Filterpapierstüchchen, mit denen diese Tropfen abgesaugt und die vollgesaugten Filterpapierspitzen auf Zuckerarten untersucht wurden (DAUMANN 1930 : 114). Die Prüfung des Pollenzusammenhaltes erfolgte nach den Methoden von POHL (1929), KNOLL (1936) und besonders nach meiner, eine Differenzierung der Kittstoffmenge und damit des Zusammenhaltes der Pollenkörner (der Pollenverklüftung) ermöglichenden Methode (DAUMANN 1969 : 216).

## BLÜTENBAU UND ANTHESEVERLAUF

Hinsichtlich des Baus der monochlamydeischen, in dichasialen Infloreszenzen stehenden Blüten der drei untersuchten *Ulmus*-Arten verweise ich auf die Angaben bei EICHLER (1878 : 65), SCHUMANN (1904 : 337) und anderen Autoren (ein etwas schematisierter Längsschnitt einer geöffneten Blüte von *U. glabra* ist bei HEGI 1912 : 120, ein solcher von *U. minor* bei BÜSGEN 1927 : 371 abgebildet). Schon hier sei bemerkt, dass die beiden zuletzt genannten Arten in manchen Merkmalen einerseits eine auffallende Ähnlichkeit erkennen lassen, andererseits sich von der Flatter-Ulme (*U. laevis*) merklich unterscheiden (bei der Berg- und Feld-Ulme: Blüten kurz gestielt, fast sitzend, dicht gebüschelt, mehr oder weniger aufrecht orientiert, Anzahl der Staubblätter variiert zwischen 1 (0) und 6 (meist 3 bis 6), Filamente ziemlich steif und pinselförmig angeordnet, durchschnittlich 5–6 mm lang, staminodiale Ausbildung einiger bis aller Andrözealglieder, was im Extremfall zum Entstehen weiblicher Blüten führt, selten]. *Ulmus laevis* unterscheidet sich, wie gesagt, von diesen beiden Arten in den angeführten Merkmalen deutlich [Blüten lang gestielt, in schütterten Blütenständen, überhängend, Zahl der Staubblätter schwankt zwischen 1 (0) und 8 (meist 6 bis 8), Filamente einigermaßen schlaff, durchschnittlich 3–4 mm lang, Staminodien verhältnismässig häufig, in manchen Blüten alle Staubblätter staminodial, so dass dann rein weibliche Blüten vorliegen].

Wenig Aufmerksamkeit wurde bisher dem Antheseverlauf der Einzelblüte gewidmet, weshalb im folgenden darauf näher eingegangen werden soll. Bekannt ist die bei Windblütlern nicht seltene Langlebigkeit der Narbe der Rüsterblüte. Bemerkenswert ist auch die bei allen drei untersuchten *Ulmus*-Arten auftretende und ebenfalls aus der einschlägigen Literatur bekannte Erscheinung, dass (besonders bei *U. glabra*) die beiden Narbenlappen bereits aus der noch fest geschlossenen Blütenknospe herausragen, sich mehr oder weniger ausbreiten und in diesem Stadium schon empfängnisfähig sind ( $H_2O_2$ -Reaktion!), was bedeutet, dass die Anthese der proterogynen Blüte eigentlich bereits im Knospenzustand mit einem weiblichen Stadium (erstes weibliches Stadium) beginnt, wenn die noch kurzen Staubblätter mit geschlossenen Antheren hinter dem fest zusammenschliessenden Perigon völlig verborgen sind, also ein Vorseilen der Narbenreifung, das schon KERNER (1891 : 309) für *Ulmus minor* und einige andere proterogyne Dichogamen angibt. Im weiteren Blühverlauf kommt es zum Auseinanderweichen der Perigonzipfel, zu einem intensiven Streckungswachstum der Filamente und zum darauffolgenden Öffnen der Antheren (Zwitterstadium). Die von KERNER (1891 : 141) stammende und von anderen Autoren (z. B. LOEW 1894 : 333, KNUTH 1899 : 386) übernommene Angabe, dass sich die Filamente der Rüsterblüte „kurz vor dem Öffnen der Antheren um das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge“ strecken, ist unklar, da nicht eindeutig festgestellt werden kann, was hier KERNER unter „ursprünglicher Länge“ versteht. Wenn wir von der Filamentlänge knapp vor Beginn des ersten weiblichen Blütenstadiums ausgehen (etwa entsprechend meiner Abb.), muss die Angabe KERNERS in dem Sinne berichtigt werden, dass das Streckungswachstum der Filamente bei den drei untersuchten Arten bedeutend intensiver ist und zu



*Ulmus glabra* Huds. em. Moss. — Längsschnitt durch eine im Öffnen begriffene Blütenknospe, aus der die Narbenenden bereits herauszuragen beginnen. Die Stelle der Ausscheidung von Nektarspuren am Filament an der dem Fruchtknoten zugewendeten Seite durch Punktierung angedeutet (etwas schematisiert).

zweites weibliches Stadium 1–3 Tage), bei *U. minor* von 4 bis 18 (durchschnittlich 11) Tagen (erstes weibliches Stadium 1–4, Zwitterstadium 2–10, zweites weibliches Stadium 1–4 Tage), bei *U. laevis* von 3 bis 11 (durchschnittlich 7) Tagen (erstes weibliches Stadium 1–3, Zwitterstadium 1–5, zweites weibliches Stadium 1–3 Tage).

#### DAS RUDIMENTÄRE BLÜTENNEKTARIUM

In noch fest geschlossenen Blütenknospen von *Ulmus glabra* erfolgt knapp vor Anthesebeginn regelmässig eine äusserst geringe und nur wenige Stunden anhaltende Nektarausscheidung auf den adaxialen (proximalen) Teilen der in diesem Entwicklungsstadium noch sehr kurzen Filamente (Abb.). Die an diesen Stellen auf der Epidermisoberfläche erscheinenden, winzigen Exkrettröpfchen enthalten Zucker (Mono- und Disaccharide) und müssen daher als Nektar bezeichnet werden. Die Exkretion erfolgt als Flüssigkeitsdurchtritt durch die dünnen Epidermisaussenwände und die dünne Kutikula, welche bei diesem Vorgang weder abgehoben noch zerrissen wird. Spaltöffnungen

einer Streckung um etwa das 8- bis 12fache führt [die Filamente von *U. minor* (Blüte von der Seite gesehen) und von *U. glabra* (Blüte im Längsschnitt) sind z. B. auch bei ENGLER (1964 : 53) zu kurz eingezeichnet, ihre richtige Länge während der Anthese zeigt z. B. die farbige Abbildung einer Blüte der Art *U. minor* (von der Seite gesehen) bei THOMÉ (1904 : Tafel 179/1)]. Das völlige Entleeren der Staubbeutel, manchmal auch deren Abfallen (so besonders bei *U. laevis*) bedeutet das Ende des Zwitterstadiums und den Beginn des zweiten weiblichen Blütenstadiums, das bis zum Ende der durch die Beendigung der Narbenfunktion ( $H_2O_2$ -Reaktion!) angezeigten Gesamtanthese reicht.

Mehrjährige Beobachtungen deuten darauf hin, dass die Anthesedauer und damit auch die der drei einzelnen Blütenstadien in starkem Masse von Standortbedingungen sowie von Witterungsverhältnissen abhängig ist und demnach nicht unbeträchtliche Unterschiede erkennen lässt. So fand ich bei *U. glabra* eine Anthesedauer der Einzelblüte von 4 bis 17 (durchschnittlich 10) Tagen (erstes weibliches Stadium 1–4, Zwitterstadium 2–10,

konnte ich an diesen Stellen der Nektarausscheidung nicht beobachten. Die Epidermiszellen sind hier schwach vorgewölbt, dünnwandig und in der Längsachse des Filaments etwas gestreckt; mit ihnen stimmen die unter der Epidermis befindlichen Parenchymzellen in Dünnwandigkeit und Längsstreckung überein, zwischen denen verhältnismässig grosse Interzellularen erkennbar sind. Von dem in der Längsachse des Filaments zentral verlaufenden Leitbündel zweigen keine Teilbündel zu den Stellen der Nektarausscheidung ab. Diese Stellen unterscheiden sich histologisch in nichts von der nicht exzernierenden Umgebung, so besonders von den entsprechenden abaxialen (distalen) Filamentteilen, lediglich ist hier während der Exkretion eine deutliche Zuckerrücklage in den Epidermis- und unter ihnen befindlichen Parenchymzellen erkennbar. Es handelt sich demnach in unserem Fall um ein äusserst schwach und schon im Knospenstadium kurzzeitig funktionierendes gestaltloses Nektarium (DAUMANN 1970 : 467). Bereits KNOLL (1963 : 322) hat in der *Ulmus*-Blüte das Vorhandensein eines Nektariums, wie es sich nun zeigen liess, mit Recht vermutet.

Bei *Ulmus minor* konnte in derselben Zeitspanne, also knapp vor Anthesebeginn, und an denselben Filamentstellen wie bei *U. glabra* zwar keinerlei Ausscheidung von Flüssigkeitsspuren, jedoch eine deutliche, von der Umgebung sich abhebende Zuckerrücklage in den Epidermis- und den subepidermalen Parenchymzellen regelmässig festgestellt werden. Die histologische Beschaffenheit dieser Stellen sowie überhaupt der Filamente im Knospenstadium von *U. minor* ist im wesentlichen die gleiche wie bei *U. glabra*.

*Ulmus laevis* schliesslich lässt an den entsprechenden Filamentstellen im Knospenstadium weder eine Spur von Flüssigkeitsausscheidung, noch eine deutliche Zuckerrücklage erkennen.

#### POLLENBESCHAFFENHEIT

Die Pollenkörner aller drei untersuchten Arten sind, soweit sie aus eben sich öffnenden Antheren entnommen werden, rundlich-oval und etwas abgeflacht; an trockener Luft weisen sie bald (schon nach wenigen Stunden), wie dies bei Windpollen üblich ist, eine gewisse Verkleinerung in Verbindung mit der Entstehung verschiedenartiger Eindrückungen auf (Wasserverlust). Die fast glatte (äusserst fein granuliert) Exine besitzt eine undeutliche Netzzeichnung, die bei *U. laevis* an schwache Verdickungsleisten erinnert (weitere Einzelheiten über den Pollenkornbau von *Ulmus* insbesondere bei FISCHER 1890 : 60, WARNSTORF zit. bei KNUTH 1899 : 386, MEINKE 1927 : 383, 409, WODEHOUSE 1935 : 384, ERDTMAN 1952 : 442). Die Angabe von SCHUMANN (1904 : 337), dass *U. laevis* vollkommen glatte, kugelförmige Pollenkörner besitzt, ist unrichtig. Ihre Grösse schwankt innerhalb der Gattung nach WODEHOUSE (l. c.) zwischen 23 und 38  $\mu\text{m}$ . Das arithmetische Mittel des grössten Durchmessers von 100 aus eben sich öffnenden Antheren verschiedener Blüten an unterschiedlichen Exemplaren entnommenen Pollenkörnern ergab (in Luft gemessen) nach meinen Auszählungen (auf Einer abgerundet) bei *U. glabra* 34  $\mu\text{m}$  (WARNSTORF führt etwa 30–37  $\mu\text{m}$  an), bei *U. minor* 31  $\mu\text{m}$  und bei *U. laevis* 33  $\mu\text{m}$  (nach WARNSTORF 30–35  $\mu\text{m}$ ).

Kittstoffreste auf der Pollenkornoberfläche zweier *Ulmus*-Arten (*U. glabra* und *U. laevis*) hat als erster POHL (1929 : 293) festgestellt. Nach meinen Überprüfungen an allen drei von mir untersuchten Arten stimmt die Menge dieser Kittstoffreste mit jener bei POHL (1929 : 294) für *U. glabra* abgebildeten annähernd überein. Jedenfalls sind diese Reste so gering, dass sie die Windbestäubung physikalisch in keiner Weise behindern, was auch von mir durchgeführte Versuche mit der Streuvorrichtung nach KNOLL (1936) bestätigen. Mit Hilfe der von mir ausgearbeiteten Methode (DAUMANN 1969 : 216), die

eine sehr empfindliche Differenzierung der Kittstoffmenge und damit des für die Windblütigkeit entscheidenden Zusammenhaltes der Pollenkörner (der Pollenverklüftung) gestattet, liess sich zeigen, dass *Ulmus glabra* und *U. minor* annähernd gleich viel, *U. laevis* hingegen weniger Reste von Kittstoffen aufweisen (Tabelle).

Tab. — Anzahl von Pollenkorngruppen und einzelnen Pollenkörnern in Streubildern (Durchschnittswerte von je 10 Versuchen)

| Pollenkorngruppen<br>mit einer Kornzahl<br>von | <i>Ulmus</i>  |              |               |
|--|---------------|--------------|---------------|
|  | <i>glabra</i> | <i>minor</i> | <i>laevis</i> |
| 11 und mehr                                    | 2             | 1            | 0             |
| 10   | 0             | 1            | 0             |
| 9  | 1             | 0            | 0             |
| 8  | 0             | 0            | 0             |
| 7  | 1             | 2            | 1             |
| 6  | 4             | 3            | 0             |
| 5  | 2             | 2            | 1             |
| 4  | 2             | 3            | 0             |
| 3  | 11            | 9            | 12            |
| 2  | 22            | 27           | 51            |
| einzelne Pollenkörner                          | 59            | 63           | 108           |

#### BESTÄUBUNGSART

Vor allem auf Grund der Pollen- und Narbenbeschaffenheit, aber auch anderer Blütenmerkmale, der Blütezeit vor der Laubentfaltung u. a. m. ist ausser Zweifel, dass die drei untersuchten Rüsterarten, zumindestens vorwiegend Windblütler sind, denen allerdings, wie in nicht wenigen anderen Fällen, besonders im Frühling, wenn noch wenig Nahrungsquellen zur Verfügung stehen, auch ein reichlicher Blumenbesuch durch Insekten zuteil wird. KUGLER (1970 : 58) erwähnt in diesem Zusammenhang Pollen erntende Vertreter der verschiedensten Insektengruppen ebenfalls an *Ulmus*-Blüten, was einerseits bei der Zwitterblütigkeit und Langlebigkeit der Narbe sicherlich nicht selten zu einer Bestäubung durch diese Insekten führt, andererseits im Hinblick auf die Windblütigkeit einen Pollenverlust bedeutet. Die Honigbiene (*Apis mellifica* L.), eine vorherrschende Besucherin der Rüsterblüten, befeuchtet den mehligem *Ulmus*-Pollen mit im Honigmagen mitgebrachten Honig und macht ihn so für den Transport geeignet. KIRCHNER (1890 : 12) z. B. gibt den massenhaften Besuch von Pollen sammelnden Honigbienen an den Blüten von *U. glabra* an, den auch ich nicht selten an den Blüten aller drei untersuchten Arten beobachten konnte (weitere diesbezügliche Angaben bei KNUTH l. c.). Die Beobachtung des Verhaltens der Tiere beim Blumenbesuch aus nächster Nähe (mit einer Fernrohrlupe) lässt deutlich erkennen, dass sich diese bei allen drei untersuchten Arten lediglich um den Pollen, also auch bei *U. glabra* niemals um etwaige eingetrocknete Nektarspuren an den adaxialen Filamentbasen kümmern; das gestaltlose, in noch fest geschlossenen Knospen minimal exzernierende Nektarium dieser Art ist demnach bestäubungsökologisch zweifelsohne bedeutungslos.

Was die Fern- und Nahanlockung der Blumenbesucher bei *Ulmus* bewirkt, ist noch unbekannt und wurde von mir auch nicht geprüft. Ich stellte lediglich Döschchenversuche an, die erwiesen, dass die unscheinbaren Blüten aller drei untersuchten *Ulmus*-Arten, zumindestens für den Menschen, keinen spezifischen Duft aufweisen. Auch die Frage, ob die *Ulmus*-Blüten selbstkompatibel sind, ist meines Wissens nach noch offen.

#### DISKUSSION

Obleich die Denkmöglichkeit besteht, dass das rezent nur im Knospenzustand äusserst schwach funktionierende Blütennektarium der einen untersuchten *Ulmus*-Art auch in phylogenetischer Vergangenheit lediglich in Knospen derartig geringfügig exzernierte bzw. dass es sich hier phylogenetisch um ein im Entstehen begriffenes Nektarium handelt (Oriment im Sinn von ABEL zit. bei DAUMANN 1941 : 76), neige ich, besonders unter dem Einfluss der Pollenkittreste, der Ansicht zu, dass dieses gestaltlose Nektarium als ein Rudiment aufzufassen ist und sich so in die heute fast allgemein anerkannte Auffassung einreicht, die Windblütigkeit der Angiospermen sei eine sekundäre, aus der Tierblütigkeit hervorgegangene Erscheinung. Dieses rudimentäre Nektarium dürfte demnach anzeigen, dass bei den tierblütigen, mit viel Pollenkittstoff versehenen Vorfahren der sekundär windblütigen Rüstern während der Anthese eine reichliche Nektarausscheidung an den Filamentbasen erfolgte, wobei bei *U. glabra* diese Exkretion im Laufe der Rückbildung einerseits zeitlich ins Knospenstadium verschoben, andererseits auf Flüssigkeitsspuren reduziert wurde. Bei *U. minor* scheint die Rückbildung noch weiter gediehen zu sein, da bei dieser Art zwar keine Nektarspuren mehr ausgeschieden werden, jedoch an den betreffenden Stellen noch regelmässig eine deutliche Zuckeranhäufung im Gewebe wohl als letzte Reminiszenz an ein einstiges Nektarium erkennbar ist. *U. laevis* dürfte in dieser Hinsicht am weitesten abgeleitet sein, da hier in den Filamentbasen der Knospen überhaupt keine Andeutung eines einstigen Nektariums, also auch keine Zuckeranreicherung mehr, aufgefunden werden kann. Phylogenetisch in derselben Richtung wie das rudimentäre Nektarium weisen auch bis zu einem gewissen Grade die in der Tabelle veranschaulichten Unterschiede der Pollenverkitung: *U. glabra* und *U. minor* verhalten sich in dieser Hinsicht annähernd gleich, während *U. laevis* weniger Kittstoffreste auf der Pollenkornoberfläche besitzt. Die letztgenannte Art erscheint also nicht nur hinsichtlich des vollkommenen Fehlens auch nur einer Andeutung eines ehemaligen Blütennektariums, sondern auch hinsichtlich der am stärksten reduzierten Kittstoffmenge des Pollens von den drei untersuchten Arten am weitgehendsten abgeleitet, wofür bei ihr übrigens auch die am deutlichsten ausgeprägte Tendenz zur Ausbildung eingeschlechtlicher (weiblicher) Blüten spricht.

Es wäre wünschenswert, möglichst alle *Ulmus*-Arten (nach ENGLER I. c. etwa 20) in der hier angedeuteten Art und Weise zu untersuchen, um so, zumindestens in den behandelten Merkmalen, ein Gesamtbild des rezenten phylogenetischen Zustandes der Gattung zu gewinnen.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die Blüten der drei in der Tschechoslowakei einheimischen Rüsterarten (*Ulmus glabra* HUDS. em. MOSS, *U. minor* MILL. em. RICHENS, *U. laevis* PALLAS) wurden im Freiland und im bota-

nischen Garten während mehrerer Jahre untersucht. Die von Standorts- und Witterungsverhältnissen in starkem Masse abhängige Anthesedauer der Einzelblüte betrug bei *Ulmus glabra* 4—17, bei *U. minor* 4—18 und bei *U. laevis* 3—11 Tage. Da die bereits empfängnisfähigen Narben ( $H_2O_2$ -Reaktion!) der protogynen Blüten schon aus den noch geschlossenen Knospen herausragen, beginnt die Anthese eigentlich bereits im Knospenzustand. Während des Blühens können drei Stadien (ein erstes weibliches, ein Zwitter- und ein zweites weibliches Stadium) unterschieden werden.

*Ulmus glabra* besitzt ein äusserst schwach und nur kurzzeitig im Knospenstadium vor Anthesebeginn exzernierendes Filamentnektarium, das als rudimentär aufgefasst wird. Seinem Bau nach ist es ein gestaltloses Nektarium, das bestäubungsökologisch zwar bedeutungslos ist, dem jedoch ein theoretischer Wert zuerkannt werden kann, da es (im Zusammenhang mit anderen Merkmalen) darauf hindeutet, dass auch bei *Ulmus* die Anemogamie eine sekundäre Erscheinung darstellt. Schon KNOLL (1963 : 322) vermutete bei den rezent vorwiegend windblütigen Ulmen ein Blütennektarium, was durch die Auffindung dieses zwar rudimentären Nektariums bei einer Art eine gewisse Bestätigung findet. Bei *Ulmus minor* ist in Knospen an den entsprechenden Filamentstellen zwar keine Flüssigkeitsausscheidung mehr, aber regelmässig eine deutliche Zuckerrückbildung im Gewebe feststellbar, was als weitergehende Rückbildung, d. h. als letzte Andeutung eines einstigen Blütennektariums gedeutet wird. *Ulmus laevis* lässt im Knospenstadium an den Filamenten weder eine Exkretion noch in ihrem Gewebe eine Zuckerrückbildung erkennen und scheint demnach, zumindestens in diesem Merkmal sowie in der Pollenbeschaffenheit, stärker abgeleitet zu sein als die beiden vorgehend genannten Arten.

Ferner wurden Pollengestalt, -grösse und -kittstoffreste der drei untersuchten *Ulmus*-Arten verglichen. *U. glabra* und *U. minor* zeigen auf der Pollenkornoberfläche annähernd gleich viel Kittstoffreste, während *U. laevis* weniger besitzt, was hinsichtlich dieses Merkmals phylogenetisch in derselben Richtung weist wie die Nektariumverhältnisse.

Die Blüten der drei untersuchten zumindestens vorwiegend anemogamen *Ulmus*-Arten werden von Insekten (insbesondere von der Honigbiene *Apis mellifica* L.) in starkem Masse besucht, wobei diese blumenbesuchenden und an den Rüsterblüten ausschliesslich Pollen erntenden Insekten dabei sicherlich auch oft Bestäubung bewirken. Die Blüten aller drei untersuchten Arten sind, zumindestens für den Menschen, duftlos (Döschenversuche). Was die Fern- und Nahanlockung der Blumenbesucher zu den Rüsterblüten bewirkt, ist noch unbekannt und wurde von mir nicht geprüft.

## SOUHRN

U tří druhů rodu *Ulmus* L. (*U. glabra* HUDS. em. MOSS, *U. minor* MILL. em. RICHENS a *U. laevis* PALLAS), domácích v Československu, byl sledován během několika let průběh kvetení a jeho trvání, při čemž bylo zjištěno, že lze rozlišit v jednotlivých květech tři stadia.

Na adaxiální straně ještě krátkých filamentů se v uzavřených pupenech druhu *U. glabra* vylučují krátkou dobu stopy nektaru. Toto rudimentární nektarium v květu převážně větrosprašném je sice pro opylovačí proces bezvýznamné, je však zajímavé po stránce vývojové, poněvadž naznačuje, že předkové dnešních jilmů byli patrně výlučně hmyzosprašní a měli v květu normálně fungující nektarium. V pupenech druhu *U. minor* se na odpovídajících místech nitek již nevylučuje žádný nektar, jediné v buňkách se zde pravidelně nahromaduje cukr, což lze v průběhu další redukce vykládat jako poslední náznak dřívějšího nektaria. U druhu *U. laevis* chybí v pupenech jak vylučování nektaru na filamentech, tak i nahromadění cukru v jejich pletivu. Zdá se tedy, že tento druh je ve sledovaném znaku (jakož i v lepkavosti pylu) nejvíce odvozený.

Vývojově v téměř směru jako nektariové poměry ukazují u tří zkoumaných druhů zbytky lepkavé hmoty na povrchu pylových zrnků: *U. laevis* má méně těchto zbytků než ostatní dva druhy.

Jak rudimentární nektarium v květech, tak i zbytky lepkavé hmoty na pylových zrnkách ukazují na to, že větrosprašnost recentních jilmů je lev druhotný. Tato větrosprašnost jenom převládá, poněvadž květy všech tří sledovaných druhů *Ulmus* jsou též hojně navštěvovány hmyzem sbírajícím výlučně pyl (zejména včelou medonosnou), který při návštěvě jistě také zprostředkuje opylení.

## LITERATUR

- BÜSGEN M. (1927): Bau und Leben unserer Waldbäume. Ed. 3 (E. MÜNCH). — Jena.  
DAUMANN E. (1930): Das Blütennektarium von Magnolia und die Futterkörper in der Blüte von Calycanthus. — Planta, Berlin, 11 : 108—116.



- (1941): Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. — Beih. Bot. Centralbl., Sect. A, Dresden, 61 : 11–82.
- (1969): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie einiger Ranunculaceen (*Cimicifuga L.*, *Actaea L.*, *Thalictrum L.*). — *Preslia*, Praha, 41 : 213–219.
- (1970): Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — *Feddes Repert.*, Berlin, 80 : 463–590.
- EICHLER A. W. (1878): Blüthendiagramme II. — Leipzig.
- ENGLER A. (1964): Syllabus der Pflanzenfamilien, Ed. 12 (H. MELCHIOR). Tom. 2. — Berlin.
- ERDTMAN G. (1952): Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm.
- FISCHER H. (1890): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. — Breslau.
- HEGI G. (1912): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Tom. 3. — München.
- KERNER A. (1891): Pflanzenleben. Tom. 2. — Leipzig und Wien.
- KIRCHNER O. (1890): Beiträge zur Biologie der Blüten. — Stuttgart.
- KNOLL F. (1936): Eine Streuvorrichtung zur Untersuchung der Pollenvermittlung. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, Wien, 85 : 161–182.
- (1963): Fortpflanzung und Vermehrung der Gewächse. — In: Bertalanffy L. et F. Gessner: *Handbuch der Biologie*. Tom 3. Vol. 1 (Allgemeine Biologie), p. 193–328d. — Konstanz.
- KNUTH P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie. Tom. 2/2. — Leipzig.
- KUGLER H. (1970): Blütenökologie. Ed. 2. — Stuttgart.
- LOEW E. (1894): Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. — Stuttgart.
- MEINKE H. (1927): Atlas und Bestimmungsschlüssel zur Pollenanalytik. — *Bot. Arch.*, Königsberg, 19 : 380–449.
- POHL F. (1929): Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen, Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. — Beih. Bot. Centralbl., Sect. 1, Dresden, 46 : 286–305.
- ROTHMALER W. (1972): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Gefäßpflanzen (weitergeführt von H. MEUSEL und R. SCHUBERT). — Berlin.
- SCHUMANN K. (1904): Praktikum für morphologische und systematische Botanik. — Jena.
- THOMÉ F. (1904): Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Ed. 2. Tom. 2. — Gera.
- WODEHOUSE R. P. (1935): Pollen grains. — New York and London.

Eingegangen am 13. Mai 1974

Rezendent: Z. Černohorský

## Výročí 1975

Prof. Dr. František Schustler

\* 22. 7. 1893 † 25. 2. 1925

Začínal jako asistent botanického oddělení Národního muzea v Praze, brzy však přešel na Karlovu universitu, kde se habilitoval jako mimořádný profesor soustavně botaniky se zaměřením na fytogeografi. Jeho přednášky i publikace vynikaly přesností a originalitou, dovedl bystře zhodnotit rozvíjející se fytoecologické a ekologické metody. Bohužel předčasná smrt v necelých čtyřiceti letech vyrvala české vědě vysoce nadějněho botanika, aktivního člena výboru ČSBS a nadšeného ochránáře. Z jeho prací vyniká důkladný rozbor vývojových problémů české xerothermní květeny, rozbor dealpinů a fytogeografické studie o květeně Krkonoš, jejíž připravované pokračování již nemohlo být dokončeno; podobně tiskem nikdy nevyšla jeho monografie československých hořců.