

## Blütenbiologische Beobachtungen an brasilianischen Malvaceen. II.

Von

Gerhard Gottsberger, Botucatu, Brasilien

Mit 24 Abbildungen

(Eingegangen am 5. April 1972)

### Einleitung

Schon bei Beginn meiner Studien über die Pflanzenwelt Brasiliens interessierten mich die Bestäubungseinrichtungen tropischer Malvaceen. Der im Jahre 1967 veröffentlichten ersten Arbeit lagen im wesentlichen Beobachtungen über Ornithophile der Familie (*Malvaviscus*, *Bakeridesia* und *Hibiscus*) zugrunde. In den folgenden Jahren studierte ich die Bestäubung weiterer 20 Arten der Triben *Malveae*, *Ureneae* und *Hibisceae*.

Über Malvaceen gibt es zahlreiche, allerdings nur verstreute blütenbiologische Einzelbeobachtungen; die vorliegende Arbeit soll eine zusammenfassende Übersicht geben, die Auffächerung in Pollinationstypen zeigen und zu Fragen der Entstehung und Evolution der Familie beitragen.

Zahlreichen Personen, die mir behilflich waren, daß diese Arbeit zustande kommen konnte, möchte ich herzlich danken: Herrn Univ.-Prof. Dr. L. VAN DER PIJL, der mir bei meinem Aufenthalt in Den Haag seine gesamte blütenbiologische Literatur zur Verfügung stellte und mir wertvolle Anregungen gab; den Herren des Instituto de Botânica in São Paulo, die mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellten; den Herren vom „Conselho Nacional de Pesquisas“ in Rio de Janeiro für das Forschungsstipendium (1967—1968); dem Leiter der britischen „Royal Society/Royal Geographical Society Expedition to Central Brazil“, Herrn Dr. I. BISHOP und den britischen Kollegen; Herrn Dr. A. KRAPOVICKAS, Corrientes, für das Bestimmen der meisten Malvaceen; Herrn Dr. J. J. WURDACK, Washington, für das Bestimmen von *Abutilon pauciflorum*, *A. cf. pedraebrancae*, *Urena lobata*, *Pavonia schrankii* und *P. cf. lindmannii*, sowie Herrn Dr. O. J. BLANCHARD JR. für das Bestimmen von *Hibiscus henningsianus*; Herrn Dr. H. REICHARDT, São Paulo, für das Bestimmen der Coleopteren, Hemipteren, Orthopteren und Formiciden und Herrn Dr. N. PAPAVERA, São Paulo, für das Bestimmen der Dipteren (leider sind die meisten

Hymenopteren und Lepidopteren zur Zeit noch unbestimmt; die jeweilige Sammelnummer wird in Klammern beigesetzt, und die Namen der Tiere sollen in einem Nachtrag publiziert werden); Herrn Prof. Dr. Z. C. MARANHÃO, Botucatu, für das Bestimmen einiger Hymenopteren, Schmetterlinge, Käfer und Fliegen; meiner Frau Dr. ILSE S. GOTTSBERGER, die bei einigen Feldbeobachtungen und beim Ausarbeiten des Textes geholfen hat; für das Ausarbeiten der Fotos den Herren von der Photoabteilung der F.C.M.B. in Botucatu und Herrn H. H. SCHLICK, São Paulo. Im besonderen darf ich Herrn Univ.-Prof. Dr. F. EHRENDORFER, Wien, dafür danken, daß er auch diesmal die kritische Durchsicht des Manuskriptes übernommen hat.

## Neue blütenbiologische Beobachtungen

### *Abutilon*

*Abutilon pauciflorum* ST. HIL. An einer durch Roden gebildeten Waldlichtung im Gebiet von Botucatu wurde eine Population von *Abutilon pauciflorum* kurz (April 1971) beobachtet. Die Blüten der 2 m hohen Sträucher besitzen Kronen mit 2,5 cm Durchmesser, sie sind geruchlos, hell lachsrot gefärbt und weit gespreitet. Die kurze, nur wenig entwickelte Kolumna mit büschelförmigen Staubgefäßen ist ein Merkmal, das melittophilen Malvaceen eigen ist. Die Blütenbesucher und Bestäuber waren Bienen (*Trigona spinipes* FABRICIUS), die Pollen sammelten und sich auch in den Blüten ausruhten, sowie *Vespinæ*. Die Narbenstrahlen kommen mit dem eigenen Pollen in Kontakt.

*Abutilon spec.* (13-17768)<sup>1</sup>. In den Bergwäldern des Staates Espirito Santo, etwa 50 km westlich von Santa Teresa, konnten wir eine 1 m hohe strauchartige *Abutilon*-Art sammeln (Juli 1968), die ich für chiropterophil halte. Die Blüten sind gelblich-grün bis weißlich, etwa 4 cm lang und stehen an 5 cm langen aufrechten Blütenstielen. Durch ein Nicken der Stiele im oberen Ende sind die Blüten waagrecht orientiert oder leicht nach oben geneigt. Die für Fledermausblütigkeit auffallend zarte Krone wird durch 3,5 cm lange Kelchblätter fast bis zu den Kronblattspitzen eingehüllt. Erst einige Zeit nach dem Öffnen der Staubbeutel wachsen die Narbenstrahlen aus der Staubblattquaste hervor (Protandrie!). Staubgefäße und Narbenstrahlen sind büstenartig nach oben gerichtet, die Blüte ist dadurch leicht zygomorph und ein Besucher wird beim Eindringen sternotrib mit der Kehle bestäuben. Die Anthese scheint nächtlich zu sein; um 9.00 Uhr früh waren die voll offenen Blüten bereits ohne Pollen und befanden sich auch schon im weiblichen Zustand mit verlängerten Narbenstrahlen. Im Laufe des Tages schlossen sich die Blüten, während sich andere

<sup>1</sup> Es handelt sich wahrscheinlich um eine noch unbeschriebene Art.

am Nachmittag auf das Öffnen vorbereiteten. Eine Beobachtung der Blüten in der Nacht war mir nicht möglich; aber auch während des Tages war ein leicht übler Geruch der Blüten zu bemerken, recht ähnlich wie z. B. bei *Bakeridesia paulistana* oder *Abutilon* cf. *pedraebrancae*, der kleine Fliegen (*Drosophilidae*) anlockte. Das Nektargewebe im Kelch ist kräftig ausgebildet.

Obwohl Nachtbeobachtungen noch fehlen und die wenigen Blüten kein sicheres Zeichen (Krallenspuren) für Fledermausbesuch aufwiesen, spricht das Syndrom für Chiropterophilie. Daß die Gattung *Abutilon* fledermausblütige Vertreter hervorgebracht hat, wurde bereits von VOGEL (1969: 193—196) erkannt und beschrieben.

***Abutilon* cf. *pedraebrancae* K. SCHUM.** Im Regenwald der Itatiaia-Berge beobachteten wir am 17. April 1971, am Vormittag, eine Population von *Abutilon* cf. *pedraebrancae*, deren Blüten durch chiropterophiles Syndrom auffielen.

Nr.: 115-17471. 4 m hohes Bäumchen in Sekundärwald; Blüten 4,5 cm lang, an bis zu 10 cm langen Blütenstielen exponiert (Abb. 1); Kronen hell fleischfarben mit violetten Adern; weite Zugänge zu den Nektarien; aufgeblasene Kelche (große Sekretionszone); Geruch übel. Die Blüten befanden sich am Vormittag bereits im weiblichen Zustand, es war keine frisch geöffnete zu sehen. Die Anthese scheint also nächtlich zu sein. Direkten Hinweis auf Chiropterophilie gaben schlitzförmige Krallenspuren an den beiden Seiten der Kronen (Abb. 2).

Nr.: 116-17471. Etwa 3 m hohes Bäumchen in einer Bachschlucht. Blätter und Blüten sind von der vorigen etwas verschieden (Abb. 3). Die Blütenfarbe ist schmutziggiolett; breite Nektarzugänge zwischen den Kronblattnägeln (Abb. 4); 15 cm lange Blütenstiele und etwa 4,5 cm lange Blüten. An einigen älteren Blüten fanden sich nicht sehr deutliche Krallenspuren.

### *Bakeridesia*

***B. paulistana* KRAPOVICKAS.** Frühere Untersuchungen (GOTTSBERGER, 1967: 352—354) haben erwiesen, daß die Blüten von *B. paulistana* ornithophil sind. Mit ihren rosafarbenen, tief glockenförmigen Kronen, starken Nektarausscheidungen an der Kelchbasis und den an den Enden der Kolumna büschelförmig gehäuftten Staubgefäßen und Narbenstrahlen, sind sie gut an den Kolibribesuch angepaßt. Beim Eindringen in die Blüte überträgt der Vogel den Pollen mit der Kopfhals-Partie oder auch mit der Schnabelbasis. Bei diesen Besuchen ist die Haltung des Vogels zur Blüte recht individuell. Je nach der unterschiedlichen Orientierung der Blüten im Raum — meist etwas hängend, manchmal aber auch waagrecht oder ein wenig aufrecht —



Abb. 1. *Abutilon* cf. *pedraebrancae* (Nr. 115-17471), aufgeblasene Kelche, lange Blütenstiele



Abb. 2. *Abutilon* cf. *pedraebrancae* (Nr. 115-17471), Krallenspuren an den Kronblättern



Abb. 3. *Abutilon cf. pedraebranchae* (Nr. 116-17471), Blüte auf langem Blütenstiel

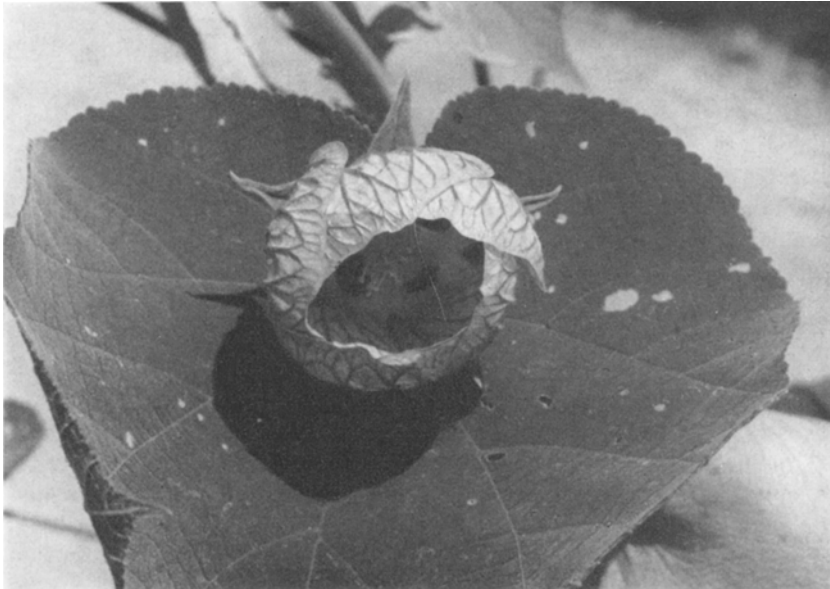


Abb. 4. *Abutilon cf. pedraebranchae* (Nr. 116-17471), Blick in das Innere der Blüte, die weiten Nektarzugänge zeigend

fliegt er sie verschieden an. Beim Eindringen in hängende oder waagrecht Blüten bestäubte er peritrib, gleichsam die Staubblattquaste samt Narbe umwandernd, entweder mit der Stirne, der Kehle oder der Wangenpartie. Aufrechte beutete er illegitim, den Schnabel zwischen Kelch und Krone einführend, aus.

Entgegen früheren Vermutungen sind die Blüten deutlich protandrisch. Zum Zeitpunkt, an dem sich die Antheren öffnen und den Pollen freigeben, sind die Narbenstrahlen noch deutlich kürzer als die Staubgefäße und können schwerlich mit fremdem Pollen belegt werden. Erst nach Entleeren der Staubbeutel wachsen die Narbenstrahlen in die Länge und überragen dann deutlich die Staubgefäße; die Blüte befindet sich im weiblichen Zustand. Jetzt wird ein Besucher in erster Linie die empfängnisbereiten Narben berühren. Dichogamie ist ja in vielen Fällen ein Hinweis, daß Selbstbestäubung und -befruchtung vermieden werden soll. Bestäubungsversuche, bzw. Einbeuteln von Blüten, die mit eigenem Pollen belegt wurden, zeigten, daß die Art selbststeril ist. Bei sonst gutem Fruchtansatz am Baum entwickelten sich die eingebeutelten Blüten nach dem Verblühen nicht weiter.

Wie sehr sich illegitimer Besuch störend auf die Bestäubung auswirken kann, ist bereits aufgezeigt worden (GOTTSBERGER, 1967: 353 und Abb. 1). Es waren damals Bienen aus der Gruppe der *Meliponinae* an den Blüten tätig, die den Nektar nach seitlichem Einbruch in die Kelche aufnahmen. Die Kolibris, denen die Blüten nicht mehr ergiebig genug waren, hatten die Besuche stark herabgesetzt und wahrscheinlich ergiebigere Nahrungsquellen aufgesucht. Ein andermal (Juli/August 1968) waren die Kelche nicht von Bienen angenagt, der Nektargehalt der Blüten war dementsprechend größer, was sich dahingehend auswirkte, daß wesentlich mehr Kolibris viel häufiger die Blüten aufsuchten. Ein Jahr später (am 8. August 1969) waren die Kelche wiederum angenagt und die Kolibris waren wieder seltene Besucher.

Der mehrmals festgestellte leicht üble, an verfaulendes Wasser in einer Blumenvase erinnernde Geruch widerspricht etwas dem Syndrom für Ornithophilie (u. a. Geruchlosigkeit) und läßt eher an Chiropterophilie denken. Bei den Malvaceen vermutete VOGEL (1969: 193—196) innerhalb der Gattung *Hibiscus* Fledermausblütigkeit und bestätigte sie bei Vertretern der Gattungen *Abutilon* und *Bakeridesia*. Die oben erwähnten *Abutilon* spec. aus Espirito Santo und *Abutilon* cf. *pedraerancae* aus dem Itatiaia-Gebirge sind ebenfalls chiropterophil. Die Blüten aller dieser Arten duften ähnlich wie die von *Bakeridesia paulistana*, wenn auch vielfach stärker, an Kohl erinnernd. Die im wesentlichen ornithophilen Blüten von *B. paulistana* besitzen also in dem Geruch ein chiropterophiles Merkmal (siehe Angaben von FAEGRI and VAN DER PIJL, 1971: 155, über weitere ornithophile Blüten mit chiropterophilem

Geruch). Dieser Geruch könnte bei *Abutilon*- und *Bakeridesia*-Arten der erste Schritt in Richtung Chiropterophilie gewesen sein. Nach VOGEL (1969) ist die Aufspaltung in Ornithophile und Chiropterophile in der Gattung *Abutilon* innerhalb der südamerikanischen Gruppen *Integrifoliae* und *Lobatae* vielfach noch im Gange und es kommt zu Überschneidungen der Syndrome mit z. T. intraspezifischen Divergenzen. Eine derartige Auseinanderentwicklung resp. Aufspaltung könnte vielleicht so verstanden werden, daß einzelne Populationen einen anfangs „zufälligen“, mit der Zeit immer intensiver werdenden und schließlich selektiv wirkenden Besuch von Fledermäusen erhielten (VOGEL, 1969: 313, spricht von „sympatrischer Differenzierung“). Damit sich aus einem ornithophilen *Abutilon* (oder *Bakeridesia*) mit einer mehrere Tage langen diurnen und nocturnen Anthese eine Chiropterophile herausentwickelt, müßten folgende Entwicklungsschritte stattfinden: Verstärkung des üblen Geruches (besonders in der Nacht), Vergrößerung des Kelches und damit vermehrte Nektarproduktion, Erweiterung der Nektarzugänge zwischen den Nägeln der Kronblätter und Verlängerung des Blütenstiels.

### *Sida*

*S. carpinifolia* L. f., eine Art der amerikanischen und afrikanischen Tropen, wurde in São Paulo (Jänner, Februar, März 1968) und Espirito Santo (Juli 1968) studiert. Die Species scheint schattenliebender als alle anderen untersuchten *Sida*-Arten zu sein und bevorzugt den Unterwuchs nicht zu dichter Sekundärwälder.

Die kleinen, geruchlosen, orangegelb gefärbten Blüten öffneten sich alle mehr oder weniger gleichzeitig um etwa 13.00 Uhr und schlossen sich gegen 16.00 Uhr wieder. Während dieser Zeit erhielten sie Besuch von Pollen sammelnden Bienen (12-3268, 12-9268, 12-9368), Nektar saugenden Schmetterlingen (12-3268), Pollen und Blütenteile fressenden Käfern (*Curculionidae*; *Chrysomelidae*, *Galerucinae*), einmal auch von einer Wespe (*Vespinae*) und einer Fliege (*Syrphidae*, *Eristalis furcatus* Wd.). Vergleicht man aber die geringe Zahl der Besucher mit der großen Anzahl der nur etwa 3 Stunden lang geöffneten Blüten, so wird deutlich, daß kaum alle Blüten einen Besuch erhalten können. Versuche zeigten, daß die Art ein kompatibler Selbstbestäuber ist und auch bei Ausbleiben von Bestäubern vollen Fruchtansatz bringt. Wie die Selbstbestäubung vor sich geht, beschreibt bereits KNUTH (1904: 476—477): „Im ersten Blütenstadium wird nach SCOTT ELLIOT durch die Stellung der aufrechten Griffel oberhalb der Antheren Kreuzbestäubung begünstigt, später beugen sich erstere nach abwärts, so daß Autogamie stattfinden kann.“ Die Träger der monothezischen

Antheren (Abschnitte der gespaltenen Konnektive) sind sensibel; sie verkürzen sich bei Berührung.

Nach dem Konzept von VAN BORSSUM WAALKES (1966: 186—190) ist die hier besprochene *S. carpinifolia* eine Subspecies von *S. acuta* BURM. f., *S. acuta* BURM. f. subsp. *carpinifolia* (L. f.) BORSS. Dementsprechend wird die den nomenklatorischen Typus einschließende *S. acuta* zu *S. acuta* BURM. f. subsp. *acuta*. Diese pantropische Subspecies hat VAN DER PIJL (1930a: 162—165; 1930b: 195) in Java eingehend studiert. Ihre Blüten öffnen sich um etwa 8.30 Uhr und schließen sich um ca. 11.00 Uhr wieder (siehe auch BURKILL, 1916: 258). Wurden die Blüten lange vor Sonnenaufgang in eine Dunkelkammer gebracht, öffneten sie sich trotzdem um dieselbe Stunde. Es zeigte sich, daß der Beginn des Verdunkelns, in der Natur die Zwielfichtstunde, entscheidend ist. Durch das Verdunkeln beginnt in der Blüte ein Prozeß, der 13½ Stunden später zum Öffnen führt. Bei weniger als 4 Stunden Verdunkelung öffnen sich die Blüten nicht, sondern verwelken als Knospen. Besucher waren nur sehr spärlich. VAN DER PIJL (1930b: 195) beobachtete in Java u. a. die Wanze *Dysdercus cingulatus*, BURKILL (1916: 259) bei Calcutta Schmetterlinge, SCOTT ELLIOT (nach KNUTH, 1904: 477) in Südafrika *Apis mellifica* und LINSLEY et al. (1966: 12) erwähnen die endemische Holzbiene *Xylocopa darwini* als Blütenbesucher auf den Galapagos Inseln. Am Ende der Anthese bestäuben sich die Blüten erfolgreich selbst (VAN DER PIJL, 1930b: 195).

Die Subspecies *acuta* öffnet also ihre Blüten um 8.30 Uhr und schließt sie um 11.00 Uhr, während die subsp. *carpinifolia* erst um 13.00 Uhr öffnet und um 16.00 Uhr schließt. Die Areale der beiden Sippen überschneiden sich, zumindest in Afrika und Amerika, so daß die verschiedenen Blühzeiten der zwei sympatrischen Unterarten vielleicht als Schutz gegen Hybridisierung zu deuten sind.

***S. cordifolia* L.** Die pantropische Art verdankt ihr weltweites Vorkommen wahrscheinlich menschlicher Verbreitung (VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 200). Ihre etwa 1,5 cm diam. messenden gelben Blüten (4 A 5—4 A 6—5 A 5; Saftmal 7 A 7, rotorange: KORNERUP und WANSCHER, 1963) öffneten sich bereits zwischen 8.00 und 8.30 Uhr, waren um die Mittagszeit noch voll offen (Abb. 5) und schlossen sich zwischen 13.00 und 14.00 wieder (siehe ähnliche Angaben bei BURKILL, 1916: 258). Im Laufe der Anthese biegen sich die Konnektivabschnitte, die zusammen mit den Narbenästen in einer Quaste stehen, langsam nach unten und streifen dabei ihren Pollen an der Narbe ab. Durch Berühren kann diese Bewegung beschleunigt werden, da die Konnektivabschnitte reizbar sind und sich beim leisesten Anstoß kontrahieren. Das allmähliche Hinunterbiegen oder die rasche Kontraktion sind für eine Be-



stäubung bedeutsam. Beim Aufsetzen eines Insektes in der Blüte verkürzen sich durch einen Stoß die Konnektivabschnitte und mitgebrachter fremder Pollen wird vorwiegend auf die exponierten Narben abgestreift. Bei Ausbleiben einer Fremdbestäubung führt das allmähliche



Abb. 5. *Sida cordifolia*

Hinunterbiegen der Konnektivabschnitte zu einem Kontakt von offenen Antheren und Narbe und damit zu einem sicheren Belegen der Narbe mit eigenem Pollen; Autogamie ist somit gesichert. Eingebetelte Blüten fruchteten ebenso häufig (zu annähernd 100%) wie die freien Blüten.

Besucher waren selten und kamen in der relativ kurzen Blühzeit wohl nicht zu allen offenen Blüten. Die effektivsten Bestäuber waren auch hier Pollen sammelnde und Nektar saugende Bienen (11-10368, 14-26368). Weitere Besucher und z. T. auch Bestäuber waren saugende

Wanzen (*Pyrrhocoridae*, *Dysdercus* spec.) und Schmetterlinge (11-10368) sowie Pollen und Blütenteile fressende Käfer (*Dasytidae*, *Astybus* spec.).

Untersuchungsgebiet: São Paulo (März 1968), Espirito Santo (Juli 1968).

***S. glaziovii* K. SCHUM.** Die Blüten sind um 9.00 Uhr früh offen und beginnen sich um 12.00 Uhr wieder zu schließen. Die Blühzeit und -dauer ist also etwas verschieden von der von *S. carpinifolia* und *S. cordifolia*.

Die wirksamsten Bestäuber sind, ähnlich wie bei anderen *Sida*-Arten, kleine Bienen (GOTTSBERGER, 1967: 352). Außer Fremdbestäubung führt zweifelsohne auch Selbstbestäubung zur Befruchtung und anschließendem Fruchtansatz.

***S. linifolia* Cav.** Blütenmorphologisch und -biologisch ähnlich wie die bereits besprochenen *Sida*-Arten ist *S. linifolia*, deren Gesamtareal sich über die Tropen Amerikas und Afrikas erstreckt. Weiße Kronen mit schwefelgelbem (1 A 5) Saftmal bilden den Schauapparat der geruchlosen, 1,5—2,0 cm Durchmesser großen Blüten. Melittophilie wurde durch Beobachtungen bestätigt: Kleine Bienen (11-11168, 12-20168, 13-9268) höselten Pollen. Andere, weniger häufige und effektvolle Bestäuber waren Schmetterlinge (13-9268), Wanzen (*Pyrrhocoridae*, *Dysdercus* spec.), Käfer (*Nitidulidae*, *Cillaeus* spec.; *Chrysomelidae*, *Galerucinae*) und Fliegen. Die Konnektivabschnitte der Staubgefäße sind ebenfalls reizbar; sie ziehen sich beim Berühren rasch zusammen. Nicht mit fremdem Pollen belegte Blüten bestäuben sich selbst. Diese Selbstbestäubung führt zur Befruchtung (Versuche mit eingebeutelten Blüten!); beinahe alle Blüten der Sträucher fruchteten nach dem Verblühen trotz des recht spärlichen Blütenbesuches. Innerhalb einer Viertelstunde, zwischen 13.00 Uhr und 13.20 Uhr öffneten sich die Blüten, zwischen 16.30 Uhr und 17.00 Uhr schlossen sie sich wieder. Die einmal geöffneten Blüten verwelkten nach dem Schließen und öffneten sich nicht wieder; es setzte gleich das Fruchtwachstum ein. An folgenden Tagen wurde an weiteren Blüten die gleiche Blürrhythmik beobachtet.

Untersuchungsgebiet: São Paulo (Jänner, Februar 1968).

***S. martiana* St. Hil.** Auch diese *Sida*-Art bestäubte sich beim Schließen der Blüten (um etwa 15.00 Uhr) selbst. In den zuerst weit offenen Blüten stehen die Narbenstrahlen nach oben und biegen sich erst während des Schließens der Kronen nach unten, tauchen in das Antherenbüschel ein und übernehmen den Pollen. Ähnlich wie bei

*S. carpinifolia* kann es bei rechtzeitigem Anfliegen von Insekten zu Fremdbestäubung kommen, während bei Ausbleiben der Besucher am Ende der Anthese sichere Selbstbestäubung eintritt. Beinahe 100%iger Fruchtansatz eingebeutelter Blüten bewies die Selbstfertilität der Art. Bestäuber waren zahlreich anfliegende schwarze *Meliponinae* (11-28568), andere kleine Bienen und weniger häufig die damals erst seit kurzer Zeit in das Gebiet vorgedrungene afrikanische Biene (*Apis*



Abb. 6. *Sida rhombifolia*, Pollen sammelnde Biene

*mellifera adansoni*), die alle Pollen sammelten. Seltener saugten Bienen (11-28568) auch Nektar und einmal kam eine Schwebefliege zum Saugen.

Die Blätter des Strauches strömten einen starken aromatischen, an Kamille und Pfefferminze erinnernden Geruch aus; die gelben Blüten (4 A 5) schienen mir im Gegensatz zu Angaben bei SCHUMANN (1891: 313) geruchlos.

Untersuchungsgebiet: Mato Grosso, Serra do Roncador, Cerrado-Vegetation (Mai 1968).

***S. rhombifolia* L.** Eine in tropischen und subtropischen Gebieten der Alten und Neuen Welt vertretene pantropische Sippe wie *S. rhombifolia*, wird entsprechend der lokalen Fauna in verschiedenen Gebieten von verschiedenen Insekten besucht. So ist z. B. auf



Abb. 9. *Sida rhombifolia*, saugender Schmetterling

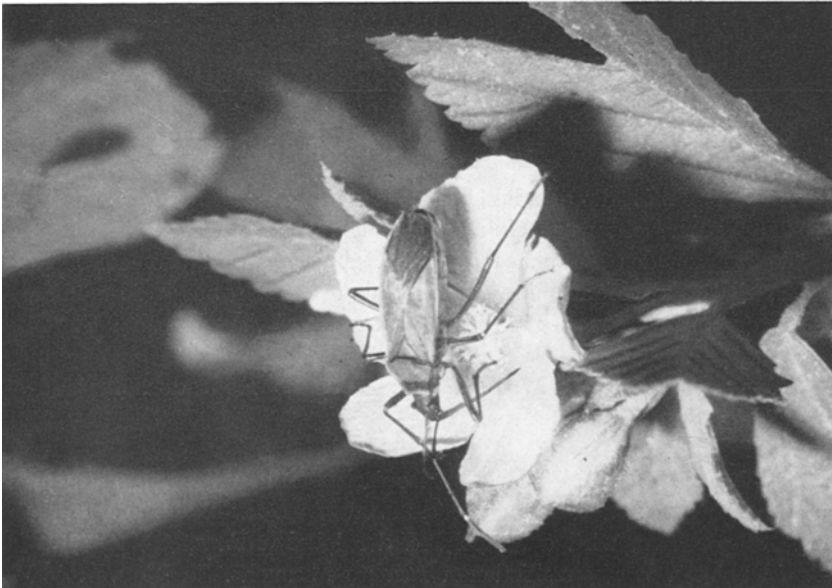


Abb. 7. *Sida rhombifolia*, Nektar saugende Wanze

den Galapagos Inseln die einzige native Bienenart, die endemische Holzbiene *Xylocopa darwini*, Besucher und Bestäuber der Blüten (LINSLEY et al., 1966: 7, Fig. 2). Im Gebiet von São Paulo, in dem die Insektenfauna viel reichhaltiger als auf den Galapagos ist, kommen sehr viel mehr und unterschiedliche Insekten zu den Blüten (Jänner, Februar 1968): Kleine Bienen (11-20168, 11-3268, 11-5268, 11-9268) höselten Pollen (Abb. 6), andere drangen zu den Nektarien vor (11-



Abb. 8. *Sida rhombifolia*, Pollen fressender Käfer

5268a); Wanzen in allen Entwicklungsstadien, adulte oft in Kopula (*Pyrrhocoridae*, *Dysdercus* spec.) saugten Nektar (Abb. 7); Käfer (*Chrysomelidae*, *Galerucinae*) waren auch hier, wie an vielen anderen Pflanzen, Blütenzerstörer, indem sie Kronblätter und Geschlechtsorgane oder auch nur Pollenkörner fraßen (Abb. 8); Schmetterlinge (*Hesperiidae*) waren mehr mit Blüten der Begleitvegetation beschäftigt und kamen selten, um Nektar zu saugen (Abb. 9). Von Blütenbesuchern und ihrer Nutzleistung für die Bestäubung wurde bereits berichtet (GOTTSBERGER, 1967: 351—352). In den malaiischen Tropen sind ebenfalls Bienen die wichtigsten und effektivsten Bestäuber, dann folgen Schmetterlinge, Käfer und Wanzen (DOCTORS VAN LEEUWEN, 1933; 1938: 30—34).

Die Anthese ist kurz. In São Paulo gingen die Blüten täglich um etwa 11.00 Uhr auf und schlossen sich um 15.00 Uhr wieder. Die Resultate

decken sich gut mit den von VAN DER PIJL (1930a: 165; 1950: 59), VAN BORSSUM WAALKES (1953; 1966: 196) aus Malaysia und von LINSLEY et al. (1966: 7) von den Galapagos-Inseln mitgeteilten Beobachtungen. Nach BURKILL (1916: 258) öffneten die Blüten an einem Standort in Indien zwischen 9.00 und 10.00 Uhr und an einem anderen etwa zu Mittag. In den 3—4 Stunden, in denen die Blüten geöffnet sind, werden etliche von den anfliegenden Insekten bestäubt. Auch die Konnektivabschnitte dieser Art sind reizbar; sie krümmen sich bei Berühren mit rascher Bewegung nach innen und exponieren die Narbenstrahlen. Die nicht mit fremdem Pollen belegten Blüten bestäuben sich selbst. Eingebeutelte Blüten, von denen Insekten abgehalten wurden, brachten einen gleich starken, beinahe 100%igen Fruchtansatz wie die freien Blüten, und die reifen Samen dieser selbstbestäubten Blüten bewiesen im Laboratorium ihre Vitalität durch gute Keimfähigkeit.

Die von VAN BORSSUM WAALKES (1966: 195—199) als Unterart von *S. rhombifolia* aufgefaßte *S. retusa* L. [= *S. rhombifolia* L. subsp. *retusa* (L.) BORSS.] hat eine von der typischen Subspecies verschiedene Blühzeit. Sie öffnet ihre Blüten zwischen 8.30 und 9.10 Uhr und schließt sie um 12.30—13.30 Uhr (VAN DER PIJL, 1930a: 165; 1930b: 196; 1950: 59; VAN BORSSUM WAALKES, 1953; 1966: 199). Wie bei *S. acuta* ist der Beginn des Verdunkelns für das Öffnen der Blüten am nächsten Tag entscheidend (VAN DER PIJL, 1930a: 165). DOCTORS VAN LEEUWEN (1933: 150; 1938: 31) zweifelte die von VAN DER PIJL mitgeteilten aber später von VAN BORSSUM WAALKES (1953) bestätigten Beobachtungen an und fand es unwahrscheinlich, daß zwei Varietäten (nach VAN BORSSUM WAALKES Unterarten) derart unterschiedliche Blühzeiten aufweisen. Beide Unterarten sind morphologisch gut zu unterscheiden (VAN BORSSUM WAALKES, 1953; 1966: 195). Das Auftreten von Übergangs- oder Mischformen ist selten, da durch das Nacheinanderblühen eine wahrscheinlich sympatrische Spezialisierung ermöglicht, Hybridisierung aber weitestgehend verhindert wird. "The absence of intermediates may, at least in part, be due to the fact that the anthesis of the two forms does not overlap, by which the chance of crossfertilisation is reduced" (VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 195).

*S. urens* L. Die geruchlosen, hellorangenen (5 A 4), zudem mit dunkler gefärbtem, zentralem Saftmal gezeichneten Blüten sind sicherlich auch melittophil, aber so klein (6—7 mm diam.) und unscheinbar, daß Besucher selten anfliegen. Zumindest waren trotz mehrmaliger Beobachtungen keine zu sehen (São Paulo, Jänner, März, April 1968). Geöffnet sind die Blüten zwischen 12.00 und 17.00 Uhr, und in dieser Zeitspanne belegen sie sich auch mit eigenem Pollen, indem die sich nach unten krümmenden Narbenäste Pollen aus den offenen Antheren

aufnehmen. Ob die Konnektivabschnitte auch hier reizbar sind, wurde nicht beachtet. Diese Selbstbestäubung führt zu Befruchtung, was eingebeutelte Blüten bewiesen, deren Samen auch keimten.

### *Malvastrum*

*M. coromandelianum* (L.) GARCKE. Melittophil sind auch die Blüten dieses pantropischen Unkrautes. Es wurden kleine Hymenopteren (11-25172) beim Nektarsaugen beobachtet (auf Galapagos kam nach LINSLEY et al., 1966: 12, *Xylocopa darwini* zu den Blüten). Die hellorange-gelben Blüten öffneten sich in Botucatu (Jänner, Februar 1972) um 13.15—13.20 Uhr und begannen sich um 14.20 Uhr bereits wieder zu schließen (nach VAN DER PIJL, 1930a: 165—166, in Java von 14.45 bis 16.15 Uhr). Die Art ist ein kompatibler Selbstbestäuber. Zuerst ragen die Griffel aus dem Staubblattbüschel hervor und erst kurz vor dem Zufalten der Kronen biegen sich die Griffel mit der Narbe in die Antheren hinein. Eingebeutelte Blüten brachten vollen Fruchtansatz.

### *Malvaviscus*

*M. arboreus* CAV. var. *penduliflorus* (DC.) SCHERY. In São Paulo wurden die langröhri-gen roten Blüten vom Kolibri *Thalurania glaucopis* und von anderen Arten immer illegitim durch einen seitlichen Einbruch ausgebeutet (GOTTSBERGER, 1967: 362—365). Bei Beobachtungen im nördlicheren Staat Espirito Santo (50 km westlich von Santa Teresa bei São João de Petrópolis; 18. Juli 1968) fiel auf, daß die zahlreich im Gebiet vertretenen Kolibris offensichtlich legitim, durch die Kronröhre eindringend, Nektar saugten, da die Kronen keinerlei Schnabelspuren (Löcher) aufwiesen. *Thalurania glaucopis* (nach einer Liste von RUSCH, 1964, kommt er auch in Espirito Santo vor) und andere kurzschnäbelige Kolibris suchten die Blüten nicht auf, sondern überließen sie anderen Arten mit ausreichend langem Schnabel. Dieses verschiedene Verhalten von Kolibris in verschiedenen Gebieten ist auffallend.

Kolibris können eine noch nicht nektarhaltige Blüte von einer bereits nektarführenden unterscheiden, weil sich unter anderem die Farbintensität der Kronen im Laufe der Anthese leicht verändert. Der sehr feine Unterschied in der Farbe der Kronblätter wurde genauer untersucht (GOTTSBERGER, 1971), und es zeigte sich, daß beim Einsetzen der Nektarproduktion bestimmte Pigmente aus den Petalen verschwinden. Einem auf dieses Merkmal trainierten Vogel kann die veränderte Pigmentzusammensetzung Signal für Nektarhaltigkeit sein.

*Peltaea*

*P. speciosa* (H. B. K.) STANDL., eine niedere strauchige Art der brasilianischen Campos Cerrado, besitzt 4 cm lange, glockenförmige, bis tellerförmig aufgespreitete, fast geruchlose Blüten mit pastellrosa (11 A 4), rosaweißen (11 A 2) oder weißen Kronen und einem dunkelroten bis weinroten (11 C 8–11 D 8) zentralen Saftmal. Die Blüten

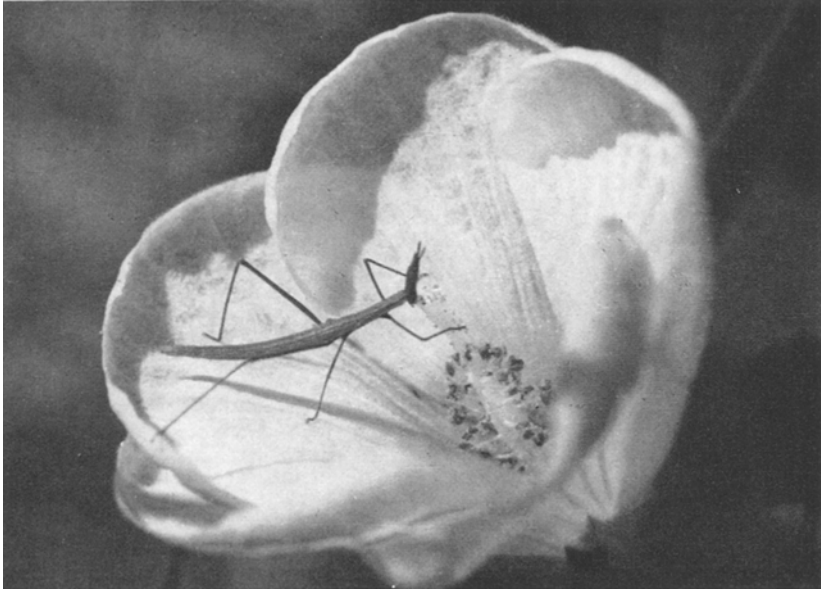


Abb. 10. *Peltaea speciosa*, Blüte im männlichen Zustand mit ungespreizten Narbenstrahlen. Stabheuschrecke frißt an den Blütenteilen

sind protandrisch, d. h. die Antheren öffnen sich bereits einige Zeit bevor sich die Narbenstrahlen spreizen (Abb. 10, Blüte im männlichen Stadium mit ungespreizten Narbenstrahlen). In den etwa waagrecht orientierten Blüten richten sich die spreizenden Narbenäste nach oben. Das Öffnen der Blüten wird vom Licht und vielleicht auch von der Temperatur beeinflusst, wie an dem einen Standort in Mato Grosso zu sehen war. Am Morgen öffneten in einer Population die von der Sonne direkt bestrahlten Individuen ihre Blüten früher als die von der Sonne abgewandten und von dichtem Gebüsch beschatteten Pflanzen. In der Sonne begannen sie um 8.45 Uhr aufzugehen und waren um 9.00 Uhr bereits 1 cm weit gespreitet, zu einer Zeit, in der sich die im Schatten eben erst leicht zu öffnen begannen. Gegen 14.00 Uhr war die Anthese



beendet. Die Blüten werden zuerst röhrenförmig, schließen sich dann und beginnen zu verwelken. Gelegentlich scheinen die Narbenstrahlen mit dem eigenen Pollen in Kontakt zu kommen. Einige eingebeutelte Blüten bildeten jedenfalls Früchte.

Wie auf Grund der Merkmale zu erwarten ist, sind die Blüten melittophil. Die besuchenden und bestäubenden Bienen (12-12368) sammelten Pollen und zwängten sich auch noch in die sich schließenden röhrenförmigen Blüten hinein. Die Nektarausscheidungen des Kelches sind nur sehr geringfügig. Weitere Besucher, für die Bestäubung aber von untergeordneter Bedeutung, waren Nektar saugende Fliegen, Pollen und Kronblätter fressende Käfer und Stabheuschrecken (*Proscopidae*, Abb. 10). Kolibris, obwohl im Gebiet anwesend, besuchten die Blüten nicht.

Untersuchungsgebiet: São José dos Campos, Staat São Paulo (März 1968), Serra do Roncador, Staat Mato Grosso (Juni 1968).

### *Urena*

*U. lobata* L., eine ausdauernde pantropische, wahrscheinlich aus Asien (China) stammende Staude, besitzt geruchlose rosa Blüten von 2—3 cm Durchmesser. Das Saftmal im Blütenzentrum ist dunkler, purpurrot gefärbt. Der Stengel liefert dauerhafte Fasern, die als sogenannte Kongo-Jute für Säcke, Seile, Hängematten und ähnliches verwendet werden. In Brasilien kommt die Art an verschiedenen Stellen als Bestandteil der Ruderalflora vor.

Im Küstengebiet von São Paulo, bei Bertioga, in einer ausgedehnten Population, gingen die Blüten mit dem ersten Morgenlicht auf (Juni 1971) und schlossen sich um die Mittagszeit wieder (siehe auch VAN DER PIJL, 1930a: 166; VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 139). Bestäubungsbiologisch sind die Blüten Immen-Tagfalterblumen. Im Laufe des Vormittags fand lebhafter Besuch statt. Bienen (*Trigona spinipes* und *Apis mellifera*) und Hummeln (11-29671, Abb. 11) suchten die Nektarien auf; Schmetterlinge (*Pieridae*, *Eurema* spec. und *Phoebis* spec.; *Heliconiinae*, *Dione vanillae* L.; *Danainae*, *Anosia* spec.; *Hesperiidae*) kamen noch zahlreicher auf Besuch. Wenn sich die Falter an der Geschlechtssäule anklammerten (Abb. 12) oder ihren Saugrüssel direkt an Antheren und Narbe vorbeiführten, bestäubten sie. In anderen Positionen berührten sie dagegen nicht einmal mit dem Rüssel die Geschlechtsorgane der Blüte (Abb. 13). DUCKE (zit. nach KNUTH, 1904: 477) sah die Blüten im nordbrasilianischen Staat Pará von zahlreichen *Melipona*-Arten, wie z. B. *M. kohli* FRIESE, besucht, und BURKILL (1916: 259) beobachtete etliche Schmetterlinge. Nach einer Notiz bei VAN DER PIJL (1930b: 195) ist *U. lobata* aber auch ein Selbstbestäuber.



Abb. 12. *Urena lobata*, saugender Dickkopffalter klammert sich an der Geschlechtsäule an



Abb. 11. *Urena lobata*, Hummel kurz vor Abflug von der Blüte

An jeder Blattunterseite mündet an der Basis des Mittelnervs eine Drüse. Diese extranuptialen Nektarien lockten Wespen (*Vespidae*), Fliegen (*Muscidae*) und Bienechen (11-29671) an. *Trigona spinipes* besuchte abwechselnd Blüten und extranuptiale Nektarien. Auch die Hummeln saugten zwischen den Blütenbesuchen manchmal an den



Abb. 13. *Urena lobata*, Schmetterling, der außerhalb der Blüte aufsitzt, berührt beim Saugen weder Antheren noch Narbe

Blattnektarien. Die Laubblätter zeigten Fraßspuren, wahrscheinlich von Raupen. In der untersuchten Population waren keine Ameisen an den Pflanzen zu sehen.

### *Pavonia*

*P. communis* ST. HIL. An einer ehemals mit Wald bedeckten, nach Abschlagen der ursprünglichen Vegetation zu einem Ruderalplatz gewordenen Stelle des Botanischen Gartens in São Paulo, blühte neben *Stachytarpheta dichotoma*, *Croton* spec. und mehreren *Sida*-Arten auch eine ausgedehnte Population von *P. communis*, die vom Jänner bis April 1968 untersucht wurde.

Die geruchlosen, gelben (4 A 6–4 A 7), glockenförmigen Blüten messen vom Grund des Kelches bis zu den Kronblattenden etwa 2,5 cm, die Kolumna samt Griffel wird bis zu 2 cm lang, und die Blüten-

glocke öffnet sich 3 bis 3,5 cm weit. Am frühen Vormittag gehen die Blüten auf und schließen sich nachmittags um 16.00 Uhr, um dann allmählich zu verwelken. Während dieser Zeit spielt sich das Bestäubungsgeschehen ab. Es kamen diverse Besucher. Für die Pollenübertragung am besten geeignet sind Bienen (12-11168, 11-13168, 13-30168); sie sammelten Pollen oder suchten den Blütengrund auf um Nektar zu saugen und berührten dabei auch die Narbenstrahlen. In bereits



Abb. 14. *Pavonia communis*, Pollen fressende Käfer

geschlossenen Blüten vom Vortag waren gelegentlich unbewegliche, ruhende Bienen zu finden. *Apis mellifera* und Schmetterlinge besuchten eifrig *Stachytarpheta dichotoma* und *Croton* spec., flogen aber nicht *P. communis* an. Alle weiteren Besucher waren für die Bestäubung nur von geringer Bedeutung: Käfer (*Chrysomelidae*, *Eupolminae*) fraßen den Pollen (Abb. 14); sehr kleine Käfer (*Nitidulidae*, *Cillaeus* spec.) hielten sich im Blütenzentrum oder an der Kolumna auf, nahmen die Pollenkörner zwischen ihre Mandibeln, brachen sie auf und verzehrten den Inhalt. Zu den Narben kamen diese Käfer nicht. Ein größerer (*Cetoniidae*) zerstörte einmal eine ganze Blüte (Abb. 15). Wanzen in allen Entwicklungsstadien (*Pyrrhocoridae*, *Dysdercus* spec.) saugten Nektar (Abb. 16). Kleine Fliegen saßen gelegentlich auf den Blüten. Einzelbesuche eines Schmetterlings, Heuschrecks (Pollen fressend),

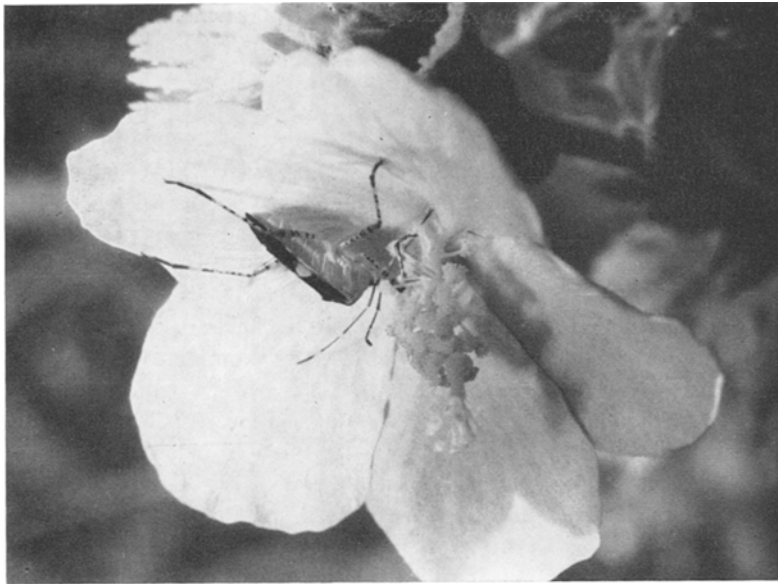


Abb. 16. *Pavonia communis*, saugende Wanze



Abb. 15. *Pavonia communis*, großer Käfer zerstört die Blüte

einiger Thysanopteren, eines Rüsselkäfers und etlicher Ameisen, die den Nektar aufsuchten, sollen nur vollständigkeithalber erwähnt werden.

Wie andere Malvaceen besitzt auch die melittophile *P. communis* eine Einrichtung, die bei Ausbleiben von Besuchern zur Selbstbestäubung führt. An eingebeutelten Blüten, die gleich gut Frucht ansetzten wie die freien Blüten, zeigte sich, daß die Art auch selbstfertil ist. Die protandrischen Blüten sind zuerst leicht nach oben gerichtet und die Geschlechtssäule steht dabei zentral in der Glocke. Durch Besucher, die auf der Kroneninnenseite oder der Geschlechtssäule anlanden, erfolgt jetzt peritribe Bestäubung. Die Narbenstrahlen kommen mit den tieferstehenden Antheren nicht in Berührung, so daß es auf diese Art und Weise nicht zur Selbstbestäubung kommen kann. Gegen Ende der Anthese neigt sich die Kolumna samt Griffel aus dem Zentrum heraus etwas nach unten, die Blüte verengt sich, wird röhrig, und die Narbenstrahlen kommen mit der unteren Innenseite der Kronblätter in Kontakt. Die Narbe berührt dann die Stellen der Kronblätter, an denen während des Blühens aus den Antheren gefallener Pollen haften geblieben war; damit ist Autogamie gesichert.

Die reife Frucht zerfällt in mit widerhakigen Fortsätzen besetzte Teilfrüchte, die epizoochor durch anstreichende Tiere verbreitet werden.

***P. malacophylla* (LINK & OTTO) GÄRCKE.** Im Cerrado der Serra do Roncador (Juni 1968), in Mato Grosso, wuchs diese Art mit 3 cm langen, an der Basis verengten, glocken- bis tubusförmigen (Abb. 17), rosafarbenen (13 A 4), geruchlosen Blüten. Die Kolumna ist weiß, die Narbe hellrosa.

Bestäubung erfolgte sternotrib durch Bienen (12-13668), die auf der nach unten geneigten Geschlechtssäule aufsetzten, Pollen sammelten und dabei fremden und eigenen Pollen auf die Narben übertrugen. Auch Kolibris könnten die Blüten erfolgreich ausbeuten und bestäuben, indem sie beim Nektar trinken die Antheren und Narbenstrahlen mit der Kehle berühren. Schon PORSCH (1929: 212—213) vermutete Ornithophilie. Einheimische berichteten mir auch, daß die Blüten am frühen Morgen von Kolibris besucht würden. Ich selbst konnte das jedoch nicht beobachten. Gegen Ende des Blühens krümmen sich die Narbenstrahlen zurück und tauchen in den Pollen der Antheren ein. Diese Selbstbestäubung führte zur Befruchtung, wie der Fruchtsatz eingebeutelter Blüten bewies.

Die mit Drüsenhaaren besetzten, aromatisch riechenden Blätter wurden von Honigbienen (*Apis mellifera*), Wanzen und Schwebefliegen aufgesucht, die an den klebrigen Ausscheidungen schleckten.

***P. mollis* H. B. K.** Nach dem Öffnen der Blüten um 6.00 Uhr früh breiten sich die Kronblätter aus, schlagen sich nach außen um und

entblößen so das Blütenzentrum sowie die nach unten gekrümmte Kolumna samt Narbe (Abb. 18). Im Zentrum der 3 cm Durchmesser großen, weißen, geruchlosen, waagrecht orientierten Blüte wird nach dem Aufblühen ein purpurrotes (13 A 7), fünfstrahlig-sternförmiges Saftmal sichtbar. Die Basis der Kolumna ist ebenfalls purpurfarben, Pollen und Narben sind dagegen weiß. Der im Kelch reichlich ausgeschiedene Nektar steigt zwischen den Lücken der Kronblattnägel tropfenförmig hervor.

Beobachtet wurde ebenfalls im Cerrado der Serra do Roncador (Mai, Juni 1968). Im Laufe des Vormittags kamen Bienen (11-28568) angefliegen, die zum Nektar vordrangen und beim Berühren die Geschlechtsorgane bestäubten. Gegen 14.00 Uhr begannen sich die Narbenstrahlen zu krümmen und in die noch pollenhaltigen Antheren einzutauchen. Gegen 15.00 Uhr war bereits ein deutliches Schließen der Kronen zu bemerken, wobei die Narbenstrahlen auch mit der Kronblattinnenseite, an der ebenfalls Pollenkörner hafteten, in Berührung kamen. Falls es nicht zu Fremdbestäubung gekommen war, findet Selbstbestäubung und Befruchtung am Ende der Anthese statt (eingbeutelte Blüten fruchteten!).

***P. rosa-campestris* ST. HL.** Das leuchtende Knallrot (10 A 8) der Kronblätter und der Griffel-Narben-Partie läßt unwillkürlich an die Signalfarbe einer Ornithophilen denken. Die Krone ist allerdings weit gespreitet (4,5 cm Durchmesser) und nicht röhrenförmig wie bei den meisten Vogelblütigen. Außerdem sind die Nägel der Petalen breit und überlappen (Abb. 19), so daß überhaupt keine Lücken zwischen den Kronblattbasen ausgespart sind. Ein Besucher kann also gar nicht legitim zu den im übrigen nur sehr schwach sezernierenden Nektarien vordringen. Die Art ist niedrig und erhebt sich nicht über den Unterwuchs des Cerrados, wodurch der freie Anflug eines Vogels (Kolibri) behindert ist. Auf Grund dieser Merkmale war es immerhin verständlich, daß die Blüten keinen Besuch durch Kolibris erhielten. Aber auch Insekten suchten die Blüten nicht auf. Den saugenden Schmetterlingen ist durch die am Grunde überlappten Kronblätter Nektar nicht zugänglich, und für Bienen, die immerhin Pollen sammeln könnten, waren die Blüten offensichtlich auch nicht attraktiv. Bienen sind rotblind, und das reine, offensichtlich unvermischte und nicht UV-reflektierende Rot von *P. rosa-campestris* kann von ihnen daher wahrscheinlich nicht gesehen werden. Die Blüten dürften ihnen schwarz erscheinen und sich kaum vom Untergrund abheben. Blütenduft, der sonst bei anderen Blüten die Insekten anlockt, ist ebenfalls nicht ausgebildet.

Für Ornithophilie und Psychophilie fehlt also besonders der freie



Abb. 19. *Paeonia rosa-campestris*, überlappte Kronblattbasen, stark nach unten geneigte Geschlechts säule und ausgestreuter Pollen auf den Kronblättern



Abb. 17. *Paeonia malacophylla*, Blick in die Blüte



Zugang zum Nektar, und zu einem Anflug von Bienen kommt es nicht, da die Blüten reinrot gefärbt sind und wahrscheinlich auch keine UV-Reflexion aufweisen. In den mehrere Tage dauernden Beobachtungen kam kein Vogel und kein Insekt zu den Blüten. Es kommt aber trotzdem zu einer Bestäubung, die Art ist nämlich autogam. Das zeigten Versuche mit bereits im Knospenstadium eingebeutelten Blüten, die



Abb. 18. *Pavonia mollis*, offene Blüte mit zurückgeschlagenen Kronblättern

nach dem Blühen zu Früchten begannen. Der Mechanismus der Bestäubung ist ähnlich wie bei *P. communis*. Bei dieser neigt sich die zentral stehende Kolumna gegen Ende der Anthese nach unten, so daß die Narbe beim Schließen der Blüte mit den Stellen der Krone in Kontakt kommt, an denen Pollen liegt. Bei *P. rosa-campestris* (deren Blüten in der Frühe mit dem ersten Licht öffnen und am Nachmittag verblühen) ist die Kolumna von vornherein stark nach unten geneigt (Abb. 19) und die Narbenstrahlen kommen beim Schließen der Blüte genau mit der Stelle der Krone in Berührung, an der ausgestreuter Pollen haftet.

Untersuchungsgebiet: Serra do Roncador, Mato Grosso (Mai, Juni 1968).

***P. schrankii* SPRENG.** An den etwa 2 m hohen Sträuchern stehen die 4–5 cm langen, reinroten, geruchlosen Blüten. Die Kronblatt-

nägel sind gelblich gefärbt. An der Basis ist die Krone tubusförmig verengt; an den Enden spreitet sie weit auf (Abb. 20).

Beobachtungen im Gebiet von Botucatu (Februar 1972) bestätigen, daß die Art, wie schon PORSCH (1929: 212) vermutet, ornithophil ist. Es kamen Kolibris, die beim Vordringen zum Nektar die Antheren und Narbe berührten.

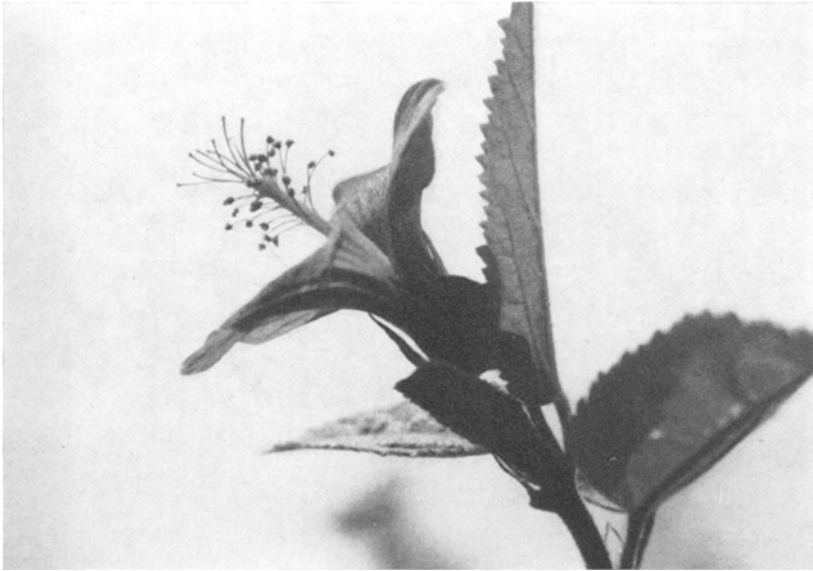


Abb. 20. *Pavonia schrankii*

*P. cf. lindmannii* GÜRCKE ined. Es wurden Sträucher entlang der Straße São Manuel-Piracicaba, an einer ehemals mit Cerrado-Vegetation bedeckten Stelle, im Bezirk von Botucatu untersucht (Februar, März 1971).

Die Blüten öffneten zwischen 6.00 und 7.00 Uhr und schlossen sich zwischen 11.00 und 12.00 Uhr wieder. Sie sind glockenförmig (Abb. 21, Blüte noch nicht entfaltet) und stehen waagrecht oder sind leicht nach unten geneigt. Kronenfarbe rosa, mit dunklerem Saftmal; Kolonna und Narbe fast weiß. Protandrie! Zeitweise war ein feiner, süßlicher Duft zu bemerken, dann schienen die Blüten aber wieder duftlos. An der nach unten geneigten Geschlechtssäule biegen die Staubgefäße mit den Trägern der Antheren nach oben aus, und auch die Narbenstrahlen krümmen sich nach dem Spreizen nach oben, so daß vorwiegend sternotribe Bestäubung erfolgt.

Große wespenähnliche Insekten (*Hymenoptera*, *Scoliidae*), die die Nektarien am Blütengrund aufsuchten, bepuderten ihre Unterseite mit Pollen. Sie versuchten auch mehrmals, ohne Erfolg, von außen illegitim zu den Nektarien vorzudringen. Kleinere, sehr rasch fliegende Bienen (11-16271), suchten ebenfalls den Blütengrund auf. Ihr Besuch setzte später (gegen 7.45 Uhr) als der der großen *Scoliidae* ein, aber dann kamen

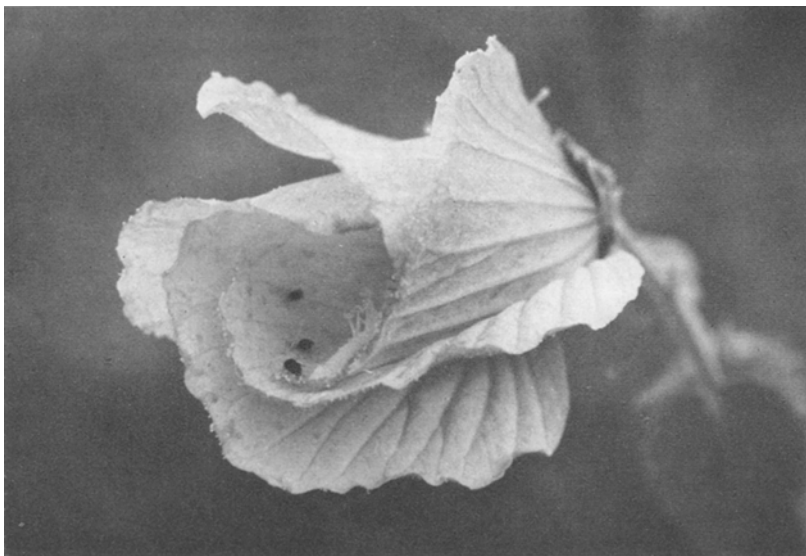


Abb. 21. *Pavonia* cf. *lindmannii*, sich öffnende, noch röhrenförmige Blüte im männlichen Zustand mit ungespreizten Narbenstrahlen

sie sehr regelmäßig. Wieder andere (*Anthophorinae*) saugten ebenfalls Nektar, oder höselten Pollen. Zahlreiche Käfer (*Chrysomelidae*, *Calcephaninae*; *Galerucinae*; *Chrysomelinae*; *Clytrinae*, *Megalostomis* spec.; *Curculioninae*; *Nitidulidae*) fraßen Pollen und Kronenteile und waren für die Bestäubung eher störend. 2- bis 3mal kamen Schmetterlinge (*Hesperiidae*, *Urbanus* spec.). Wanzen (*Coreidae*) durchbohrten den Kelch in Richtung Nektarien. Diese Käfer, Schmetterlinge, Wanzen sowie vereinzelt Fliegen, sind wohl in die Besucherliste aufzunehmen, zur Bestäubung waren sie aber wenig geeignet. Die Beobachtungen zeigten, daß die Blüten dieser *Pavonia* fast ausschließlich von Bienen bestäubt werden und daher melittophil sind.

### *Hibiscus*

*H. rosa-sinensis* L. Von Besuchern und Bestäubern dieser prachtvollen Blüten im Gebiet von São Paulo ist bereits berichtet worden (GOTTSBERGER, 1967: 354—358). Zu ergänzen wäre noch, daß einmal auch ein Zuckervogel (*Coereba flaveola*), auf dem Blütenstiel sitzend und dabei seinen Kopf verrenkend, legitim über die Krone zum Nektar einer gelben gefüllten Blüte vordringend, gesehen wurde. Im Küstengebiet von São Paulo fand ich Formen mit waagrechten oder leicht hängenden Blüten, bei denen auf die Kolumna aufsetzende und auch die Narbe berührende Schmetterlinge ebenso gute Bestäuber sind wie die Kolibris (Dezember 1968).

KNUTH (1904: 482) sah in Java Honigvögel (*Nectariniidae*), die auf den Stielen der waagrechten Blüten landeten und den Kopf neigten, um den Schnabel in die Honigeingänge einzuführen. Staubgefäße und Narben wurden dabei nur gelegentlich gestreift, so daß von einer regelmäßigen Bestäubung durch die Vögel keine Rede sein konnte. VAN DER PIJL (1937: 26) berichtete, auch aus Java, daß der asiatische Honigvogel *Anthreptes* (*Anthreptes*) *malaccensis* fast ausschließlich illegitim, von außen den Blütenkelch durchbohrend, zu den Nektarien vordrang. In Malaya kam die *Nectariniidae* *Cyrtostomus pectoralis* häufig zu den Blüten (BURKILL, 1919: 176). Auf Korfu durchbohrten Finken den Kelch (FAEGRI and VAN DER PIJL, 1971: 143). Angaben aus Afrika (Sansibar) stammen von WERTH (1956: 132). In einem von VAN DER PIJL (1961: 50) kritisierten Kapitel über Ornithophilie beschreibt WERTH, wie die *Nectariniidae* *Cinnyris gutturalis* vor der *Hibiscus*-Blüte, angeblich frei schwebend, den Schnabel in den Blütengrund eintauchte und dabei die Bestäubung vermittelte. Honigvögel vermögen sich allerdings kurz in der Luft vor der Blüte zu „halten“ und SKEAD (1967: 37) berichtet auch, daß sie auf diese Weise gelegentlich die Blüten von *Hibiscus* ausbeuten. In den überwiegenden Fällen dringen sie aber illegitim zwischen Kelch und Krone zu den Nektarien vor (SKEAD, 1967: 37; plate 3, number 11). Wirklich „frei Schweben“ vermögen hingegen nur die neuweltlichen Kolibris; diese besuchen z. B. in Brasilien einfache oder gefüllte, rosa, rote, gelbe und orangegefärbte Blüten (DECKER, 1934: 69). Außer Honigvögeln beobachtete KNUTH (1904: 482) in Java auch den Falter *Papilio esperi* und die Holzbiene *Xylocopa tenuiscapa* und DODSON (1966: 615, 625) in Ecuador die *Euglossini*-Bienen *Euplusia surinamensis* und *Eulaema nigrata* beim Nektar saugen.

Die Herkunft des „chinesischen“ *Hibiscus* ist nach wie vor ungewiß. Jedoch fällt auf, daß diese ornamentale Pflanze in alten chinesischen Schriften und Bildern nicht aufscheint (pers. Mitt. von Prof. VAN DER

PIJL). VAN BORSSUM WAALKES (1966: 72) ist eher für eine Herkunft aus Ost-Afrika. Wie man aus den Beobachtungen in den Paläotropen Asiens und Afrikas und den Neotropen Amerikas sehen kann, kommen die in den amerikanischen Tropen verbreiteten Kolibris (*Trochilidae*) und bei waagrecht orientierten Blüten auch große Schmetterlinge (z. B. *Papilio*-Arten) als Bestäuber in Betracht. Kolibris schwirren, „schweben“ vor den Blüten und berühren beim Vordringen zum Nektar in den überwiegenden Fällen die Geschlechtsorgane der Blüten. Asiatische und afrikanische Blumenvögel können meist nur unter Verrenkungen (ähnlich wie der neuweltliche Zuckervogel *Coereba flaveola*) oder illegitim zu den Nektarien vordringen und kommen dabei nicht oder nur selten mit Antheren und Narbe in Berührung. Sind die geruchlosen und nektarreichen Blüten also ornithophil, und das wird vorherrschend angenommen, und sind unter den Blumenvögeln Kolibris die einzigen effektvollen Bestäuber, so könnte das für eine Herkunft von *Hibiscus rosa-sinensis* aus dem tropischen (Zentral-?) Amerika sprechen (siehe auch VAN DER PIJL, 1961: 50). Die Nektareingänge an Blüten aus Java schienen VAN DER PIJL (1937: 26) etwas eng für einen Vogelschnabel, was auch Schlüsse auf Psychophilie zuläßt (pers. Mitt. von Prof. VAN DER PIJL). Bei Psychophilie könnte die Heimat des „chinesischen“ *Hibiscus* allerdings wirklich in den Paläotropen liegen.

Phänologische Untersuchungen zeigten, daß sich die Blüten bei den in São Paulo angepflanzten Formen in der Morgendämmerung mit dem ersten Tageslicht öffneten, in der Abenddämmerung wieder zu schließen begannen und dann bis etwa Mitternacht gänzlich geschlossen hatten. Sie gingen am nächsten Morgen nicht mehr auf, sondern verwelkten (März, Dezember 1968, Jänner 1969). DE WIT (1964: 256) hat Gleiches beobachtet. Bei einigen Büschen, es waren offenbar Individuen anderer Zuchtformen, blieben die Blüten auch über Nacht offen und verblühten erst nach 2 bis mehreren Tagen.

***H. tiliaceus* L. subsp. *pernambucensis* (A. CAM.) CASTELL.** An den Küstenstrichen der Paläo- und Neotropen ist diese Art eine weitverbreitete und vielfach dominierende Sippe. Die Fähigkeit der Samen, lebensfähig monatelang im Seewasser zu treiben (RIDLEY, 1930: 262), dürfte die Ursache für diese weltweite Verbreitung sein. Es wurde die subsp. *pernambucensis* in Mangrove-Sümpfen bei Itanhaem im Staat São Paulo untersucht (Dezember 1968, Jänner 1969).

Die etwa 7 cm langen, gelben, glockenförmigen Blüten sind leicht hängend orientiert, die Narbe ist etwas nach aufwärts gebogen. Protandrie bewirkt, daß die Antheren bereits geöffnet sind bevor die Narbenstrahlen sich spreizen. Ein leichter angenehmer Geruch bedingt die Nahanlockung von Insekten. An der Blüte interessiert die Insekten

vor allem der Nektar (siehe dazu auch LINSLEY et al., 1966: 4, mit Beobachtungen von den Galapagos-Inseln). Bienen und Hummeln (11-271268, 11-2169) landeten auf den Narbenstrahlen, kletterten über die Antheren und suchten das Blütenzentrum auf. Mit ihrer Pollenbeladenen ventralen Seite bestäubten sie sternotrib. Holzbienen (11-2169) setzten auf der Außenseite der Blüten auf und drangen mittels Anbohren illegitim zum Nektar vor. Gelegenheitsbesucher waren einmal ein Schmetterling (*Hesperidae*), ein andermal ein Kronblattfressender Heuschreck und kleine Käfer. Im Schlamm der Mangrove lebende Krabben stiegen an den Sträuchern bis zu den Blüten hoch, zwickten mit ihren Scheren Narbe und Antheren ab und fraßen diese. Einmal wurde ein kleiner dunkelfarbener, nicht näher bestimmbarer Vogel beobachtet, der im Rüttelflug sich einige Sekunden seitlich der Blüten haltend, illegitim von außen in Richtung Nektarien vordrang.

Über den Bestäubungsmodus der „Strandlinde“ finden sich in der Literatur jahrzehntealte fehlerhafte Angaben. Für WERTH (1915; zit. in PORSCH, 1939: 62) waren die „glockenförmigen, lebhaft gefärbten“ Blüten ornithophil. Dieser Irrtum taucht wieder auf bei PORSCH (1924: 610; 1929: 213) und KNOLL (1931: 905; 1956: 146) und wird auch später von WERTH (1956: 133, Abb. 36) nicht korrigiert. Es wurden wohl Blumenvögel direkt beim Besuch beobachtet (siehe auch DECKER, 1934: 69); das allein kann aber kein absolutes Kriterium sein, um auf Ornithophilie zu schließen, denn sonst wären z. B. beinahe alle mir bekannten nektarhaltigen brasilianischen Blüten ornithophil. Ist der Nektar nur irgendwie zugänglich, erhalten sie nämlich früher oder später Besuch durch Kolibris. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen hingegen, daß die Blüten von *H. tiliaceus* melittophil sind. Regelmäßig kommen große Hymenopteren auf Besuch, suchen den Nektar auf und bestäuben dabei. Die Blüten sind gar nicht so „lebhaft gefärbt“, wie WERTH angibt, sondern haben ausgesprochene Bienenfarben, und auch das dunkelbraune Saftmal ist ein Zeichen für Bienenblütigkeit. Der leichte Blütenduft ist ein weiteres Merkmal, das für Melittophilie und gegen Vogelblütigkeit (Duftlosigkeit!) spricht.

***H. henningsianus* GÜRCKE.** In feuchten Niederungen oder an Bachrändern wächst diese strauchige, 2—3 m hohe Art. Sie wurde in der Serra do Roncador im Staat Mato Grosso, in zwei etwa 50 km voneinander entfernten Populationen beobachtet (Mai 1968). Außer dem Bestäubungsgeschehen wurde auch die Funktion der extranuptialen Nektarien untersucht.

Die etwa 7 cm langen, nur wenig süßlich riechenden Blüten beherbergen in den zu einer Röhre zusammengedrehten, rosafarbenen (14 D 8) Petalen eine 4 cm lange Geschlechtssäule mit kräftiger, zur

Basis hin stärker werdender Kolumna; an der ganzen Länge der Kolumna biegen die Träger der Antheren aus.

Besucher und Bestäuber der Blüten sind Bienen (11-25568, 21-27568). Sie dringen durch die Blütenröhre zu den Nektarien vor, bürsten dabei mit ihrer ventralen oder dorsalen Seite den Pollen von den Staubgefäßen ab und kommen beim Einkriechen in eine Blüte meist direkt mit der Narbe in Kontakt. Eingebutelte und mit eigenem Pollen bestäubte Blüten erbrachten keinen Fruchtsatz, so daß die Art ein selbstinkompatibler Fremdbestäuber sein dürfte. Gegen Ende der Anthese, beim Abblühen drehen sich die Kronen am Ende schraubig ein, umhüllen dabei die Narbe und fremder Pollen, der von einkriechenden Insekten nicht an der Narbe, sondern nur an der Innenseite der Blütenröhre abgestreift worden war, kommt jetzt durch das Zusammendrehen der Krone in Kontakt mit der Narbe. Dieses Geschehen könnte noch zu einer Fremdbestäubung führen, falls die Narbe bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht mit fremdem Pollen belegt war. Außer Bienen waren weitere Besucher zu beobachten: Käfer (*Bruchidae*; *Nitidulidae*, *Cillaeus* spec.), die Pollen fraßen, und Fliegen (*Drosophilidae*), die Nektar saugten. Sie sind sicherlich nicht so effektvolle Bestäuber wie die Bienen.

Beobachtungen über die Funktion sogenannter extranuptialer Nektarien führten zu dem Problem Ameisenpflanzen und Ameisenschutz. Im floralen Bereich münden 5 warzenförmige Nektardrüsen an der Außenseite des Kelches, und an den Laubblättern befindet sich je ein Nektarium an der Unterseite der Blattspreite an der Basis des Mittelnervs. (Eine systematische Übersicht über die extranuptialen Nektarien der Malvaceen findet sich bei JANDA, 1937.) Auch die Nektarien am Kelch sind ohne Einfluß auf das Bestäubungsgeschehen, da sie keine Besucher in das Blüteninnere locken.

So wie die nuptialen scheiden auch die extranuptialen Nektarien Kohlehydrate aus, die von Insekten ausgebeutet werden. Sind diese Insekten zum Beispiel Ameisen, so können sie als Schutzarmee für die Pflanze wirksam sein, indem sie ihre Futterquellen verteidigen und anfliegende oder aufkletternde Schadinsekten angreifen und vertreiben. Solche ökologisch bedeutsamen Assoziationen zwischen Ameisen und Pflanzen sind besonders in den Tropen häufig zu beobachten. Diese Wechselbeziehungen wurden allerdings durch nicht sehr glückliche Untersuchungen und wenig stichhaltige Argumente als biologisch und ökologisch unbedeutend erklärt, so daß die „Ameisenschutztheorie“ vielfach überhaupt als in toto unrichtig verworfen wurde. Im folgenden Kapitel soll darüber kurz berichtet werden.

*Hibiscus henningianus* wurde in zwei unterschiedlichen Biotopen untersucht. Das erste Biotop befand sich in der Nähe des Hauptlagers

der britischen Expedition in einem beinahe unberührten Gebiet. Die Pflanzen standen in einer lockeren, durchmischten Population in einem kleinen Sumpf an einem Bachrand. In diesem natürlichen Biotop mit biologischem Gleichgewicht hielten sich Ameisen (*Camponotus* spec.) auf den Pflanzen auf, die die Nektarien an den Blättern (Abb. 22) und Blütenkelchen (Abb. 23) aufsuchten. Es war auch zu sehen, daß Indi-



Abb. 22. *Hibiscus henningsianus*, Ameise (*Camponotus* spec.)  
an Blattnektarium

viduen, die den Nektar ausbeuteten, diesen an andere Individuen zum Abtransport weitergaben (Abb. 23). Bei Berühren der Pflanze oder auch nur Annäherung nahmen die Tiere eine Drohhaltung ein, stellten sich auf und krümmten dabei ihren Hinterleib durch die Beine nach vorne. Die Ameisen üben so eine Schutzfunktion aus, da jedes ankommende Tier, das nicht wie die Blütenbesucher direkt das Blüteninnere anfliegt, energisch angegriffen wird. Diese Schutzfunktion erstreckt sich auf den vegetativen und floralen Bereich. Während der Entwicklung des Blattes vom Aufgehen bis zum Abfallen produziert die Drüse Nektar. Die Kelchnektarien sind bereits an Blüten im Knospenstadium aktiv, produzieren Nektar während der Anthese und setzen die Produktion sogar noch fort, wenn sich die Früchte entwickeln (Abb. 24).





Abb. 23. *Hibiscus henningsianus*, Ameisen an den Kelchnektarien. Ein Individuum übergibt den ausgebeuteten Nektar an ein anderes zum Abtransport



Abb. 24. *Hibiscus henningsianus*, Ameise beim Ausbeuten des Nektars an Kelchnektarien einer reifenden Frucht

Die zweite Population wurde etwa 50 km weiter südlich, ebenfalls in der Serra do Roncador untersucht. Durch eine neue Straße, die unmittelbar vorbeiführte, war das Biotop stark verändert und das biologische Gleichgewicht gestört. Die aggressiven Ameisen fehlten. Ihren Platz nahmen kleine nektarsaugende Bienen (*Meliponinae*) ein, die nur die leicht zugänglichen extranuptialen Nektarien ausbeuteten und nicht in die Blüten eindrangen. Alle Pflanzen dieser Population waren mit Raupen besetzt und hatten stark angefressene Blätter. Im natürlichen Biotop hat sich eine sehr wirkungsvolle Wechselbeziehung zwischen Ameisen und *Hibiscus* herausgebildet, die den Ameisen Nahrung und *Hibiscus henningsianus* Schutz bietet. Im gestörten Biotop wurde die Pflanze auf Grund der fehlenden Ameisenpatrouillen stark geschädigt.

### Extranuptiale Nektarien und Ameisen

Die beinahe hundert Jahre alten Meinungsverschiedenheiten hinsichtlich der Funktion extranuptialer Nektarien scheinen noch immer nicht beseitigt zu sein. Vielfach wurden und werden recht extreme und konträre Standpunkte eingenommen; eine vermittelnde Position dürfte der tatsächlichen Funktion aber am gerechtesten werden.

Schon lange sind die extrafloralen Nektarien an Blütenpflanzen bekannt und man stellte sie den in der Blüte befindlichen floralen gegenüber. Sobald man aber entdeckte, daß auch die Laubblätter von Farnen Nektardrüsen aufweisen und auch viele Blütenpflanzen an der Außenseite der Kelche Nektarien tragen, wurde es deutlich, daß die bis jetzt benutzte Terminologie den wirklichen Gegebenheiten nicht mehr gerecht wurde. DELPINO ersetzte die Bezeichnungen floral und extrafloral durch die entsprechenderen nuptial (unmittelbar der Bestäubung dienlich) und extranuptial (nicht unmittelbar der Bestäubung dienlich).

Man rätselte über die Funktion dieser extranuptialen Nektarien, beobachtete, und stellte Theorien auf. Dabei war es nicht verwunderlich, daß man in dem vom teleologischen Nützlichkeitsdenken geprägten vergangenen Jahrhundert zuerst an eine besondere ökologische Funktion dachte. Drei biologische Theorien über die Funktion dieser extranuptialen Nektarien sind entwickelt worden. Die Ersatzhypothese von TREVIRANUS (1838), die besagt, daß Pflanzen ohne nuptiale Nektarien außerhalb der Blüten Drüsen ausgebildet haben, um, wenn auch auf Umwegen, Insekten anzulocken, mußte nach vermehrter Kenntnis der extranuptialen Nektarien bald aufgegeben werden. Mit allgemeiner Begeisterung wurde hingegen die Ameisenschutztheorie von BELT-DELPINO (1874, 1886) aufgenommen. Alle extranuptialen

Nektarien sollen den alleinigen Zweck haben, gewisse Pflanzen-Arten unter den unmittelbaren Schutz und die Verteidigung von Ameisen zu stellen. KERNER (1876) wiederum, sah in den Nektar ausscheidenden Laubblattdrüsen ein Schutzmittel der Blüte gegen unwillkommene aufkriechende Ameisen. Seine Ablenkungshypothese fand allerdings keinen großen Anklang und wurde bald durch Versuche widerlegt.

Daß die Ameisenschutztheorie in alleiniger und einseitiger Anwendung nicht richtig ist, hat HUTH (1887) bereits ganz klar erkannt. DELPINO hätte aber insofern recht, „. . . daß die Anwesenheit der Ameisen am Stengel oder Stamme der Pflanze denselben einen großen Schutz besonders gegen Raupenfraß gewährt, und daß dieser Schutz den Pflanzen nur dann dauernd gesichert ist, wenn Nektarien durch ihre Honigabsonderungen jene Kerfe anlocken und zurückhalten“ (HUTH, 1887: 14).

Durch die angeblich „unvoreingenommenen“ Beobachtungen von NIEUWENHUIS VON UEXKÜLL (1907) im botanischen Garten von Buitenzorg schien auch die Ameisenschutztheorie entkräftigt. Die Ameisen, die an den extranuptialen Nektarien naschten, gewährten den Pflanzen nicht den geringsten Schutz. Mit ihren umfangreichen Untersuchungen leitete NIEUWENHUIS VON UEXKÜLL eine neue Ära ein. Im einzelnen zweifelte man wohl noch etwas an den allzu klaren Befunden von NIEUWENHUIS VON UEXKÜLL (KOERNICKE, 1918), aber dann führte man neue Untersuchungen, besonders in nichttropischen Gegenden durch (z. B. SPRINGENSGUTH, 1935), kam zu dem Schluß, daß die extranuptialen Nektarien ökologisch völlig bedeutungslos seien und versuchte von nun an, ihre Funktion rein physiologisch zu erklären. Dabei zeigte es sich, daß Nektarien nicht nur Ventile, sondern echte Drüsen sind, die stickstoffärmeren Phloemsaft ausscheiden und auch aus dem bereits ausgeschiedenen Nektar Stoffe rückresorbieren können (FREY-WYSSLING, 1933; 1935; FREY-WYSSLING und AGTHE, 1950; FREY-WYSSLING, ZIMMERMANN und MAURIZIO, 1954; LÜTTGE, 1961). Wie weit man vielfach von ökologischen Interpretationen hinsichtlich einer Funktion extranuptialer Nektarien abgekommen ist, zeigt folgende Feststellung: „Die Bedeutung oder die Funktion der extranuptialen Nektarien ist nicht in einer Umweltbeziehung zu suchen, sondern liegt im Stoffwechselgeschehen der Pflanze selbst“ (SCHREMMER, 1969: 206).

Ob die Ameisenschutztheorie aber in vielen Fällen gültig ist oder nicht, wird kaum in Gegenden mit gemäßigttem Klima und wahrscheinlich selbst in tropischen botanischen Gärten nicht zu lösen sein. VAN DER PIJL (1955) hat in seinen „Remarks on Myrmecophytes“ mit zahlreichen Beispielen gezeigt, wie sehr Ameisen die Pflanzen der Tropen beeinflussen. Extranuptiale Nektarien, die primär vielleicht

nur der Ausscheidung von Stoffwechselprodukten dienen, können sekundär für die Pflanze ökologisch bedeutsam werden.

Bei *Hibiscus henningsianus* (vgl. S. 470) waren im natürlichen, ungestörten Biotop spezifische Ameisen die Schutztruppe, die alle anderen anfliegenden, nicht unmittelbar bestäubenden Insekten angriffen und vertrieben. Die Pflanze produzierte im vegetativen und blühenden Zustand Nektar, der von den Ameisen ausgebeutet wurde. Die Schutzfunktion erstreckt sich vielleicht auch auf die Nachtstunden. Jede leichte Veränderung des Biotops kann den Mutualismus von Pflanze und Ameisen unterbrechen. Das war offensichtlich in der zweiten Population durch die neu aufgebrochene Straße geschehen. Die aggressiven Ameisen fehlten. Andere Insekten flogen die extranuptialen Nektarien von *H. henningsianus* ungestört an. Für die Pflanze harmlose Bienen nahmen Nektar auf. Die zahlreichen Blattgewebe fressenden Raupen hingegen bewiesen, daß auch Schmetterlinge angefliegen waren und ihre Eier an den Blättern abgelegt hatten. An Pflanzen im ungestörten Biotop sind diese Schadinsekten von den Ameisen wirkungsvoll abgewehrt worden.

Fester und weniger von äußeren Einflüssen abhängig werden die Beziehungen von Pflanzen und Ameisen erst dann, wenn die Ameisen sich in der Pflanze selbst einsiedeln. In den Tropen gibt es zahlreiche Beispiele für Ameisen-bewohnte Pflanzen. In den hohlen Stämmen von *Cecropia* halten sich *Azteca*-Arten auf. Bei *Tococa* (*Melastomataceae*) leben Ameisen in aufgeblasenen hohlen Blattstielen. JANZEN (1966, 1967) hat in einer umfangreichen, brillanten Studie die engen Wechselbeziehungen zwischen *Acacia cornigera* und *Pseudomyrmex ferruginea* im tropischen Zentralamerika und in Mexiko beschrieben. *Pseudomyrmex* nistet in den aufgetriebenen Nebenblattdornen und ernährt sich von BELTSchen Körpern an den Spitzen der Fiederblättchen sowie Nektar aus extranuptialen Nektarien. Die auf der Pflanze lebenden und von ihr ernährten Ameisen halten *Acacia cornigera* frei von Schadinsekten und Nagetieren. Auch beschattende Vegetation und aufkletternde windende Pflanzen werden von den Tieren abgeschnitten, so daß ein für beide Teile vorteilhaftes optimales Wachstum von *Acacia* gegeben ist. Entfernt man aber die Ameisen von der Pflanze, dann wird sie sofort von Schadinsekten befallen. Sehr bemerkenswert ist auch, daß bestimmte, in vielen *Acacia*-Arten auftretende, bitter schmeckende, sekundäre Inhaltsstoffe bei *A. cornigera* und anderen „Ameisen-Akazien“ fehlen.

“Many of the characteristics of plants, such as spines, pubescence, nutrient-poor sap, and so-called ‘secondary plant substances’ have evolved in large part in response to selection pressures created by herbivores. The chemicals seem to be especially important, serving

as both repellents and pesticides" (EHRlich, 1970: 1—2). Sobald Ameisen dauernd die Abwehrfunktion übernehmen, baut die Pflanze die eigene chemische Abwehr ab. Wird die Wechselbeziehung dann gestört, zeigt sich die Schutzlosigkeit der Pflanze. Ohne Ameisen wird *A. cornigera* von Insekten überfallen, von Nagetieren beschädigt, von der umgebenden Vegetation überwachsen und von Schlingpflanzen erstickt. Sie kommt nicht mehr zur Reproduktion und geht zugrunde (siehe JANZEN).

Auch *Hibiscus henningsianus* (S. 472) zeigt schwach ausgebildete chemische Abwehrkraft. Die Pflanze schützt sich durch ihre spezifischen Ameisen, ohne diese ist sie den Angriffen von Schadinsekten ausgesetzt. Dieser Mutualismus scheint sich also auch co-evolutiv unter Abbau chemischer Stoffe seitens der Pflanze entwickelt zu haben. Die Nektarien produzieren ohne Unterbrechung, sowohl im vegetativen als auch im floralen Bereich, eine Eigenschaft, die sich wahrscheinlich erst selektiv durch die sich allmählich mehr und mehr intensivierenden Beziehungen herausgebildet und so zu einem dauernden Schutz der Pflanze geführt hat. Aus den Tropen kennt man etliche Fälle von länger produzierenden, wahrscheinlich bereits spezifisch ökologisch funktionierenden extranuptialen Nektarien (siehe VAN DER PIJL, 1955). Im übrigen ist man sonst der Auffassung, daß extranuptiale Nektarien nur während oder kurz nach Abschluß der Wachstumsphase des sie tragenden Organs Nektar produzieren (vgl. FREY-WYSSLING, 1933, 1935; SCHREMMER, 1969).

*Urena lobata* (S. 457) müßte in ihrer Heimat in ursprünglicher Vegetation untersucht werden. Die Bienen, Wespen, Hummeln und Fliegen, die sich an der Pflanze am Ruderalplatz aufhielten, sind wohl nicht die ursprünglichen Besucher der extranuptialen Nektarien.

Untersuchungen in botanischen Gärten oder sekundärer Vegetation, wie sie NIEUWENHUIS VON UEXKÜLL u. a. durchführten, können nur skeptisch aufgenommen werden, besonders wenn auf Grund derartiger Beobachtungen versucht wird, extranuptialen Nektarien jegliche ökologische Funktion abzusprechen. "It is high time that the idea of general protection through attracted ants is given up. On the other hand, a specific protection can often be demonstrated" (VAN DER PIJL, 1955: 194).

### Die Blütenbiologie der Malvaceen

Anschließend an die eigenen Beobachtungen sollen nun in einem größeren Rahmen Daten über die Blütenbiologie der Familie *Malvaceae* systematisch zusammengestellt werden.

Vorerst erscheint es mir aber notwendig, eine von den bisherigen Vorstellungen verschiedene, wahrscheinlich natürlichere Gliede-

zung der Malvaceen vorzuschlagen. SCHUMANN (1895), dessen System auch von MELCHIOR (1964) übernommen wurde, unterteilte die Familie in die Triben *Malopeae*, *Malveae*, *Ureneae* und *Hibisceae*. HUTCHINSON (1968), gestützt auf KEARNEY, beläßt ebenfalls *Malopeae* als ursprünglichste Tribus.

Die *Malopeae* werden insofern allgemein als die primitivste Gruppe angesehen, weil sie auf einer konvexen Blütenachse zwei oder mehrere Wirtel von superponierten, oder wie HUTCHINSON (1968: 538) behauptet, „spirally arranged“ Karpellen tragen. Diese angeblich schraubige Stellung der Karpelle ist aber hier keineswegs ursprünglich (Polykarpie wie in der Subklasse *Magnoliidae* tritt bei den Malvaceen nicht mehr auf), sondern als Pleiomerie bzw. sekundäre Vermehrung ein abgeleitetes Merkmal. Eine Anzahl von Malvaceen-Gattungen, wie *Abutilon*, *Malvastrum*, *Hibiscus*, *Goethea*, *Urena*, *Sida* u. a., zeigen noch den ursprünglichen isomeren Fruchtblattwirtel mit 5 Karpellen. Pleiomerie im Fruchtblattbereich tritt aber bei zahlreichen (auch bei Arten der oben genannten) Gattungen auf, die dazukommenden Karpelle erscheinen dann in den primären Fruchtblattwirtel „eingeschoben“. Außer dieser Vermehrung der Karpelle in einem Wirtel kommt es bei den *Malopeae* auch noch zu einer Vermehrung der Fruchtblattwirtel selbst. *Malopeae*, die zwei oder mehrere 10zählige Fruchtblattwirtel besitzen, weisen also Pleiomerie in horizontaler und vertikaler Richtung auf; das Resultat sind mehrere Wirtel übereinanderstehender Karpelle. Die Teilfrüchte sind nicht schraubig gestellt, wie HUTCHINSON angibt, sondern stehen etagenweise übereinander, sind superponiert, „... wobei man namentlich in jugendlichen Zuständen deutlich gesonderte Längsreihen unterscheiden kann, welche, wie es scheint, immer epipetale Stellung besitzen“ (SCHUMANN, 1895: 32; vgl. auch VAN HEEL, 1966: 185—194). Beim Fruchtwachstum erst werden einzelne Karpelle aus räumlichen Gründen aus den Längsreihen herausgedrückt, so daß die Frucht „... ohne sichtbare Ordnung ein kugelförmiges Köpfchen“ (SCHUMANN, 1895: 34) mit entfernt schraubenähnlicher Anordnung der Karpelle darstellt. Auch die verlängerte Blütenachse der *Malopeae* dürfte daher nicht auf Ursprünglichkeit hinweisen, sondern wurde wohl erst im Zusammenhang mit der vertikalen Pleiomerie entwickelt. Hinsichtlich des Fruchtbaues scheinen mir die *Malopeae* also die stärkst abgeleitete Tribus der Familie zu sein. Auch die krautige Wuchsform der meisten Arten spricht für diese Annahme.

In jüngerer Zeit hat FRYXELL (1968) der Tribus *Gossypieae* neuerlich Rang gegeben, wobei einige Gattungen aus den früheren *Hibisceae* abgetrennt wurden. Die *Gossypieae* unterscheiden sich von den *Hibisceae* und allen anderen Malvaceen vor allem durch wenig differenzierte Embryonen und durch die Fähigkeit, in bereits am Embryo

auftretenden Pigment-Drüsen das Sesquiterpen-ähnliche Pigment Gossypol zu synthetisieren. Mit dieser Neuklassifizierung scheinen auch die Grenzen zwischen den Familien Malvaceen und Bombacaceen klarer zu werden. So wurde z. B. die früher zu den Bombacaceen gezählte Gattung *Hamea* als Vertreter der *Gossypieae* wieder in die Malvaceen gestellt. Bei dieser Neubegrenzung der Familien kamen auch Chromosomenstudien sehr zu Hilfe. Bei Malvaceen ergaben die Zählungen nämlich vielfach die n-Zahlen 5, 6, 7 und ihr Vielfaches, während bei den Bombacaceen, einer alten paläopolyploiden Gruppe, die Chromosomenzahl  $n = 36$  vorherrscht. Jedenfalls stehen die *Gossypieae* auch hinsichtlich der Chromosomenzahl den Malvaceen näher als den Bombacaceen. FRYXELL betonte aber bereits, daß es möglich wäre, die *Gossypieae* in Zukunft vielleicht als eine von den Malvaceen gesonderte Familie zu behandeln. "The *Gossypieae* are retained for the present, in the *Malvaceae*. It is felt, however, that by focusing attention on the distinctiveness of the *Gossypieae*, directing attention to the chemotaxonomic trait of the gossypol synthesis, and redirecting attention to the characters of the embryo, useful solutions to these taxonomic problems can be successfully achieved" (FRYXELL, 1968: 307).

In Anklang an MELCHIOR (1964), FRYXELL (1968) und meine oben ausgeführten Vorstellungen hinsichtlich der *Malopeae* wären die Malvaceen daher folgendermaßen zu gliedern:

- Tribus 1. *Malveae*
- Tribus 2. *Ureneae*
- Tribus 3. *Hibisceae*
- Tribus 4. *Gossypieae*
- Tribus 5. *Malopeae*

Die Gattungen werden in der von HUTCHINSON (1968) vorgeschlagenen Folge gereiht. Innerhalb der Gattungen bespreche ich die Arten vorerst meist in alphabetischer Anordnung. Die Pflanzennamen werden den Quellen entsprechend jeweils mit oder ohne Autoren zitiert. War mir der zur Zeit gültige Name einer Pflanze bekannt, gab ich ihm immer Priorität, setzte aber den jeweiligen in der Literatur mitgeteilten ungültigen Namen in Klammer bei.

Vom Tribus 1. *Malveae* sind aus der Subtribus 2. *Abutilinae* die Gattungen *Abutilon*, *Bakeridesia* und *Sphaeralcea* zu besprechen. Über die Subtribus 1. *Corynabutilinae* sind mir keine blütenbiologischen Angaben bekannt.

Das Areal von *Abutilon*, der größten Gattung der Familie, erstreckt sich über die tropischen und subtropischen Gebiete der Neuen und Alten Welt. „Die Blüteneinrichtung von *Abutilon* bildet nach DELPINO einen für die Tropenflora charakteristischen, ornithophilen Typus,

der durch hängende, honigreiche Blüten mit weniger oder gar nicht hervorragender, centraler Säule gekennzeichnet ist“ (KNUTH, 1904: 471). F. MÜLLER (1873) führte im südbrasilianischen Staat Santa Catarina zahlreiche Bestäubungsversuche an *Abutilon*-Arten durch und zeigte, daß alle dortigen Arten selbststeril sind. Fremdbestäubung vermittelten Kolibris. *A. indicum* (L.) SWEET (= *A. albidum*) mit gelben Kronen wurde in Südafrika von Honigbienen besucht, die Fremd- und Selbstbestäubung herbeiführten (KNUTH, 1904: 474—475). Die Anthese der Blüten dauert von 14.00 (15.00) Uhr bis etwa 20.00 Uhr (BURKILL, 1916: 259). *A. hirtum* (LAMK) SWEET öffnete nach BURKILL (1916: 259) seine Blüten um etwa 10.00—11.00 Uhr und schloß sie in der Abenddämmerung wieder. Die gelben Blüten des peruianischen Strauches *A. arboreum* (L. f.) SWEET zeigen starke UV-Reflexion. Eine UV-freie Zone beschränkt sich auf die Basis der Krone, von der ebenfalls reflexionslose Adern ausstrahlen (KUGLER, 1966: 58). Damit gibt sich *A. arboreum* als wahrscheinlich melittophil zu erkennen. Auch *A. theophrasti* MEDICUS (= *A. avicennae* GAERTN.), eine aus dem Mittelmeergebiet stammende Adventivpflanze temperierter und subtropischer Gebiete, ist entomophil. Die gelben Blüten des einjährigen Halbstrauches sind unter den großen Blättern versteckt und fallen deshalb wenig in das Auge. Auch wenn der Insektenbesuch (nach ROBERTSON waren es in Illinois Apiden, Falter und Dipteren) ausbleibt, tritt spontane Autogamie ein (KNUTH, 1904: 474). Der baumförmige *A. bedfordianum* (HOOK.) ST. HILL. wächst in Wäldern in Brasilien. Seine var. *discolor* SCHUM. & NAUD., die im März bei 1900 m Höhe in den Wäldern der brasilianischen Itatiaia-Berge blühte, hat schmutzigrötlichweiße Blüten mit Kohlgeruch. Einige Blüten wiesen an den Petalen-Rückseiten Krallenspuren auf (VOGEL, 1969: 194), wie sie für Fledermaus-besuchte Blüten charakteristisch sind. Die Hauptart von *A. bedfordianum* blüht orangerot und wird eifrig von Kolibris aufgesucht (DECKER, 1934: 69). „Die vergleichsweise primitive Glockenform der Ornithophilen dieser Gruppe, die dem im Flug saugenden Kolibri eine „Umwanderungs-Einrichtung“ mit peritriber Pollination und 5 separaten Nektarzugängen darbieten, begünstigt vielleicht die Transmutation zu Chiropterophilen des campanulaten Typs“ (VOGEL, S. 196). *A. darwini* HOOK. f. mit orangeroten duftlosen Blüten ist zweifelsohne ornithophil (KNUTH, 1904: 471—473; PORSCH, 1929: 212; 1939: 62; DECKER, 1934: 69; WERTH, 1956: 144; VOGEL, 1969: 194). Die Art ist normalerweise selbststeril, vermag aber, wie DARWIN an aus Samen in Glashäusern gezogenen Pflanzen zeigen konnte, spontan selbstfertil zu werden (KNUTH, 1904: 473). Auf den Galapagos-Inseln besucht *Xylocopa darwini* die Blüten von *A. depauperatum* (LINSLEY et al., 1966: 12). Rote Kelche, die mit den gelben Kronen kontrastieren sind beim brasi-



lianischen *A. megapotamicum* (SPR.) ST. HIL. et HAUD Ausdruck von Ornithophilie (PORSCH, 1929: 212; DECKER, 1934: 69; PERCIVAL, 1965: 166—167; VOGEL, 1969: 196); Pollen und Blüten sind hier geruchlos (VON AUFSSESS, 1960: 485). Vogelblumen besitzt auch der peruanische *A. reflexum* (JUSS.) SW. (VOGEL, 1969: 196). VOGEL (1969: 194—196) stellte im brasilianischen Orgelgebirge für den strauchartigen *A. regnellii* MIQ. Chiropterophilie fest: Steife Blütenstiele, ein mächtig entwickelter Kelchboden, trübviolette Färbung und deutlich kohlarziger Geruch. In der Serra da Bocaina traf er auf einen möglicherweise ornithophilen Ökotyp derselben Art mit lachsroten, hängenden, weniger stark nach Kohl riechenden Blüten. Der zentralamerikanische *A. striatum* mit ziegelroten bis lachsfarbenen Kronen ist ornithophil (MÜLLER, F., 1873: 31—33; WERTH, 1956: 144; VOGEL, 1954: 149; KNUTH, 1904: 473—474). In Java beging *Aethopyga eximia* (HORSF.) an diesen Blüten Nektarraub (VAN DER PIJL, 1937: 23), wobei der Vogel mit dem Kopf nach unten hängend, den Schnabel von außen zwischen die Petalen steckte. Selbst Kolibris kommen vielfach illegitim zu den Blüten (MÜLLER, F., 1873: 31—32). Auch ein Schwarm von *Melipona*-Bienen besuchte die Blüten (MÜLLER, F., 1873: 32); sie bissen ähnlich wie bei *Bakeridesia paulistana* Löcher in die Kelche und nahmen den Nektar auf. Diese Löcher wurden auch von großen Hummeln benutzt, um zum Nektar vorzustoßen. In Chile sah JOHOW *A. venosum* und *A. striatum* häufig von Kolibris (*Eustephanus galeritus* MOL.) besucht (KNUTH, 1904: 474).

*Bakeridesia paulistana* KRAPOV. ist, wie weiter oben ausgeführt wurde, eine Ornithophile. In den Ostanden Boliviens traf VOGEL (1969: 193—194) eine noch unbeschriebene gelbblühende Sippe dieser Gattung als 8 m hohen Baum, mit deutlich chiropterophilen Merkmalen: Steifer langer Blütenstiel, Blüten auf waagrecht Achse exponiert, vergrößerter Kelch und damit vergrößerte Sekretionszone, zygomorphe Kronen, breite Nektarzugänge und kräftiger Kohlgeruch.

Eine große Anzahl von Arten der Bienengattung *Diadasia* ist in Nordamerika mit Malvaceen, im besonderen mit Arten der Gattung *Sphaeralcea* assoziiert (LINSLEY and MACSWAIN, 1958: 220—221). Auch *Melissodes*-Arten besuchen *Sphaeralcea* (BUTLER et al., 1960: 7). Die Blüten der mexikanischen *Sphaeralcea angustifolia* sah COCKERELL in New Mexiko von mehreren Arten der Bienengattung *Perdita* bestäubt (KNUTH, 1904: 475).

Aus dem Subtribus 3. der *Malveae*, *Malvinae* liegen Beobachtungen über *Hoheria*, *Plagianthus*, *Napaea*, *Malva*, *Sidalcea* und *Althaea* vor.

Die in Neuseeland einheimische *Hoheria populnea* A. CUNN. hat reinweiße, duft- und nektarlose Zwitterblüten (siehe KNUTH, 1904: 477).

Ebenfalls neuseeländisch ist *Plagianthus* mit nur zwei Arten. *P. betulinus* A. CUNN. ist diözisch. Die männlichen Blüten bilden dichte

Rispen und sind weiß-gelblich; die weiblichen Blütenstände sind lockerer, ihre Einzelblüten grünlich. Beide Blüten duften stark und erzeugen Nektar (KNUTH, 1904: 476). *P. divaricatus* J. R. & G. FORST. trägt nach THOMSON (siehe KNUTH, 1904: 476) kleine, stark duftende, aber kaum nektarhaltige Blüten mit ebenfalls diözischer Verteilung; die männlichen Blüten sind zahlreicher und dadurch auffälliger als die weiblichen.

In der monotypischen nordamerikanischen Gattung *Napaea* wird die Bestäubung der diözischen *N. dioica* L. nach FOERSTE (siehe KNUTH, 1904: 476) durch eine Vespide vermittelt.

Die etwa 100 Arten der krautigen oder halbstrauchigen Malven sind in temperierten und subtropischen Gebieten der Alten Welt heimisch (VAN BOSSUM WAALKES, 1966: 149). *Malva alcea* L. breitet ihre 4 cm Durchmesser großen rosa Kronen weit aus und erhält zahlreichen Besuch durch Apiden. Durch ein späteres Hinunterbiegen der Antheren werden die empfängnisbereiten Narben entblößt und Selbstbestäubung verhindert (MÜLLER, H., 1873: 172). Die rosa Blüten von *M. moschata* L. zeigen kontrastreiche UV-freie purpurne Adern (KUGLER, 1966: 59; 1970: 219). Die Blüten sind wie die der anderen Arten protandrisch. Nach dem Verblühen der Staubgefäße krümmen sich die Träger der Antheren nach unten, die Narben bleiben über denselben ausgebreitet; Selbstbestäubung erfolgt anscheinend nicht. Besucher waren Hymenopteren, Dipteren und Lepidopteren (MÜLLER, H., 1873: 173). *M. parviflora* L. aus dem Mittelmeerraum ist fakultativ kleistogam (UPHOF, zit. in FRYXELL, 1963: 83). *M. rotundifolia* L. und *M. silvestris* L. sind, wenn sie an denselben Standorten wachsen, zwei konkurrierende Arten. *M. rotundifolia* ist genügsam, wächst auch auf ärmeren Böden, blüht um eine oder mehrere Wochen früher und ist ein regelmäßiger Selbstbestäuber. *M. silvestris* dagegen hat viel wirksamere Anlockungsmittel für Insekten (MÜLLER, H., 1873: 171). *M. rotundifolia* wird spärlich oder gar nicht von Insekten (Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren) bestäubt (MÜLLER, H., 1873: 171—172; KNUTH, 1904: 475), die Pflanze setzt aber trotzdem reichlich Früchte an. Wie viel wirksamer *M. silvestris*, mit größeren und lebhafter gefärbten Blüten als *M. rotundifolia*, Insekten anlockt, kann aus der von H. MÜLLER (S. 172) angeführten umfangreichen Besucherliste ersehen werden. Nach diesem Autor krümmen sich die stielartigen Träger der Antheren nach unten, ehe die Narbe zur Entfaltung kommt, so daß Selbstbestäubung unmöglich wird. Die purpurnen, bienenvioletten Petalen weisen ein UV-freies andersfarbiges Grundmal und UV-freie dunklere Strichmale auf (KUGLER, 1963: 298; 1970: 219).

Blütenbiologisch einheitlich scheinen auch die beiden letzten zu besprechenden Gattungen der Subtribus *Malvinae*, *Sidalcea* und *Al-*

*thaea* zu sein. Von der nordamerikanischen Gattung *Sidalcea* beobachtete MERRIT (zit. in KNUTH, 1904: 475—476) in Kalifornien *S. malviflora* (D. C.) A. GRAY und *S. pedata* A. GRAY. Bei beiden Arten treten bisweilen Individuen mit rein weiblichen Blüten auf; diese eingeschlechtlichen Blüten sind etwa um die Hälfte kleiner als die Zwitterblüten. Beide Sippen sind protandrisch. Autogamie erscheint ausgeschlossen. Zu Blüten von *S. malviflora* kamen Honigbienen, sowie *Podalirius* spec. und *Bombus californicus*, zu denen von *S. pedata* (weibliche Form) nur *B. californicus*.

„Violette Blüten mit für uns unsichtbarem Saftmal bietet *Althaea officinalis* L. Sie reflektieren das UV im äußeren Bereich der Blumenblätter, sind daher „bienenviolett“ mit „bienenblauem“ (UV-freiem) Saftmal“ (VON FRISCH, 1965: 499). Bei Triest untersuchte FRISCH (1913: 33—35) *A. cannabina* L. Die schwach protandrischen Blüten sind durch ihre stark pfirsichblütenfarbenen Kronblätter sehr auffallend. Etwas dunkler erscheinen die Kronblattnägel. „Ob wirklich, wie FALQUI meint, die Autogamie bei *Althaea cannabina* den normalen Fall darstellt, könnte wohl nur auf experimentellem Wege bewiesen werden. Beobachtungen über Insektenbesuch liegen bisher nur von Löw vor, der im Botanischen Garten von Berlin zwei *Eristalis*-Arten und die Honigbiene, jedoch nur Pollen fressend, beziehungsweise Pollen sammelnd, notiert hat“ (S. 34—35).

Subtribus 4. der *Malveae*, die *Sidinae*, sind mit den Gattungen *Sida*, *Malvastrum*, *Anoda* und *Nototriche* in der blütenbiologischen Literatur repräsentiert.

Einige Arten der überaus großen Gattung *Sida* wurden bereits im speziellen Teil besprochen. *S. hederacea* erhielt in Arizona Besuch durch *Melissodes tepida* (BUTLER et al., 1960: 7). Auf Galapagos wurden 22 *Xylocopa darwini*-Weibchen beim Besuch auf *S. paniculata*-Blüten beobachtet. 16 Individuen nahmen Nektar und nur 6 sammelten Pollen (LINSLEY et al., 1966: 7). Das pantropische Unkraut *S. spinosa* L. besitzt kleine gelbe Blüten, die sich in Indien um etwa 11.00 Uhr öffnen (BURKILL, 1916: 258). Die Narben nehmen Pollen aus den geöffneten Antheren auf, doch können sie im Falle frühzeitigen Insektenbesuchs (in Illinois nach ROBERTSON sind die Besucher Apiden und Falter) wirkungsvoll mit fremdem Pollen belegt werden. Später biegen sich die Griffel mit den Narben zwischen die Antheren, so daß Autogamie völlig gesichert ist (KNUTH, 1904: 476—477). *S. spinosa* L. var. *angustifolia* (LAMK) GRISEB. (als *S. angustifolia* LAMK) öffnete auf Galapagos die Blüten um 7.30 oder 8.00 Uhr und wurde dann von *Xylocopa darwini* aufgesucht, die Pollen sammelten und Nektar saugten (LINSLEY et al., 1966: 7). *Nesoprosopis anthracina* besucht auf den Hawaii-Inseln die Blüten verschiedener *Sida*-Arten (PERKINS, zit. in LINSLEY, 1966:

228). Die bisherigen Ergebnisse zeigen, daß die Blüten von *Sida* von Insekten, und unter diesen wieder vorwiegend von Bienen, bestäubt werden; GOULD sah sie in Neu-Granada, Ecuador, Bolivien auch von kurzschnäbeligen Kolibris (*Ramphomicron* BONAP.) besucht, die den zahlreich in den Blüten vorhandenen kleinen Insekten nachgingen (KNUTH, 1904: 476).

*Malvastrum angustum* GRAY sah F. BUSH bei Independence (Mo.) kleistogam blühen (KNUTH, 1904: 476). „Die Blüten von *Malvastrum capense* sind insofern melittophil, als sie von relativ geringer Größe, purpurner Farbe mit dunkelroten Saftmalfflecken und durch Zusammenneigen der Petalen von  $\pm$  glockenförmiger Gestalt sind. Die sternotrib wirkende Griffel-Staubblattsäule hat 8 mm Länge und kann nur Hymenopteren eine Sitzfläche bieten“; die Blüten dieser südafrikanischen Art sind nur bei Tage offen (VOGEL, 1954: 148). Der pantropische autogame *M. coromandelianum* ist ebenfalls melittophil (siehe S. 453).

Von der neotropischen *Anoda hastata* CAV. teilte uns HILDEBRAND mit, daß bei den protandrischen Blüten in der ersten Periode die Antheren aufgerichtet und die Narben nach unten zurückgeschlagen sind, während in der zweiten die Narben über die Antheren hervorragen (MÜLLER, H., 1873: 173).

In der Gletscherregion der Kordillere von Bolivien kommt noch bei etwa 5000 m Höhe die rotblühende *Nototriche flabellata* (WEDDEL) A. W. HILL vor, die nach WERTH (1956: 169) unverkennbare ornithophile Charaktere zeigt (Röhrenblumentyp) und nach einer Sammelnotiz tatsächlich Kolibribesuch erhalten soll.

Die systematische Position von *Bastardia* kann ich zur Zeit nicht angeben. HUTCHINSON (1968) führt sie bei den *Hibisceae*, bei FRYXELL (1968) scheint sie aber weder unter *Hibisceae* noch *Gossypieae* auf, so daß ich sie provisorisch nach SCHUMANN (1895: 44) unter den *Sidinae* bespreche. Die Gattung besteht aus zwei, in West-Indien und Südamerika beheimateten, niedrig krautig-strauchigen Arten mit gelben, weit gespreiteten Blüten (HUTCHINSON, 1968: 542—543). *B. viscosa* wird auf den Galapagos-Inseln von der Holzbiene *Xylocopa darwini* des Pollens und Nektars wegen angefliegen (LINSLEY et al., 1966: 12).

Aus der Tribus 2. *Ureneae* existieren Beobachtungen über *Malvaviscus*, *Peltaea*, *Malachra*, *Goethea*, *Urena* und *Pavonia*.

*Malvaviscus arboreus* und deren beide Varietäten, var. *arboreus* und var. *penduliflorus*, sind Ornithophile (siehe S. 453). Auf Grund einer Notiz bei ALLEN ist *M. acerifolius* der Chiropterophilie verdächtig (VAN DER PIJL, 1941: 92). *M. drummondii*, eine Verwandte von *M. arboreus* aus dem südlichen Alabama sah TRELEASE von Kolibris (*Trochilus colubris* L.) besucht. Die beobachtete Art trug im südlichen

Alabama reichlich Früchte, ist aber in nördlicheren Staaten unfruchtbar (KNUTH, 1904: 478).

*Peltaea speciosa* (vgl. S. 454), die bisher einzige blütenbiologisch untersuchte Art der Gattung, besitzt rosa gefärbte, melittophile Blüten mit einem dunkleren Saftmal.

Blüten von *Malachra capitata* (L.) L. erhielten Besuch von *Xylocopa* und Ameisen (BURKILL, 1916: 259).

Die fünf Arten der Gattung *Goethea* sind brasilianischen Ursprungs. Von *G. coccinea* (*G. strictiflora* HOOK.) führt DELPINO Proterogynie (?) an. Das vierblättrige rote Involucrum, das den Kelch und die Krone vollständig einschließt, läßt die Blüte für das menschliche Auge sehr auffällig werden. Als Besucher vermutet DELPINO Bienen und Kolibris (KNUTH, 1904: 477). Für *G. mackoyana* HOOK. und *G. coccinea* (als *G. strictiflora*) nimmt PORSCH (1929: 213) Ornithophilie an. Bei *G. cauliflora* NEES treten die Blüten nach NEES an älteren Achsenteilen auf, eine biologische Eigentümlichkeit, die nach JOHOW die Auffälligkeit der Blüten erhöht und hier vielleicht eine Anpassung an Kolibris (oder an Falter nach WALLACE) darstellt (KNUTH, 1904: 477).

Die pantropische *Urena lobata* ist Immen-Tagfalterblütig (siehe S. 455).

In *Pavonia* haben wir eine Gattung mit Verbreitungsschwergewicht in den Neotropen vor uns. Von etwa 200 bekannten Arten sind zwei Drittel auf die Tropen der Neuen Welt und nur ein Drittel auf die der Alten Welt, vorwiegend Afrika, beschränkt. Auch in *Pavonia* wiederholt sich das schon von anderen Gattungen gewonnene Bild einer ökologischen Auffächerung in Ornithophile und Entomophile (besonders Melittophile). Die wahrscheinlich melittophile *P. hastata* CAV. entwickelt zuerst stecknadelkopfgroße kleistogame (fertile), später größere chasmogame Blüten (zit. in KNUTH, 1904: 477; FRYXELL, 1963: 83). Blüten mit relativ großen, hellgelben Kronen und kräftiger Nektarsekretion charakterisieren *P. kotschyi* HOCHST. HAGERUP (1932: 15) untersuchte die Bestäubung der Art in der extrem heißen Süd-Sahara um Timbuctu. Insektenbesuch ist in diesem Wüstengebiet selten zu erwarten. "There is a chance of cross-pollination, but as a rule the flower fertilises itself, the upper and inner stamens curving inward over the stigma which bears a ring of long, divergent hairs at the apex." In den Wäldern Brasiliens ist *P. multiflora* A. JUSS. beheimatet, eine wahrscheinlich von Kolibris bestäubte, strauchförmig Sippe (vgl. auch PORSCH, 1929: 213). Intensiv rote Hochblätter umschließen das wenig entfaltete röhrenförmige, außen dunkelviolette und innen dunkelpurpurrote Perianth. Wie auch für andere Vogelblütige charakteristisch, zeigen die Blüten keine UV-Reflexion (KUGLER, 1966: 69). PORSCH (1929: 212—213) nimmt weiters für die folgenden Arten aus der brasi-

lianischen Flora Ornithophilie an: *P. macrostyla* GÜRKE, *P. selloi* GÜRKE, *P. schrankii* SPRENG. und *P. malacophylla* (LINK et OTTO) GAROKE. Für die beiden letzten siehe die Angaben S. 460, 463. *P. rosea* SCHLECHT., eine neotropische, kleinblütige, wahrscheinlich entomophile Sippe, öffnet den Haarkranz auf den Narben, wenn die Blüte empfängnisbereit ist und schließt ihn nach der Bestäubung über den haftengebliebenen Pollenkörnern wieder (PERCIVAL, 1965: 49). Kleistogame und chasmogame Blüten bildet *P. sepium* ST. HIL. (zit. in FRYXELL, 1963: 83). An den Blüten von *P. typhalaea* CAV. beobachtete DUCKE bei Pará mehrere Apiden, wie *Tetrapaedia*, *Ceratina* und *Halictus* (KNUTH, 1904: 477). Entomophilie stellte ich für *P. communis*, *P. mollis* und *P. cf. lindmannii* fest (S. 457, 460, 464).

Aus der Tribus 3. **Hibisceae** gibt es Angaben über Arten der Gattungen *Hibiscus* und *Abelmoschus*.

*Hibiscus atromarginatus* aus Transvaal in Südafrika besitzt tiefglockige melittophile Blüten mit Saftmal (VOGEL, 1954: 149). *H. bifurcatus* CAV. (*H. surattensis* L.), ein ein- bis mehrjähriger, pantropischer, kleiner Halbstrauch besitzt gelbe Blüten mit dunkelpurpurnem Saftmal (VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 57—59) und wurde im brasilianischen Staat Pará nach DUCKE von Apiden besucht (KNUTH, 1904: 482). In Hawaii wird der dort endemische *H. brackenridgii* von Arten der Bienengattung *Nesoprosopis* angefliegen (LINSLEY, 1966: 228). Weit verbreitet in tropischen und subtropischen Gebieten und wahrscheinlich afrikanischer Herkunft ist *H. cannabinus* L. Seine tiefglockenförmigen Blüten sind gelb und zeigen ein kontrastreiches Saftmal. In West-Java beobachtete HEIDE (1923: 27) *Xylocopa latipes* u. a. als Bestäuber, und auch VOGEL (1954: 149) bezeichnete die Blüten als melittophil. Über Bienen als Bestäuber siehe die Zusammenfassung bei FREE (1970: 166—168). In der heißen Jahreszeit, im August, öffnen sich die Blüten sehr früh (BURKILL, 1916: 259, fand sie um 7.00 Uhr schon offen) und schließen bereits wieder um 10.00 Uhr Vormittag, während im kühleren Herbst die Anthese etwas verzögert ist (POPOVA, 1928: 494). Nach dieser Autorin ist die Art ein kompatibler Selbstbestäuber. Chasmogame und kleistogame Blüten besitzt *H. denudatus* aus Kalifornien (FRYXELL, 1963: 83). Für die beiden baumförmigen madagassischen *Hibiscus*-Arten, *H. lasiococcus* HOCHR. und *H. megistanthus* HOCHR., die leicht dorsiventrale, glockenförmige, robuste Blüten besitzen, vermutet VOGEL (1969: 193) Chiropterophilie. Die Blühperiode des nordamerikanischen *H. lasiocarpus* stimmt fast genau mit der Flugzeit des Bestäubers, der oligotrophen Bienenart *Emphor bombiformis*, überein (KNUTH, 1904: 478—479; PERCIVAL, 1965: 155). Auch Kolibris kommen zu den weißen oder hellrosa Blüten (KNUTH, 1904: 479; PERCIVAL, 1965: 117), was aber keineswegs gegen

eine Melittophilie der Art spricht. Für *H. liliiflorus* CAV. (wahrscheinlicher *H. rosa-sinensis* L. var. *liliiflorus* HOCHR.; siehe VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 73), einer auf Mauritius endemischen Art, gilt das von *H. rosa-sinensis* Gesagte. Besucher der dunkelpurpurroten, waagrecht stehenden Blüten waren *Nectariniidae*, der Falter *Papilio esperi* und die Holzbiene *Xylocopa tenuiscapa* (KNUTH, 1904: 481—482; WERTH, 1956: 144). Die Kronen von *H. mutabilis* L. zeigen auffallenden Farbwechsel. Bei der Entfaltung am Morgen sind sie rein weiß und färben sich bis abends blaßrötlich oder rosa (JAEGER, 1957: 208; KUGLER, 1970: 84). Die Blüten dieser asiatischen Art sind vermutlich melitophil. *H. moscheutos* L. und *H. oculiroseus* BRITTON aus Nordamerika, mit rosa bzw. weißen Blüten, öffneten am Morgen, verengten sich gegen 16.00 Uhr und waren um 18.00 Uhr bereits völlig zu. Während dieser Zeit wurden sie in erster Linie von Bienen, aber gelegentlich auch von Schmetterlingen besucht; wurden die Blüten nicht bestäubt, verblieben sie mehrere Tage lang geöffnet (SKUTCH and BURWELL, 1928). *H. praeteritus* aus Südafrika mit hochroten Blüten ist psychophil (VOGEL, 1954: 149). Der Saum der Krone ist vertikal tellerförmig flach ausgebreitet und die etwas herabgezogene Säule verlängert. VOGEL sah die Blüten häufig von Pieriden und Danaididen im Fluge ausgebeutet. Angeblich aus Kenya und Tanganyika stammt *H. schizopetalus*, der von einigen Autoren auch als eine mögliche Zuchtform von *H. rosa-sinensis* angesehen wird (vgl. VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 73). Wie bei *H. rosa-sinensis* kommen auch zu den Blüten von *H. schizopetalus* in Asien und Afrika Honigvögel, die beim Nektartrinken den Kopf nach unten biegen und dabei auch die Antheren streifen, niemals aber die Narben berühren (KNUTH, 1904: 479—481; VAN DER PIJL, 1937: 26). Deshalb bemerkte bereits KNUTH (S. 480), daß die Honigvögel, würden sie in der Art von Kolibris die Blüten schwebend untersuchen, regelmäßige Fremdbestäubung herbeiführen könnten. Und VAN DER PIJL (1937: 26) meinte dazu, "... that both *Hibiscus*-species would fit very well to hummingbirds that can touch the sexual organs when hovering before or under the flowers". Wir befinden uns im selben Dilemma wie bei *H. rosa-sinensis* (S. 466). Die angeblich afrikanischen oder asiatischen Blüten scheinen eher für eine Bestäubung durch neuweltliche Kolibris als durch altweltliche Blumenvögel gebaut zu sein. Die Blüten werden auch von Tagfaltern besucht (KNUTH, 1904: 481; VAN DER PIJL, 1937: 26) und größere Arten wie *Papilio esperi* sind neben den Honigvögeln regelmäßige Bestäuber. KNUTH bezeichnet die Blüten dementsprechend als ornithophil und lepidopterophil. Auch *Xylocopa*-Arten kommen auf Besuch (BURKILL, 1919: 173). VOGEL (1954: 150) sieht in den laziniat aufgespaltenen Kronblättern einen Hinweis auf Spingophilie. PORSCH (1929: 213)

führt in seinen Vogelblumenstudien *H. sororius* L. f., *H. coccineus* WALT. und *H. insignis* MART. aus den südamerikanischen Tropen unter den vermutlich Ornithophilen auf. Für *H. coccineus* mit roten Kronen mag das zutreffen, während *H. insignis* mit gelben Blüten und purpurem Saftmal eher an eine Melittophile denken läßt. Bestäubungsbiologische Angaben über den in China und Formosa einheimischen, weltweit verbreiteten *H. syriacus* L. sind mir nicht bekannt. SKUTCH and BURWELL (1928: 2) berichten lediglich, daß die Anthese der Blüten nur einen Tag dauert. *H. tiliaceus* ist entgegen früherer Vermutungen melittophil (S. 467), wie wohl auch der von PORSCHE (1924: 610) ebenfalls irrtümlicherweise für ornithophil gehaltene gelbblütige *H. grevii-folius* (ZOLL. et MOR.) HASSK. aus dem tropischen Asien. Der einjährige Studenteneibisch *H. trionum* L., mit nur drei bis vier Stunden lang dauernder Anthese (SKUTCH and BURWELL, 1928: 2; KUGLER, 1970: 22) stammt aus Südeuropa. Auf Entomophilie weist schon die Blütenzeichnung hin; UV-Licht wird von der gelben Krone schwach reflektiert, während die Adern und das schwarzpurpurne Saftmal mit der UV-freien Zone zusammenfallen (KUGLER, 1963: 304). An Insekten wurde die Honigbiene *Apis mellifica*, der Weißling *Pieris rapae* L. sowie einige Dipteren beobachtet (siehe KNUTH, 1904: 482). Nach KNUTH begünstigt die aufrechte Position der Griffel-Narbenpartie während der Anthese eine Fremdbestäubung; nach dem Blütenschluß biegen sich die Griffel nach unten, die Narben tauchen zwischen die Antheren ein und bedecken sich mit Pollen (Autogamie!). LASSIMONNE (zit. in FRYXELL, 1963: 83) beobachtete auch kleistogame Blüten, was die Selbstkompatibilität der Art bestätigt. Ornithophil ist der kapländische *H. urens* (VOGEL, 1954: 149) mit braunroten Kronen: „Durch Entfaltungshemmung verharrt die Blüte also in tubater Knospstellung, sich vorn nur wenig öffnend, von einem glockenförmigen, kräftigen Kelche umschlossen, der von den schmalen Kronblättern kaum überragt wird (Kleistopetalie!)“. Der altweltliche *H. vitifolius* L. öffnet seine Blüten kurz nach dem Morgengrauen. Während des Tages kommen die Narbenäste durch Abwärtskrümmen der Griffel mit den Antheren in Berührung (BURKILL, 1916: 258). Von weiteren *Hibiscus*-Arten gibt BURKILL (1916: 259) Blühzeiten an: *H. diversifolius* JACQ. (als *H. ficulneus* L.) öffnet die Blüten um 10.00 Uhr; *H. panduriformis* BURM. f. um 8.00 Uhr; *H. sabdariffa* L. am späten Morgen, schließt sie aber schon 3 Stunden später wieder; *H. indicus* (BURM. f.) HOCHR. (als *H. venustus* BL.) um 7.00 Uhr. Die Blüten von *H. fragrans* ROXB. gehen am Abend auf und bleiben 24 Stunden lang geöffnet; dabei dürften sie auch nächtlichen Besuch erhalten.

Die nur aus etwa 10 Arten bestehende Gattung *Abelmoschus* hat ihr ursprüngliches Verbreitungszentrum in Südostasien (VAN BORSSUM



WAALKES, 1966: 89). Vom asiatisch-nordaustralischen Raum wurden die Arten als Ruderal- oder Nutzpflanzen in andere tropische Länder der Alten und der Neuen Welt verbreitet. Blütenbiologisch interessiert, daß fast alle Arten gelbe, seltener weiße oder rosa Kronen mit einem dunkelpurpurnen Saftmal besitzen. Die Kolonna ist wesentlich kürzer als die Krone und die Träger der Antheren biegen an ihrer ganzen Länge aus. *Abelmoschus esculentus* (L.) MOENCH sah WERTH (siehe KNUTH, 1904: 483) von einer kleinen Hymenoptere besucht, die im Blütengrund den Rüssel in die Nektarzugänge einführte. Nach FREE (1970: 168) ist die Art ein Selbstbestäuber. *A. manihot* (L.) MEDICUS entfaltet im Laufe des Vormittags ihre weißen oder gelben Kronen zu einem flachen Teller und schließt schon bald nach Mittag wieder (DE WIT, 1964: 256). Auf den Galapagos-Inseln kam *Xylocopa darwini* zu den Blüten und saugte Nektar (LINSLEY et al., 1966: 12). Die Blüten von *A. moschatus* erhielten Besuch von den Bienen *Apis indica*, *Ceratina hieroglyphica* und *C. viridissima*. Die Kronen öffnen zwischen 9.00 und 10.00 Uhr und beginnen um 14.00 Uhr zu verwelken. Die Griffel biegen sich im Laufe des Vormittags in die Antheren hinein, was eine Bestäubung und Befruchtung herbeiführt, wie eingebeutelte fruchtende Blüten zeigten (HEIDE, 1923: 27). Auf Grund ihres Blütenbaus kann geschlossen werden, daß auch die übrigen *Abelmoschus*-Arten entomophil sind.

*Gossypium*, *Cienfuegosia*, *Thespesia*, *Hampea* u. a. sind Gattungen der von FRYXELL (1968) wiedererrichteten Tribus *Gossypieae*. Trotz ihrer systematischen Sonderstellung (S. 477) sind sie im Blütenbau, abgesehen von *Hampea*, den anderen Malvaceen sehr ähnlich.

*Gossypium*, mit den weltwirtschaftlich wichtigen Baumwollarten, scheint nur melittophile Vertreter zu haben. Die tiefglockenförmigen Blüten besitzen gelbe, violette oder weiße Kronen, vielfach mit einem dunkleren, purpurfarbenen Saftmal. Die Träger der Antheren biegen an der ganzen Länge der Staubblatttröhre aus. *Gossypium australe* F. VON MUELL. und *G. bickii* PROKHANOV, zwei nahverwandte Sippen aus Australien, setzen zuerst kleistogame, später chasmogame Blüten an (FRYXELL, 1963: 84—85). TRELEASE (zit. in KNUTH, 1904: 483) untersuchte *G. arboreum* L. var. *obtusifolium* (ROXB.) ROBERTY (als *G. herbaceum* L.), die Levante-Baumwolle, und beobachtete, daß sich die zwei Tage offenen, milchweißen Blüten am ersten Tag rosenrot, am zweiten dunkelrosa verfärbten. Besucher der Blüten waren mehrere Arten von Apiden, Grabwespen, ein Käfer und ein Falter; außerdem führt Selbstbestäubung zum Fruchtansatz. An den drei Blütenhöhlblättern münden Nektarien, die ebenfalls reichlichen Besuch von Ameisen, Bienen, und des Nachts besonders von Nachtschmetterlingen erhielten, die ihre Eier auf den Pflanzen absetzten (KNUTH, 1904: 483). Auch Kolibris kommen auf ihrer Suche nach Nektar zu den nup-

tialen und extranuptialen Nektarien (KNUTH, 1904: 483; PERCIVAL, 1965: 117) und werden dabei zu Zufallsbestäubern. Die Bestäubung von *G. hirsutum* L. und *G. hirsutum* L. var. *taitense* (PARL.) ROBERTY (als *G. purpurascens* POIR.) erfolgt in West-Java durch *Apis florea*. Die Bienen kamen vorwiegend am Vormittag und blieben um die heiße Mittagszeit aus (HEIDE, 1923: 28). In Oklahoma waren *Bombus*-Arten wichtigere Bestäuber als Honigbienen. Es zeigte sich, daß das Öffnen der Blüten von den Wetterbedingungen leicht beeinflußt wird. Bewölkung oder Dunst verzögerten das Öffnen ein wenig. Das Nachlassen der Besucheraktivität um die Mittagszeit hängt nicht mit der Hitze, sondern mit den um diese Zeit austrocknenden Pollenkörnern zusammen (THIES, 1953). In Arizona ist das Besucherspektrum wieder ein wenig verschieden (BUTLER et al., 1960). Es sind dort nur *Apis mellifica* und *Melissodes*-Bienen häufige, aktive und wirkungsvolle Bestäuber. *Melissodes* hat ihre Nester in den Baumwollfeldern. Die Weibchen werden früh morgens vor dem Öffnen der Blüten aktiv und fliegen die ersten offenen Blüten an. Sie dringen zum Nektar vor, werden vom Pollen bedeckt, den sie dann höseln und zum Nest transportieren. Zwischen 8.00 und 10.30 Uhr sind sie am aktivsten. Die *Melissodes*-Männchen suchen die Blüten nur wegen des Nektars auf und sind weniger wichtige Bestäuber, da sie keinen Pollen sammeln. Vielfach kopulieren sie mit den Weibchen in den Blüten. *Melissodes* sucht vorwiegend das Blütenzentrum auf, während die Honigbienen mehr die extrafloralen Nektarien anfliegen. *G. barbadense* wurde in Arizona in unmittelbarer Nähe von *G. hirsutum* ebenfalls von *Melissodes* besucht (BUTLER et al., 1960: 10). *Xylocopa darwini* saugte auf den Galapagos-Inseln an den Blüten von *G. barbadense* var. *darwinii*, der dort einheimischen Galapagos-Baumwollpflanze (LINSLEY et al., 1966: 12). Die Zahl der extranuptialen Nektarien an Hoch- und Laubblättern variiert stark (ähnlich wie bei dem auf Hawaii endemischen *G. tomentosum*, und *G. hirsutum* auf verschiedenen pazifischen Inseln). Es scheint, als ob in diesen Inselbiotopen, mit wenigen oder überhaupt fehlenden besuchenden Insekten, ein herabgesetzter Selektionsdruck die allmähliche Reduktion der Nektarien begünstigt (LINSLEY et al., 1966: 9, 15). *G. tomentosum* (als *G. sandvicense*) ist als eine Pionierart auf dem Insekten-armen Hawaii selbstfertil (CARLQUIST, 1966: 439). *G. thurberi* erhielt Besuch von *Melissodes*-Bienen (BUTLER et al., 1960: 7). Die gelben Blüten von *G. intermedium* TOD. und *G. arboreum* L. var. *arboreum* (als *G. neglectum* TOD.) öffneten sich um 7.00—8.30 Uhr und blieben bis zum nächsten Morgen offen (BURKILL, 1916: 258). In Indien erhielten sie nach BURKILL (1916: 249, 252) Besuch von *Xylocopa* spec. und *Anthophora zonata*. Eine Übersicht der Bestäubungsverhältnisse wirtschaftlich wichtiger *Gossypium*-Arten gibt FREE (1970: 151—166).

Die etwa 30 Arten der Gattung *Cienfuegosia* verteilen sich auf den afrikanischen und amerikanischen Kontinent. Die Kronen sind vorwiegend gelb und besitzen meistens ein dunkleres Saftmal im Blütenzentrum. Alle Arten, bis auf die diözische *C. heteroclada* SPRAGUE, sind selbstkompatibel (FRYXELL, 1969a: 187). Selbstbestäubung kann infolge der benachbarten Stellung von Narbe und Antheren leicht eintreten: "The showy corolla, is clearly an adaptation for attracting insects. That cross-pollination also occurs regularly, therefore, seems likely" (FRYXELL, 1969a: 187). Die Anthese ist diurnal. Die Blüten öffnen sich meistens am frühen Morgen und schließen sich zu Mittag oder am Nachmittag desselben Tages. Nur bei *C. somaliäna*, *C. welshii*, *C. hearnii* und vielleicht auch *C. chiarugii* gehen die Blüten erst zu Mittag auf; aber auch sie schließen noch am selben Tag (FRYXELL, 1969a: 187). *C. argentina* GÜRKE aus Argentinien produzierte unter Glashausbedingungen neben einigen chasmogamen zahlreiche reduzierte kleistogame Blüten, die Fruchtsatz brachten (FRYXELL, 1963: 84); ebenso verhalten sich *C. drummondii* (A. GRAY) LEWTON und *C. sulfurea* (JUSS.) GARCKE (siehe FRYXELL, 1963: 84; 1969a: 187). Daß die gelben, mit einem kräftigen purpurfarbenen Saftmal ausgestatteten Blüten der neotropischen *C. affinis* (H. B. K.) HOCHR. (als *C. phlomidifolia* GARCKE) ornithophil sein sollen (PORSCH, 1929: 213), darf angezweifelt werden.

Die Samen der baumförmigen *Thespesia populnea* (L.) SOL. ex CORREA vermögen monatelang unbeschädigt im Seewasser zu treiben. Daraus erklärt sich die weltweite Verbreitung der Art (VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 108). Es existieren keine direkten Beobachtungen über die Blütenbesucher. PORSCH (1924: 610) bezeichnet die Blüten wohl fälschlicherweise als ornithophil; die glockenförmigen gelben Blüten mit dunkelpurpurnem Saftmal sind eher melittophil.

*Hampea*, eine zentralamerikanische Gattung mit baumförmigen Vertretern in tropischen Regenwäldern, wurde wegen der nur am Grunde verwachsenen, Bombacaceen-ähnlichen Staubblätter bislang bei den Bombacaceen eingereiht (siehe FRYXELL, 1969b). Die Blüten der meisten Arten sind eingeschlechtig und diözisch verteilt, sie besitzen weiße zurückgeschlagene Kronen und duften. *Hesperidiidae* besuchten die Blüten von *H. rovirosae* STANDLEY. In Costa Rica kamen kleine Bienen zu den Blüten von *H. appendiculata* (J. DONNELL-SMITH) STANDLEY und Insekten-jagende Vögel. Die duftenden, hellen, saftmallosen, nektarhaltigen Blüten entsprächen ihrem Syndrom nach Nachtschwärmer-Blüten (FRYXELL, 1969b: 364). Bei *H. punctulata* CUATRECASAS ist der „... peculiar rather unpleasant odor“ (FRYXELL, 1969b: 362) vielleicht ein Hinweis auf Chiropterophilie.

Über Arten der Tribus 5. *Malopeae* liegen meines Wissens keine

blütenbiologische Angaben vor. Wir gehen aber kaum fehl, auf Grund des Blütenbaues für *Palaua*, *Malope* und *Kitaibelia* Entomophilie anzunehmen.

### Die Evolution der Malvaceen

Der formende Einfluß der Bestäuber auf die Blüten ist eng mit der Entstehung, Höherentwicklung und Entfaltung der Angiospermen verbunden. Blütenbiologische Studien erstellen daher den ökologischen Hintergrund zu einem Verständnis ihrer stammesgeschichtlichen Differenzierung.

Es ist nun meine Aufgabe, an Hand der bisher vorliegenden blütenbiologischen Befunde die Entstehung und Evolution der Malvaceen im Zusammenhang mit einem Wechsel des Bestäubungsmodus und des Fortpflanzungssystems aufzuzeigen. Weiters sollen unter Heranziehen von Daten aus Erdgeschichte, Paläontologie und Tierentwicklung Schlüsse auf Ort und Zeitpunkt der Entstehung der Familie gezogen werden.

#### Lebensform, Blütenbiologie und Verbreitung

Die Tatsache, daß die dikotylen Angiospermen sich von ursprünglichen Bäumen über Sträucher zu anfangs ausdauernden und später einjährigen Kräutern entwickelt haben, ist hinlänglich bekannt. Diese Hauptrichtung in der Evolution der Lebensform kann in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen immer wieder verfolgt werden. So zeigen z. B. die *Magnoliidae* vorwiegend Baum- oder Strauchwuchs, während bei abgeleiteteren Gruppen vielfach der krautige Wuchs in den Vordergrund tritt. Selbst bei Gattungen einer Familie und Arten einer Gattung sind holzige oder ausdauernde Wuchsform meist ursprünglicher als krautige und einjährige.

Auch innerhalb der Ordnung *Malvales* ist eine derartige Entwicklung zu erkennen. Während die *Elaeocarpaceae*, *Scytopetalaceae*, *Tiliaceae*, *Sterculiaceae* und *Bombacaceae* vorwiegend holzige Vertreter besitzen, überwiegen bei den *Malvaceae* die Kräuter. Auf Grund dieses Merkmals und anderer, vor allem blütenmorphologischer Charakteristika, werden die Malvaceen als die am meisten abgeleitete Familie der Ordnung angesehen. Man nimmt an, daß sie von Vorfahren der heutigen holzigen Tiliaceen abstammen.

Die Art des Fortpflanzungssystems gibt weitere Anhaltspunkte, ursprüngliche von abgeleiteten Taxa zu unterscheiden. Selbstbestäubende (autogame, kompatible) Formen leiten sich in fast allen Fällen von fremdbestäubenden (allogamen, inkompatiblen) Vorfahren ab.

Autogamie ist dabei nicht immer unbedingt eine Sackgasse der Entwicklung, sondern kann auch als eine relativ fortschrittliche

Anpassung an die Umwelt verstanden werden. Wenn in sehr heißen oder sehr kalten Gegenden Bestäuber überhaupt fehlen, ist Autogamie oft die einzige Möglichkeit der Pflanze, sich zu reproduzieren und zu überleben. Bei einer Verbreitung über weite Distanzen, wobei manchmal nur ein Individuum in den neuen Lebensraum gelangt, ist Selbstbestäubung die Voraussetzung für Vermehrung und Kolonisation. Besonders bei sogenannten Pionierarten und sich rasch ausbreitenden Unkräutern ist Autogamie das herrschende Fortpflanzungssystem.

Diese Entwicklungstendenzen zusammen mit dem Bestäubungsmodus sollen nun in einigen Gattungen der Malvaceen verfolgt werden.

Aus der Subtribus *Abutilinae* der Tribus *Malveae* liegen aufschlußreiche Angaben über Arten der Gattung *Abutilon* vor. An Wuchsformen treten bei *Abutilon* Bäume, Sträucher, Halbsträucher sowie ausdauernde und einjährige Kräuter auf. In den Tropen und Subtropen der Neuen Welt sind etliche *Abutilon*-Arten baumförmig, wie z. B. *A. bedfordianum*, *A. striatum* und *A. venosum*, andere strauchig, wie *A. darwinii*, *A. arboreum*, *A. megapotamicum*, *A. regnellii* und *A. reflexum*. Viele dieser baum- oder strauchförmigen Arten besitzen typische Kolibriblumen. Ornithophilie ist jedenfalls sicher für *A. bedfordianum*, *A. darwinii*, *A. megapotamicum*, *A. reflexum*, *A. regnellii*, *A. striatum*, *A. venosum* und andere von F. MÜLLER beobachtete, nicht näher bestimmte Sippen festgestellt worden. Die Kronen der mehr oder weniger hängenden Blüten sind vorwiegend glocken- bis lang röhrenförmig und rot, orange-rot oder rosa gefärbt. Gute Sichtbarkeit der Blüten wird bei *A. megapotamicum* durch gelbe, mit dem roten Kelch kontrastierende Kronen bewirkt. Die Kolumna der Ornithophilen ist lang ausgezogen und die freien Träger der monothezischen Antheren (= Konnektivabschnitte) biegen erst gegen Ende der Staubblattröhre aus. Am Kronentubusausgang formen sie zusammen mit den Narbenstrahlen ein Büschel, so daß der anfliegende Kolibri ohne seine Stellung beim Nektarsaugen verändern zu müssen, je nach dem Entwicklungszustand der protandrischen Blüten entweder die Antheren oder die Narbenstrahlen mit der Kopfperte berührt.

Recht bemerkenswert ist auch, daß diese ornithophilen *Abutilon*-Arten ein für die Familie geringes Lichtbedürfnis aufweisen. Sie wurden im Gebiet der Anden, des brasilianischen Schildes und des brasilianischen Küstengebirges in tropischen und subtropischen Wäldern beobachtet, wo sie den Unterwuchs und Arten der Mittelschicht darstellen.

Chiropterophilie scheint sich aus Ornithophilie herausentwickelt zu haben und durch die vielfach „unscharfe“ Differenzierung der Pollinationstypen (VOGEL, 1969: 313) gewinnt man den Eindruck von einer sich noch im Gange befindlichen blütenökologischen Aufspaltung (Gruppen *Integrifoliae* und *Lobatae*). Bei zwei Arten stellte VOGEL

Fledermausblütigkeit fest. *A. bedfordianum* var. *discolor* läßt deutlich chiropterophile Merkmale erkennen, während die ornithophile Hauptart von Kolibris bestäubt wird. Intraspezifische, ornithophile und chiropterophile Blütenökotypen treten auch bei *A. regnellii* auf. Weitere *Abutilon*-Sippen mit chiropterophilem Syndrom beschrieb ich aus Bergwäldern der brasilianischen Staaten Espirito Santo und Rio de Janeiro (S. 440, 441).

Das Fortpflanzungssystem südamerikanischer ornithophiler Sippen ist allogam; das haben F. MÜLLERS Versuche in Südbrasilien an dort einheimischen oder angepflanzten, in hohem Grade selbststerilen *Abutilon*-Arten ergeben. DARWIN erhielt von F. MÜLLER einige Samen von *A. darwinii*, die er in England in Glashäusern aufzog. Zunächst verhielten sie sich vollkommen gleich wie in Brasilien. „Später im Jahre, bei Freilandkultur, brachten einige unter einem Netz gehaltene Pflanzen eine Anzahl spontan selbstbefruchteter Kapseln mit spärlichen Samenkörnern hervor; auch erwiesen sie sich jetzt bei künstlicher Bestäubung als in schwachem Grade selbstfertil“ (KNUTH, 1904: 473). Der allogame *Abutilon* kann sich also bei Ausbleiben der Bestäuber und unter bestimmten Verhältnissen auch selbstfertil verhalten (Plastizität des Fortpflanzungssystems!). Wir werden im weiteren sehen, daß eine große Anzahl von Malvaceen fakultativ autogam ist.

*A. depauperatum*, auf den Galapagos-Inseln eine niedrige Art offener Standorte, scheint melittophil zu sein, wie auch der peruanische Strauch *A. arboreum* mit gelben, UV-Reflexion aufweisenden Kronen.

Aus den Paläotropen seien vor allem die in Malaysia vorkommenden *Abutilon*-Arten zitiert. „The Malesian wild species are all heliophilous herbs or undershrubs, always occurring in open places in the lowlands. All appear to prefer drier habitats“ (VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 160). Was die Wuchsform betrifft, sind die malaysischen halbstrauchigen oder krautigen Arten daher verglichen mit den holzigen, baum- und strauchförmigen südamerikanischen Sippen sicherlich abgeleiteter. Falls man eine Abstammung der Malvaceen von Vorfahren der Tiliaceen annimmt, die als holzige Arten bevorzugt schattige, tropisch feuchte Wälder bewohnen, so sind die ebenfalls schattenliebenden, in feuchten tropischen und subtropischen Wäldern vorkommenden südamerikanischen *Abutilon*-Arten als ursprünglicher zu betrachten, als die heliophilen, offene, trockene Standorte besiedelnden malaysischen Kräuter.

VAN BORSSUM WAALKES (1966: 159) spricht sich gegen die manchmal geäußerte Auffassung aus, die Gattung *Abutilon* sei amerikanischen Ursprungs. Malaysische Arten weisen jedoch verglichen mit amerikanischen ausgesprochen abgeleitete Merkmale auf. Wahrscheinlich sind alle malaysischen Arten entomophil. Die Blütenkronen sind nicht

röhrenförmig wie die vieler südamerikanischer Arten, sondern weit glockenförmig bis ausgebreitet. Die Staubfadenröhre ist gewöhnlich viel kürzer als die Kronen. Gelb ist die vorwiegende Farbe der Blüten (VAN BORSSUM WAALKES, 1966: 159). Aus Afrika liegen Angaben über den entomophilen gelbblütigen *A. indicum* vor und auch *A. theophrasti* aus dem Mittelmeergebiet ist entomophil.

Die eng mit *Abutilon* verwandte, tropisch amerikanische Gattung *Bakeridesia* ist blütenbiologisch, soweit bekannt, ornithophil und chiropterophil. Die allogame baumförmige brasilianische *B. paulistana* wird von Kolibris bestäubt, und die für Malvaceen gewaltige Ausmaße besitzende, 8 m hohe *Bakeridesia* spec. (VOGEL, 1969) aus den Ostanden ist chiropterophil. — Von der in wärmeren Gegenden der Alten und Neuen Welt verbreiteten Gattung *Sphaeralcea* sind nur melittophile Vertreter beschrieben.

Aus der Subtribus *Malvinae* kennen wir die zwei neuseeländischen *Plagianthus*-Arten, mit diözisch verteilten, stark duftenden Blüten, die diözische *Napaea dioica*, einige Arten der eurasischen Gattung *Malva* sowie *Sidalcea* und *Althaea*. Autogamie tritt bei *Malva* und *Althaea* auf. Die Blüten erhalten Besuch von Insekten, oft von Bienen und sind wohl in den überwiegenden Fällen melittophil.

In der Subtribus *Sidinae* sind kurz die Gattungen *Sida*, *Malvastrum* und *Nototriche* zu besprechen. Die weltweite Gattung *Sida* hat strau- chige und vor allem krautige, offene lichte Standorte bevorzugende Arten. Alle untersuchten, so *S. spinosa*, *S. carpinifolia*, *S. cordifolia*, *S. glaziovii*, *S. linifolia*, *S. martiana*, *S. rhombifolia* und *S. urens* sind melittophil und hinsichtlich des Fortpflanzungssystems autgam. Diese weitverbreitete fakultative Autogamie ermöglicht den Kräutern ein rasches erfolgreiches Besiedeln von sogenannten Ruderalplätzen, was auch zur zirkumtropischen Ausbreitung einiger Arten geführt hat. Reizbarkeit der Staubgefäße war bei den Malvaceen bisher nur von *Abutilon indicum* (Syn. *Sida americana*) bekannt (GOEBEL, 1924: 416); sie scheint in der Familie aber doch weiter verbreitet zu sein, wie die Beobachtungen an *Sida* zeigen.

In der Gattung *Malvastrum* weist der autogame *M. coromandelianum* ausgesprochene Eigenschaften eines Pionierunkrautes auf. Diese Sippe und *M. capense* sind melittophil.

Ornithophile Vertreter in der Subtribus scheinen nur bei der süd- amerikanischen Gattung *Nototriche* vorzukommen. Hoch oben in den Kordilleren erhält die rotblühende *N. flabellata*, mit niedrig-busch- förmigem, alpinem Habitus, Besuch durch Kolibris.

Bei *Malvaviscus*, *Goethea* und *Pavonia*, Gattungen der Tribus *Ure- naeae*, tritt Ornithophilie oder Entomophilie auf und vielfach erfolgt innerhalb der Gattungen eine Auffächerung in beide Pollinationstypen.

Die neotropische Gattung *Malvaviscus*, mit baum- oder strauchartigen Arten, besitzt in *M. arboreus* und dessen Varietäten sowie *M. drummondii* Ornithophile und in *M. acerifolius* möglicherweise eine Chiropterophile. *Peltaea speciosa*, ein niederer Halbstrauch offener savannenähnlicher Vegetation, ist melittophil und wahrscheinlich fakultativ autogam. Feuchte Wälder bewohnen die strauchigen Arten des brasilianischen Genus *Goethea*. Rote Hochblätter erhöhen die Auffälligkeit der Blüten, und es wurde vielfach, obwohl nicht direkt beobachtet, auf Ornithophilie geschlossen. *Urena lobata* mit melittophilpsychophilen Blüten ist ein autogames pantropisches Unkraut. Sicherlich ornithophil in der Gattung *Pavonia* ist die strauchartige, feuchte Wälder bewohnende *P. multiflora* mit roten Hochblättern und rotem Perianth. *P. macrostyla* und *P. selloi*, für die PORSCH (1929) ebenfalls Ornithophilie vermutet, müßten erst genauer beobachtet werden. *P. malacophylla* ist vielleicht eine ornithophil-melittophile Übergangsform. Die Basis der Kronen ist tubusartig verengt, während sich der Kroneneingang glockenförmig erweitert. Es wurden Bienen beobachtet; PORSCH (1929) schließt auf Ornithophilie. *P. schrankii* ist ornithophil. *P. rosa-campestris* hingegen scheint keinen Besuch von irgendwelchen Bestäubern zu erhalten. Die Blüten sind leuchtend rot, „ornithophil“ gefärbt, aber es sind keine Lücken zwischen den Kronblattnägeln ausgespart, so daß Nektar für Vögel legitim nicht zugänglich ist. Insekten kommen ebenfalls keine. *P. rosa-campestris* ist autogam. Entomophil sind *P. hastata*, *P. kotschyi*, *P. rosea*, *P. sepium*, *P. typhalaea*, *P. communis*, *P. mollis* und *P. cf. lindmannii*, ausschließlich heliophile, offene Standorte besiedelnde Sträucher, Halbsträucher oder Kräuter der Alten und Neuen Welt. Von den erwähnten sind alle bis auf *P. typhalaea* als Autogame bekannt.

In der Gattung *Hibiscus* (Tribus *Hibisceae*) sind mit großer Wahrscheinlichkeit die Arten *H. liliiflorus*, *H. coccineus*, *H. rosa-sinensis*, *H. schizopetalus* und *H. urens* ornithophil. Beim neotropischen *H. coccineus* (PORSCH, 1929) und beim afrikanischen *H. urens* (VOGEL, 1954) wurde deduktiv, auf Grund von Blütenbau und -färbung auf Vogelblütigkeit geschlossen. Die meist waagrecht exponierten oder hängenden Blüten der baum- oder strauchartigen Sippen *H. liliiflorus*, *H. rosa-sinensis* und *H. schizopetalus* sind nur von den neuweltlichen Kolibris leicht zu bestäuben. Altweltliche Blumenvögel haben Schwierigkeiten, wenn sie vor der Blüte flattern und beuten den Nektar daher, bevorzugt auf den Blütenstielen sitzend, unter Verrenkungen aus. Die Geschlechtsorgane der Blüte berühren sie in dieser Haltung nicht oder nur selten. Die Heimat aller drei genannten Arten ist nicht sicher bekannt, es werden aber meistens tropische Gegenden der Alten Welt als Ursprungsländer vermutet. Die bei der Bestäubung gute Korrela-



tion der Blüten mit Kolibris ist aber ein Hinweis, die Heimat des „chinesischen“ *H. rosa-sinensis*, des „mauritanischen“ *H. liliiflorus* und des „afrikanischen“ *H. schizopetalus* vielleicht doch nicht in der Alten, sondern eher in der Neuen Welt zu suchen. An Melittophilen aus der Alten Welt sind *H. atromarginatus*, *H. cannabinus*, *H. mutabilis*, *H. grevillifolius*, *H. trionum*, *H. vitifolius*, an Psychophilen der südafrikanische *H. praeteritus* und an vermutlichen Chiropterophilen der madagassischen *H. lasiococcus* und *H. megistanthus* anzuführen. *H. brackenridgei*, *H. denudatus*, *H. lasiocarpus*, *H. moscheutos*, *H. oculiroseus* und *H. henningsianus* aus der Neuen Welt sowie die pantropischen *H. bifurcatus* und *H. tiliaceus* sind melittophil. Als autogam sind *H. cannabinus*, *H. trionum*, *H. denudatus* und *H. vitifolius*(?) bekannt.

Die südasiatische krautige Gattung *Abelmoschus* scheint rein entomophil (melittophil) zu sein. Von den drei untersuchten melittophilen Arten *A. esculentus*, *A. manihot* und *A. moschatus* ist bei der letzten Selbstbestäubung und -befruchtung beobachtet.

Auch die Gattung *Gossypium* (Tribus *Gossypieae*) ist hinsichtlich des Bestäubungsmodus einheitlich. Alle bisher untersuchten Arten sind melittophil, *G. australe*, *G. bickii*, *G. arboreum* und *G. tomentosum* außerdem autogam.

Entwicklungstendenzen hinsichtlich Wuchsform und Bestäubungseinrichtungen innerhalb einer entomophilen Gattung mit fast nur selbstkompatiblen Arten zeigt FRYXELL (1969a) für *Cienfuegosia* auf. Als primitiv gelten strauchige Wuchsform und Bestäubungseinrichtungen, die eine Fremdbestäubung begünstigen, wie Saftmal und eine von den Antheren abgesetzte Narbe. Abgeleitet sind kleine krautige Arten mit Autogamie begünstigenden Einrichtungen, z. B. mit einer nicht von den Antheren abgesetzten Narbe. Bei den obligaten Selbstbestäubern fehlt demnach auch ein Insekten anlockendes Saftmal.

Für *Thespesia* und *Hampea* existieren nur wenige Aufzeichnungen, so daß wir vorerst mit *Cienfuegosia* abschließen. Nach diesem Überblick über die Bestäubungsmodi, Wuchsformen und Fortpflanzungssysteme können wir uns jetzt unmittelbaren Fragen hinsichtlich Entstehung und Evolution der Malvaceen zuwenden.

### Ornithophilie als ursprüngliches Merkmal

Die noch bei den Gymnospermen freiliegenden Samenanlagen sind bei den Angiospermen von den Karpellen eingeschlossen. Diese Angiospermie oder besser Angiovulvie dürfte eine Anpassung aus der Zeit der Entstehung der Bedecktsamer sein, die zarten Samenanlagen dem verwüstenden Einfluß früher Blütenbesucher (Käfer!) zu entziehen. Zusätzlich ergibt sich noch ein Schutz gegen Austrocknung und die

Möglichkeit fremden und eigenen Pollen zu „sieben“. Mit der Entstehung der Angiospermen, dem Einschließen der Ovula, hört der oft unerwünschte, zerstörerische Nebeneffekt gewisser Bestäuber aber natürlich nicht auf. Vor allem Käfer und erdgeschichtlich später auch Vögel wirkten und wirken bei ihren Blütenbesuchen in hohem Maße zerstörerisch. Besonders der Fruchtknoten mit den zarten, nährstoffreichen Samenanlagen ist der Freßlust der Käfer oder der Gefahr einer Verletzung durch spitze Vogelschnäbel ausgesetzt.

Bei Käferblüten oder den Nachfahren von Käferblütigen finden sich dementsprechend oft Einrichtungen, die dem Ovarium einen zusätzlichen Schutz gegen Zerstörung gewährleisten: In der Unterklasse *Magnoliidae* umgeben bei den Annonaceen die dicht schraubig gestellten Staubgefäße die Karpelle, so daß nur die Narbenpartie frei bleibt; vielfach verschließen sich die Blüten im geschlechtsreifen duftenden Stadium, womit größere Käfer von den Geschlechtsorganen abgehalten werden. In der Gattung *Xylopia* (auch bei *Calycanthus* und *Monimiacaceae*) sind die Karpelle im Blütenboden versenkt (Perigynie!). In anderen verwachsen die Karpelle mit dem Receptaculum und es kommt zu Unterständigkeit des Fruchtknotens (Epigynie!).

Bei Vogelblüten treten in der Blüte Sklerenchyme zur mechanischen Verstärkung der Gewebe auf. Da die Vögel die Blüten hauptsächlich des Nektars wegen aufsuchen, sind in Vogelblüten das Nektarium und das Ovar oft räumlich getrennt. Nur so wird eine Verletzung der Karpelle durch den scharfen Vogelschnabel verhindert. Räumlich getrennt sind Ovar und Nektarium, wenn das Ovar unterständig oder durch einen Gynophor aus der Position des Nektariums „herausprojiziert“ ist. Die Blüten können einen nektarhaltigen Sporn besitzen, der an einer Seite des Stempels vorbeiführt, oder die Staubgefäße können zu einer Staminallröhre, einer Kolumna verwachsen sein, die zwischen Ovar und Nektarium sozusagen als Schutzwand eingeschoben ist. GRANT (1950) hat eine eingehende Studie über die das Ovarium schützenden Einrichtungen der Angiospermen-Blüte vorgelegt. „The evidence to be presented suggests that flowers which are probed by the bill of a bird or the chewing jaws of a beetle have evolved more advanced means of ovule protection than flowers which are sucked by the slender proboscis of a bee, wasp, fly, moth or butterfly“ (S. 179).

Die Kolumna der Malvaceen, so schließt GRANT (S. 194) weiter, ist „... probably best explained, therefore, as a vestige of a previous period of bird pollination“. Diese Annahme versuchte ich auf Grund von Literaturangaben, meinen eigenen Beobachtungen und einem Vergleich von Wuchsform, Fortpflanzungssystem und Bestäubungsmodus zu überprüfen. Interessanterweise zeigte es sich dabei, daß Ornithophilie in den überwiegenden Fällen mit der primitiveren baum-

oder strauchförmigen Wuchsform und, soweit überhaupt darauf untersucht, einem allogamen Fortpflanzungssystem gekoppelt auftritt. So sind z. B. neotropische, holzige *Abutilon*-Arten waldbewohnend, kolibriblütig und allogam, während die malaysischen lichtliebenden Kräuter wahrscheinlich durchwegs nur Entomophile repräsentieren. Weitere holzige ornithophile Vertreter der *Malveae* finden sich bei *Bakeridesia* (allogam!) und *Nototriche*, in der Tribus *Ureneae* bei *Malva-viscus*, *Goethea* und *Pavonia*, und bei den *Hibisceae* in der Gattung *Hibiscus*. In der Tribus *Gossypieae* ist vielleicht die noch nicht darauf untersuchte baumförmige *Montezuma speciosissima* (jetzt unter *Thespesia*, vgl. FRYXELL, 1968: 301) ornithophil. Bei den *Malopeae* ist Ornithophilie unbekannt. Die Entomophilen all dieser Gattungen sind meist kleinwüchsig, gelegentlich noch strauchig, vielfach aber ausdauernd oder einjährig krautig; Autogamie ist das vorherrschende Fortpflanzungssystem. Diese Befunde stützen die Vorstellungen von einer ursprünglichen Ornithophilie und abgeleiteten Entomophilie bei den Malvaceen.

Verfolgt man diese ökologische Auffächerung von ursprünglichen Ornithophilen in Entomophile und Chiropterophile, so ist in unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen immer wieder eine auffallend ähnliche Abwandlung des „ornithophilen“ Blütenbauprinzips zu bemerken. Die röhrenförmig verengten (Ausnahmen: *Hibiscus rosa-sinensis* und *H. schizopetalus*), funktionell sympetalen, ornithophilen Blüten besitzen eine lang ausgezogene Kolumna, die Träger der Antheren biegen erst gegen Ende aus, so daß die Antheren entweder mit den Narben zusammen ein Büschel bilden oder nur wenig von den Narben entfernt sind. Dieses enge Beieinanderstehen der fertilen Teile der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane scheint bei ornithophilen Blüten funktionell bedingt zu sein, da der Vogel gezwungen ist, beim Blütenbesuch einen seiner Schnabellänge entsprechenden Abstand zu halten. In dieser Stellung, die ihm nur wenig Tiefenspielraum gewährt, muß er, um erfolgreich zu bestäuben, Pollen aufnehmen und abgeben. Entomophile Blüten zeigen deutliche Tendenz sich aufzuspreiten, sind oft glockenförmig oder weit offen. Die Träger der Antheren biegen bei vielen nicht erst am Ende der Kolumna aus, sondern an deren ganzen Länge; die Kolumna und auch der Griffel sind kürzer als bei Ornithophilen. Bienen dringen hier zum Blütenzentrum vor und bürsten dabei den Pollen ab. Pionierunkräuter schließlich besitzen unscheinbare Blüten mit geringen Ausmaßen und kurzer, nur wenige Stunden dauernder Anthese (ornithophile Blüten können dagegen mehrere Tage dauern). Chiropterophile, wahrscheinlich von ornithophilen Arten abstammende Sippen besitzen langgestielte, aus dem Laubwerk ragende Blüten mit vergrößerten Kelchen (Vergrößerung der Nektar produzierenden Drüsenfläche) und

erweiterten Lücken zwischen den Kronblattnägeln; sie zeigen Tendenz zu Zygomorphie (sternotribe Bestäubung), Verblassen der Farben und nächtliche Anthese. Leicht übler Geruch findet sich auch bei ornithophilen Blüten und gab vielleicht den Anstoß zu einer selektiv verstandenen Entwicklung Chiropterophiler.

#### Hinweise auf die Stammesgeschichte

Wenn also die Malvaceen eine ursprünglich ornithophile Gruppe sind, und das wird, wie mir scheint, bei einem anschließend folgenden Vergleich der verwandten Familien Tiliaceen, Sterculiaceen und Bombacaceen noch klarer zum Ausdruck kommen, so interessiert uns Zeitpunkt und Ort ihrer Entstehung. Das Fehlen eindeutigen Fossilmaterials vor der Kreidezeit erschwert leider jeglichen Versuch, den Zeitpunkt der Entstehung der Bedecktsamer festzulegen, so daß wir auf grobe Schätzungen und Vermutungen angewiesen sind. Es wurde die recht plausible Ansicht vorgebracht (AXELROD, 1952, zit. aus MÄGDEFRAU, 1968: 356—357), die ältesten Angiospermen hätten sich bereits im Perm und in der Trias in tropischen Gebirgen entwickelt und seien erst ab der Kreide in tiefer liegende, fossilerhaltende Gebiete eingewandert. Vielleicht erklärt das am besten das den Fossilbefunden nach eher sprunghafte übergangslose Auftreten der Angiospermen in der Oberen Kreide. Auch das Vorkommen von rezenten Gattungen bereits in der Kreide ist ein Hinweis, daß die Entfaltung der Gruppe schon sehr früh stattgefunden hat. Die Bestäuber der zoophilen Angiospermen bis zum Ende der Kreidezeit waren wahrscheinlich nur Insekten, zuerst Käfer (fossil bereits ab dem Perm bekannt) und später primitive Hymenopteren und Dipteren. Bienen und höherentwickelte Dipteren sind fossil erst im Alttertiär nachgewiesen (HANDLIRSCH, 1904), haben sich aber vielleicht ebenfalls schon in der Kreide entwickelt. Möglicherweise fehlen Fossilien deswegen, weil sich die Insekten mit den Angiospermen in tropischen Gebirgen entwickelt haben und zusammen mit ihnen im Laufe der Kreide erst spärlich und langsam in Sedimentationsräume eingewandert sind. Mit dem Auftreten der Vorfahren unserer heutigen Blumenvögel erhielt die Entwicklung der Angiospermenblüte einen neuen Impuls. Vogelbestäubung hat aber nicht, wie CORNER (1968: 209) glaubhaft machen will und auch CRONQUIST (1968: 96) mit "early in angiosperm history" vermutet, schon in der Kreidezeit, sondern erst im Tertiär eingesetzt. Der Urvogel *Archaeopteryx* datiert aus der Jura. Aus der Kreide kennen wir *Hesperornis*, einen schweren Wasservogel ohne funktionelle Schwingen, den grotesken fliegenden *Ichthyornis* mit gezähntem Schnabel und ähnliche. Diese primitiven Vögel hatten noch keine Beziehung zu Blüten. Erst vom Beginn des

Tertiärs an erinnern die Fossilien in der Form an heute lebende Vögel. Die weitere Entfaltung der Vögel erfolgte im Laufe des Tertiärs und erscheint zu Anfang des Pleistozäns abgeschlossen. Vom Pleistozän an ist kein Fortschritt in der Entwicklung mehr zu notieren, sondern es setzte ein allmähliches, wahrscheinlich durch die Eiszeiten bedingtes, langsames Aussterben vieler Vogelarten ein (Encyclop. Britannica, 1970, Vol. 3, S. 689).

Es kann also vermutet werden, daß die Malvaceen als ornithophiler Seitenzweig der Tiliaceen im Alttertiär entstanden sind. Die heutige Verbreitung der Arten weist auf neotropischen Ursprung der Familie hin. Zumindestens ist es sehr auffallend, daß alle ornithophilen Arten, mit Ausnahme des afrikanischen *Hibiscus urens*, in den Neotropen verbreitet sind oder zumindestens (wie *H. rosa-sinensis*, *H. schizopetalus* und *H. liliiflorus*) wegen ihrer Bestäubungseinrichtungen eine neotropische Heimat wahrscheinlich machen.

Von den näher miteinander verwandten Familien Tiliaceen, Bombacaceen, Sterculiaceen und Malvaceen scheinen die Tiliaceen auf Grund zahlreicher Merkmale die ursprünglichste Gruppe zu sein. Bei den Blüten der Tiliaceen sind bereits fast alle Merkmale vorgegeben, die bei den abgeleiteten Familien Bombacaceen, Sterculiaceen und Malvaceen in „ausgebauter“ Form wieder auftreten. Dadurch gewinnt man den Eindruck, daß die drei letztgenannten Familien spezialisierte Seitenlinien der Tiliaceen darstellen. So tritt die gedrehte Knospelage der Kronen der Bombacaceen, Sterculiaceen und Malvaceen bereits bei einigen Tiliaceen auf. Einige Bombacaceen, Sterculiaceen und alle Malvaceen besitzen eine staminale Kolumna, die bei den Tiliaceen durch an der Basis miteinander verwachsene Staubgefäße angedeutet ist. Das kurze Androgynophor (oder Gynophor) der Tiliaceen ist bei einigen Sterculiaceen, z. B. *Helicteres*, mehrere Zentimeter lang. Eine Reizbarkeit der Staubgefäße bei der Tiliaceen-Gattung *Sparmannia* findet eine Parallele in der Malvaceen-Gattung *Sida* u. a.

Die Formenvielfalt der Tiliaceen zeigt sich auch in der Position des Nektariums, das sich entweder im Kelch oder an der Kronenbasis oder am Androgynophor befindet. Bei Bombacaceen, Sterculiaceen und Malvaceen ist das Nektargewebe an der Kelchinnenseite lokalisiert. BROWN (1938, zit. aus CRONQUIST, 1968: 198—199) zeigte, daß die Blüten dieser Familien wahrscheinlich nicht sympetal geworden sind, weil die Nektarien im Kelch liegen und der Zugang zu diesen frei bleiben muß. Die ornithophilen Malvaceen kompensieren diese erzwungene Choripetalie durch ein eng-röhrenförmiges Zusammendrehen der kontorten Kronblätter.

Die Basisgruppe der Tiliaceen ist wahrscheinlich sehr alt (aus der Oberkreide ist Pollen der jetzt in nördlichen temperierten Zonen be-

heimateten Gattung *Tilia* bekannt), sie reichen vielleicht in die Untere Kreide oder — und hier bewegen wir uns im Gebiet reiner Vermutungen und Spekulationen — in noch ältere erdgeschichtliche Zeiträume vor der Kreide. Ihre vielfältigen, aber unspezialisierten Blüten, die aus einer Zeit stammen, in der nur Insekten bestäubten, sind auch heute noch ausschließlich entomophil. Bombacaceen und Sterculiaceen sind ebenfalls alte Familien und scheinen in der Kreidezeit oder schon früher(?) als ursprünglich ebenfalls rein entomophile Seitenlinien der Tiliaceen entstanden zu sein. Das hohe Alter dieser Familien drückt sich auch in den Chromosomenzahlen aus. Bei Tiliaceen und Sterculiaceen treten paläopolyploide Gattungen vereinzelt auf, die Bombacaceen sind ein rein paläopolyploider Formenkreis. Die beiden letzteren Familien sind fossil eindeutig bereits aus der Kreide belegt. Es ist vielleicht kein Zufall, daß die aus dieser Zeit stammenden Fossilformen mit heutigen entomophilen Gruppen verwandt sind. Die Gattung *Sterculia* z. B., durch Blätter ziemlich sicher schon in der Kreide nachgewiesen (MELCHIOR, 1964: 315), ist auch in den rezenten Vertretern entomophil. Die Staubgefäße sind nur an der Basis miteinander verwachsen (wie schon bei Tiliaceen), sonst aber frei; eine staminale Kolumna tritt nicht auf. Es drängt sich die Vermutung auf, daß auch bei den ursprünglich rein entomophilen Bombacaceen und Sterculiaceen eine Kolumna (oder ein verlängertes Gynophor) erst im Tertiär mit Einsetzen der Ornithophilie ausgebildet wurde. Dieser ökologische Erklärungsversuch läßt uns vielleicht am besten die „Uneinheitlichkeit“ der Familien Bombacaceen und Sterculiaceen verstehen. Während einige Gruppen beider Familien ohne Kolumna rein entomophile Vertreter besitzen, ist in anderen eine Kolumna entwickelt. Viele dieser Arten mit Kolumna sind auch heute ornithophil oder chiropterophil. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, daß die nach DECKER (1934: 69) „gewöhnheitsmäßigen Besuch“ von Kolibris erhaltende Tiliacee *Luehea speciosa* eine für die Familie hoch heraufgehende Verwachsung der Staubgefäße aufweist.

Die Malvaceen sind dagegen, verglichen mit den Bombacaceen und Sterculiaceen, eine sehr „natürliche“, einheitliche Familie (vgl. HUTCHINSON, 1968: 538). Vor allem die Kolumna ist ein Merkmal aller Malvaceen. Wenn die Gruppe, wie ich darzustellen versuche, als primär ornithophiler Seitenzweig der Tiliaceen im Tertiär entstanden ist, dann wird auch die Einheitlichkeit der Familie verständlich. Denn dann sollte die Kolumna tatsächlich, wie schon GRANT (1950) vermutete, ein adaptives Merkmal aus einer vormals rein ornithophilen Periode sein, das den rezenten ornithophilen, wie auch entomophilen und chiropterophilen Arten ihr Gepräge gibt. Einen mit der Kolumna der Malvaceen vergleichbaren „ecologism“ zeigte STEBBINS (1950, zit. aus

VAN DER PIJL, 1961: 48) für die Familie der *Capparaceae*. Bei der wahrscheinlich primär von Nachtschwärmern bestäubten Gruppe ist das Gynözeum mit der Narbe durch einen Gynophor in die Ebene der Antheren gebracht. Dieser selektive Umbau in der Blütenorganisation wurde zum beherrschenden Merkmal einer Familie.

Eine Entstehung der ornithophilen Malvaceen im Tertiär kann man sich so ähnlich vorstellen, wie GRANT & GRANT (1968) die vermutliche Entstehung ornithophiler Taxa in der nordamerikanischen Flora darstellen. Vorläufer der heutigen Blumenvögel besuchten zuerst noch unspezialisierte Blüten; soweit sogenannte Prädispositionen von Seiten der Blüte vorlagen (bei den Vorfahren der Malvaceen z. B. die Möglichkeit eine Kolumna zu formen und reichlich Nektar zu produzieren), entwickelten sich dabei co-evolutiv echt ornithophile Blüten und „moderne“ Blumenvögel (siehe auch FAEGRI and VAN DER PIJL, 1971: 142—151). Eine weitere Prädisposition für Vogelblütigkeit sind ausdauernder oder holziger Wuchs: Auch alle ornithophilen Malvaceen sind holzig. (Die Chiropterophilen tendieren sogar zu Hochwüchsigkeit. Siehe die von VOGEL untersuchte *Bakeridesia spec.* aus den Ostanden. „Diese Affinität zu ‚Riesenwuchs‘ steht offenbar in Zusammenhang mit der Notwendigkeit genügend hoher Exposition der Blüte; aber auch die Größe der letzteren, ihre robuste Beschaffenheit und intensive Sekretion können damit genetisch verknüpft sein.“ VOGEL, 1969: 306.)

An der selektiven Entstehung der Malvaceen-Blüte waren offensichtlich nur Kolibris bzw. deren Vorläufer beteiligt. Das zeigt sich an der Hilflosigkeit der Arten der neuweltlichen Familie der *Coerebidae* und auch der altweltlichen Blumenvögel, denen es bei ihren Blütenbesuchen meistens nicht gelingt, die hängenden oder exponierten Blüten der Malvaceen legitim auszubeuten. Die Ornithophilie bei Malvaceen ist, wie man annehmen muß, und wie auch die rezenten ornithophilen Arten zeigen, im Waldbereich entstanden. Kolibris in Südamerika sind auch in dicht geschlossener Vegetation viel häufiger als in offenen „Campos“ (siehe RUSCHI, 1967). Da man annimmt, daß die Trochiliden andinen Ursprungs sind, könnte vielleicht auch an einen Ursprung der Malvaceen im Gebiet der Anden gedacht werden. Für derartige Schlüsse fehlen uns aber zur Zeit noch jegliche Unterlagen.

Fossil sind die Malvaceen eindeutig aus dem Tertiär (!) mit Vertretern der Gattung *Abutilon* bekannt (MELCHIOR, 1964: 311). Ob das Kieselholz *Hibiscoxylon niloticum* aus der Kreide Ägyptens überhaupt als der Familie zugehörig betrachtet werden kann, ist fraglich, wenn man bedenkt, wie schwierig selbst bei rezenten Hölzern eine Familienabgrenzung und Klassifikation ist.

Zusammen mit dem Ausstrahlen der Malvaceen in offene Vegetationsgebiete dürfte es bald nach Entstehen der Familie auch zu einer

Entwicklung sekundär entomophiler Arten gekommen sein. Chiropterophilie ist wahrscheinlich erst später aufgetreten. Die Gruppe der Fledermäuse ist erdgeschichtlich jünger als die der Vögel, im Eozän treten sie, allerdings schon in „moderner“ Ausbildung, auf. Bei Malvaceen scheinen sich Chiropterophile aus Ornithophilen entwickelt zu haben. Die Sterculiaceen und Bombacaceen zeigen das nicht so deutlich; es ist aber bezeichnend, daß die chiropterophilen Bombacaceen und Sterculiaceen Arten mit staminaler Kolumna sind. Das häufige Auftreten von Chiropterophilie bei diesen zwei Familien (besonders Bombacaceen) hängt vielleicht auch mit dem Überwiegen von baumförmigem Wuchs und dem Vorkommen in Waldvegetation zusammen.

Blütenduft ist bei den Malvaceen auffallend schwach ausgebildet. Die chiropterophilen Arten besitzen wohl einen üblen, kohlähnlichen Geruch, aber bei Entomophilen ist Blütenduft eine Seltenheit. So bemerkte ich nur bei *Hibiscus tiliaceus* und *H. henningsianus* leichte Duftentwicklung; auch in der Literatur ist nichts über Blütendüfte berichtet. Nur bei den diözischen Gattungen, wie *Plagianthus* und *Hampea*, hier wohl eine Notwendigkeit für die Fremdbestäubung, tritt kräftiger Wohlgeruch auf. Diese offensichtliche Schwierigkeit der Malvaceen Blütenduft auszubilden, stützt unsere Vorstellungen eines ornithophilen (primär geruchlosen) Ursprungs der Familie. Etliche entomophile Tiliaceen besitzen dagegen duftende Blüten (*Tilia*, *Luehea*, *Mollia* u. a.), und auch bei den entomophil entstandenen Bombacaceen und Sterculiaceen ist Geruch keine Seltenheit (*Adansonia*, *Bombax*, *Pachira*; *Abroma*, *Pterospermum*, sphingophile *Helicteres*-Arten, *Hermannia*, *Theobroma*, *Sterculia*, *Cola* u. a.).

Wenn die Malvaceen in Südamerika entstanden sind, dann erhebt sich die Frage, wie es zu einem Auftauchen der Familie in den Paläotropen gekommen ist. Die Landverbindung Südamerika-Afrika war im Tertiär nach WEGENERS Kontinentalverschiebungstheorie bereits unterbrochen, in der nördlichen Erdhalbkugel existierte aber noch im Eozän und später eine breite Landbrücke zwischen Nordamerika und dem heutigen Europa. (Nach einigen Autoren soll es allerdings noch bis zum Eozän eine schmale Landverbindung zwischen Südamerika und Westafrika gegeben haben.) Im Alt-Tertiär herrschte infolge anderer Pollagen und Klimabedingungen eine ganz andere Verteilung der Florengebiete als heute. Die Tropenzonen erstreckten sich auch über Nordamerika und Europa (siehe MÄGDEFRAU, 1968: 368—391). Man ergeht sich also keineswegs in haltlosen Spekulationen, wenn man annimmt, daß über diese nördliche Landverbindung ein reger Florenaustausch stattgefunden hat. Auch die Malvaceen könnten von der Neotropis aus, im Alt-Tertiär über die nördliche Landbrücke in den



asiatisch-afrikanischen Raum eingewandert sein. Nach den Klimaänderungen wurden sie dann auf die heutigen tropisch-subtropischen Gebiete zurückgedrängt. Bezeichnend ist dabei auch, daß diese Wanderung im wesentlichen von den heliophilen, kolonisationsfreudigeren entomophilen Arten unternommen wurde. Die schattenliebenden ornithophilen Waldarten finden sich auch heute noch fast ausschließlich in den Neotropen, während in den Paläotropen vorwiegend die lichtliebenden Entomophilen vorherrschen, die Arten also, die auch offene freie Gebiete überqueren konnten. Für einen Ursprung der Familie in der Neuen Welt spricht weiters auch noch die heutige Verteilung der Malvaceen. Sie sind wohl weltweit verbreitet, aber das Schwergewicht der Mannigfaltigkeit liegt in Südamerika.

Die Annahme eines Florenaustausches zwischen Alter und Neuer Welt im Tertiär könnte zur Lösung weiterer Arealprobleme herangezogen werden. Angelegentlich einer Untersuchung der Gattung *Parkia* (Mimosaceen), die ein disjunktes Areal in Asien, Afrika und Amerika aufweist und in allen drei Kontinenten von Fledermäusen bestäubt wird (VAN DER PIJL, 1936: 11—13; BAKER and HARRIS, 1957; VOGEL, 1968: 581—591), versuchte man sich den merkwürdigen Tatbestand erklärlich zu machen, daß die Gattung ja wohl vor dem Schisma der Kontinente entstanden sein müßte (disjunktes Areal), daß aber Chiropterophilie, eine relativ junge ökologische Anpassung, offensichtlich erst nach der Trennung der Kontinente aufgetreten ist. BAKER and HARRIS vertreten nun die Ansicht, daß Chiropterophilie bei *Parkia* diphyletischer, neotropischer und paläotropischer Abstammung sei und daß die Blütenstände von *Parkia* in den Neotropen und Paläotropen vielleicht infolge "purely fortuitous pre-adaptation" (S. 457) chiropterophil geworden seien. VOGEL (1969: 316) meint dazu: „Läuft dieser Begriff nicht auf das Eingeständnis eines autonomen, orthogenetischen und von den Wechselfällen der Selektion wenig berührten Entwicklungskonzepts hinaus?“ Wäre es nun nicht möglich, daß sich auch *Parkia* über die im Tertiär bestehende Landbrücke ausgebreitet hat? Theoretisch könnte jedenfalls die vielleicht in Amerika entstandene Gattung auf diesem Weg in die Paläotropen eingewandert sein. *Parkia* ist kein Einzelfall, denn ähnliche Probleme ergeben sich auch bei anderen chiropterophilen und ornithophilen disjunkten Gattungen.

Nach den obigen Ausführungen möchte ich die Hypothese vertreten, daß die Malvaceen im Alt-Tertiär als ornithophiler Seitenzweig von Tiliaceen in tropischen Wäldern der Neuen Welt entstanden sind. Es erfolgte eine ökologische Auffächerung in Entomophile und später auch in Chiropterophile. Vor allem lichtliebende entomophile Arten wanderten über nördliche Landbrücken in die Paläotropen ein, wo es dann zu einer weiteren Differenzierung kam.

### Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie werden Untersuchungsergebnisse über die Bestäubungsbiologie von 24 Arten der Gattungen *Abutilon*, *Bakeridesia*, *Sida*, *Malvastrum* (Tribus *Malveae*), *Malvaviscus*, *Peltaea*, *Urena*, *Pavonia* (Tribus *Ureneae*) und *Hibiscus* (Tribus *Hibisceae*) mitgeteilt. Von diesen Arten sind *Bakeridesia paulistana*, *Malvaviscus arboreus*, *Pavonia schrankii* und *Hibiscus rosa-sinensis* ornithophil, *Abutilon pauciflorum*, *Sida carpinifolia*, *S. cordifolia*, *S. glaziovii*, *S. linifolia*, *S. martiana*, *S. rhombifolia*, *S. urens*, *Malvastrum coromandelianum*, *Peltaea speciosa*, *Urena lobata*, *Pavonia* cf. *lindmannii*, *P. communis*, *P. mollis*, *Hibiscus tiliaceus* und *H. henningsi* entomophil (meist *anus* melittophil) sowie 2 Sippen von *Abutilon* chiropterophil. *Pavonia malacophylla* ist vielleicht eine autogame ornithophil-melittophile Übergangsform. Die ebenfalls autogame *P. rosa-campestris* erhält keinen Besuch durch Bestäuber. Allogam sind die ornithophile *Bakeridesia paulistana* und der entomophile *Hibiscus henningsianus*. Fakultativ autogam sind die entomophilen *Sida carpinifolia*, *S. cordifolia*, *S. glaziovii*, *S. linifolia*, *S. martiana*, *S. rhombifolia*, *S. urens*, *Malvastrum coromandelianum*, *Peltaea speciosa*, *Pavonia communis* und *P. mollis*.

Vergleichende Untersuchungen an *Hibiscus henningsianus* mit extra-nuptialen Nektarien, am natürlichen Standort und in einem gestörten Biotop, tragen zum vieldiskutierten Problem des Ameisenschutzes bei.

Weiters werden alle bisherigen blütenbiologischen Notizen über Malvaceen systematisch zusammengestellt. Dabei zeigt sich, daß baum- oder strauchförmige allogame Arten meist ornithophil sind und daß der krautige Wuchs vorwiegend bei autogamen Entomophilen auftritt. Chiropterophilie ist vereinzelt auch in ornithophilen Gattungen ausgebildet. Ornithophile sind demnach offenbar in der Familie ursprünglich, Entomophile und Chiropterophile dagegen abgeleitet.

Die Malvaceen dürften im Alt-Tertiär in neotropischen Wäldern als primär ornithophiler Seitenast der Tiliaceen entstanden sein. Aus diesen Ornithophilen entwickelten sich zuerst Entomophile und später auch Chiropterophile. Die Ausbreitung der Familie erfolgte wahrscheinlich im Tertiär über damals noch vorhandene Landbrücken zwischen Nordamerika und Eurasien. Vor allem entomophile Malvaceen strahlten in die Paläotropen aus.

Die Tribus *Malopeae* scheint hinsichtlich des Fruchtbaues nicht ursprünglich (wie bisher angenommen), sondern abgeleitet zu sein. Es wird eine veränderte Reihung der Triben der Familie vorgeschlagen.

### Summary

#### Flower Biological Observations on Brazilian *Malvaceae* II.

In the present study flower biological observations on 24 *Malvaceae* species (tribes *Malveae*, *Ureneae* and *Hibisceae*) are communicated-

Some of these species, as *Bakeridesia paulistana*, *Malvaviscus arboreus*, *Pavonia schrankii* and *Hibiscus rosa-sinensis* are ornithophilous, others like *Abutilon pauciflorum*, *Sida carpinifolia*, *S. cordifolia*, *S. glaziovii*, *S. linifolia*, *S. martiana*, *S. rhombifolia*, *S. urens*, *Malvastrum coromandelianum*, *Peltaea speciosa*, *Urena lobata*, *Pavonia* cf. *lindmannii*, *P. communis*, *P. mollis*, *Hibiscus tiliaceus* and *H. henningsianus* are entomophilous (mostly melittophilous), and two species of *Abutilon* are chiropterophilous. *Pavonia malacophylla* seems to be a transitional ornithophilous-melittophilous form with self-compatibility. The inbreeding *P. rosa-campestris* could never be observed to be visited by pollinators. Outbreeding and incompatibility were found in the ornithophilous *Bakeridesia paulistana* and the entomophilous *Hibiscus henningsianus*. The entomophilous species *Sida carpinifolia*, *S. cordifolia*, *S. glaziovii*, *S. linifolia*, *S. martiana*, *S. rhombifolia*, *S. urens*, *Malvastrum coromandelianum*, *Peltaea speciosa*, *Pavonia communis* and *P. mollis* have facultative autogamy.

Investigations on *Hibiscus henningsianus* with extranuptial nectaries in a natural and a disturbed habitat, contribute to the problem of plant-protection by ants.

In another chapter flower biological notes on *Malvaceae* are summarized. It becomes evident that woody allogamous species are mostly ornithophilous, whereas there is a common relationship between herbaceous habit, autogamy and entomophily. Chiropterophily occurs sporadically in ornithophilous genera. Ornithophily therefore appears as the original condition in the family, while entomophily and chiropterophily are derived.

Evidence is presented to show that the *Malvaceae* originated during lower Tertiary time in neotropical forests as a primarily ornithophilous branch of the *Tiliaceae*. From this ornithophilous branch there evolved first entomophilous and later chiropterophilous groups. A spreading of the family to the paleotropics is assumed for the early Tertiary. Predominantly entomophilous species seem to have crossed the land connections between North America and Eurasia.

In regard to the gynoecium the *Malopeae* appear not (as always thought) as the most primitive but the most derived tribe of the family. An improved sequence of the tribes of the *Malvaceae* is proposed.

#### Literaturverzeichnis

- AUFSESS, A. VON, 1960: Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. *Z. vergl. Physiol.* **43**, 469—498.  
 BAKER, H. G., and B. J. HARRIS, 1957: The pollination of *Parkia* by bats and its attendant evolutionary problems. *Evolution* **11**, 449—460.  
 BELT, TH., 1874: The naturalist in Nicaragua.

- BORSSUM WAALKES, J. VAN, 1953: Enkele bloeiwaarnemingen bij twee *Sida*-soorten. Trop. Natuur **33**, 21—29.
- 1966: Malesian *Malvaceae* revised. Blumea **14**, 1—213.
- BURKILL, I. H., 1916: Notes on the pollination of flowers in India. Note 8, Miscellanea. J. Proc. Asiat. Soc. Bengal (n.s.) **12**, 239—265.
- 1919: Some notes on the pollination of flowers in the Botanic Gardens, Singapore, and in other parts of the Malay Peninsula. Gard. Bull. Singapore **2**, 165—176.
- BUTLER, JR., G. D., F. E. TODD, S. E. MCGREGOR, and F. G. WERNER, 1960: *Melissodes* bees in Arizona cotton fields. Agric. Exp. Stat. Univ. Arizona, Tucson, Techn. Bull. **139**, 1—11.
- CARLQUIST, S., 1966: The biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems in the floras of oceanic islands. Evolution **20**, 433—455.
- CORNER, E. J. H., 1968: The life of plants. Mentor Books, New York 1968.
- CRONQUIST, A., 1968: The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin, Boston 1968.
- DECKER, S., 1934: Kolibris und Blumen. Deutsche Schule São Paulo, Ber. 56. Schuljahr **1934**, 54—74.
- DELPINO, F., 1886: Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Mem. Accad. Ac. Ist. Bologna **7**, 215ff.
- DOCTORS VAN LEEUWEN, W. M., 1933: Over de bestuiving van *Sida rhombifolia* L. Trop. Natuur **22**, 150—154.
- 1938: Observations about the biology of tropical flowers. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **48**, 27—68.
- DODSON, C. H., 1966: Ethology of some bees of the tribe *Euglossini* (*Hymenoptera*; *Apidae*). J. Kansas Entomol. Soc. **39**, 607—629.
- EHRlich, P. R., 1970: Coevolution and the biology of communities. Biochem. Coevolution, Proc. 29th Ann. Biol. Colloquium, Oregon 1970, 1—11.
- FAEGRI, K., and L. VAN DER PIJL, 1971: The principles of pollination ecology. Ed. 2, Pergamon Press, Oxford 1971.
- FREE, J. B., 1970: Insect pollination of crops. Academic Press, London and New York 1970.
- FREY-WYSSLING, A., 1933: Über die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis* MÜLL. Ber. schweiz. bot. Ges. **42**, 109—122.
- 1935: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Springer, Berlin 1935.
- und C. AGTHE, 1950: Nektar ist ausgeschiedener Phloemsaft. Verh. schweiz. naturforsch. Ges. **1950**, 175—176.
- M. ZIMMERMANN und A. MAURIZIO, 1954: Über den enzymatischen Zuckerumbau in Nektarien. Experientia **10**, 491—497.
- FRISCH, K. VON, 1965: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer, Berlin, Heidelberg, New York 1965.
- FRITSCH, K., 1913: Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzenarten, insbesondere solcher aus dem österreichischen Küstenlande. 2. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **122**, 1—42.
- FRYXELL, P. A., 1963: Cleistogamy in the *Malvaceae*. Madroño **17**, 83—87.
- 1968: A redefinition of the tribe *Gossypieae*. Bot. Gaz. **129**, 296—308.
- 1969a: The genus *Cienfuegosia* CAV. (*Malvaceae*). Ann. Missouri Bot. Gard. **56**, 179—250.
- 1969b: The genus *Hampea* (*Malvaceae*). Brittonia **21**, 359—396.

- GOEBEL, K., 1924: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Jena 1924.
- GOTTSBERGER, G., 1967: Blütenbiologische Beobachtungen an brasilianischen Malvaceen. Österr. bot. Z. **114**, 349—378.
- 1971: Colour change of petals in *Malvaviscus arboreus* flowers. Acta bot. Neerl. **20**, 381—388.
- GRANT, K. A., and V. GRANT, 1968: Hummingbirds and their flowers. Columbia Univ. Press, New York and London 1968.
- GRANT, V., 1950: The protection of the ovules in flowering plants. Evolution **4**, 179—201.
- HAGERUP, O., 1932: On pollination in the extremely hot air at Timbuctu. Dansk bot. Arkiv **8**, 1—20.
- HANDLIRSCH, A., 1904: Über die Insekten der Vorwelt und ihre Beziehungen zu den Pflanzen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **54**, 114—119.
- HEEL, W. A. VAN, 1966: Morphology of the androecium in *Malvales*. Blumea **13**, 177—394.
- HEIDE, F. F. R., 1923: Bloembestuiwing in West-Java. Meded. algem. Proefstation Landbouw **14**, 20—37.
- HUTCHINSON, J., 1968: The genera of flowering plants. II. Clarendon Press, Oxford 1968.
- HUTH, E., 1887: Myrmecophile und myrmecophobe Pflanzen. Samml. naturw. Vorträge **7**, 3—27.
- JAEGER, P., 1957: Les aspects actuels du problème de l'entomogamie. 1. Bull. Soc. bot. Fr. **104**, 179—222.
- JANDA, CH., 1937: Die extranuptialen Nektarien der Malvaceen. Österr. Bot. Z. **86**, 81—130.
- JANZEN, D. H., 1966: Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. Evolution **20**, 249—275.
- 1967: Interaction of the bull's-horn Acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. SMITH) in eastern Mexico. Univ. Kansas Sci. Bull. **47**, 315—558.
- KERNER, A., 1876: Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Festschr. zool.-bot. Ges. Wien, **1876**, 189—261.
- KNOLL, F., 1931: Bestäubung. In: Handwörterbuch Naturw., 2. Aufl., 870—908, Jena 1931.
- 1956: Die Biologie der Blüte. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1956.
- KNUTH, P., 1904: Handbuch der Blütenbiologie. 3. Band, 1. Teil. (Bearbeitet und herausgegeben von E. LOEW). W. Engelmann, Leipzig 1904.
- KOERNICKE, M., 1918: Über die extrafloralen Nektarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen. Flora, Festschr. STAHL, **11/12**, 526—540.
- KORNERUP, A., and J. H. WANSCHER, 1963: Taschenlexikon der Farben. Musterschmidt, Zürich, Göttingen 1963.
- KUGLER, H., 1963: UV-Musterung auf Blüten und ihr Zustandekommen. Planta **59**, 296—329.
- 1966: UV-Male auf Blüten. Ber. dtsh. bot. Ges. **79**, 57—70.
- 1970: Blütenökologie. 2. Aufl. G. Fischer, Stuttgart 1970.
- LINSLEY, E. G., 1966: Pollinating insects of the Galápagos Islands. In: R. I. BOWMAN, The Galápagos, 225—232, Univ. Calif. Press.
- and J. W. MACSWAIN, 1958: The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (*Hymenoptera*, *Anthophoridae*). Evolution **12**, 219—223.

- LINSLEY, E. G., C. M. RICK, and S. G. STEPHENS, 1966: Observations on the floral relationships of the Galápagos carpenter bee (*Hymenoptera, Apidae*). Pan-Pacific Entomol. **42**, 1—18.
- LÜTTGE, U., 1961: Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion. I. *Planta* **56**, 189—212.
- MÄGDEFRAU, K., 1968: Paläobiologie der Pflanzen. G. Fischer, Stuttgart 1968.
- MELCHIOR, H., 1964: A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien. II. Gebr. Borntraeger, Berlin 1964.
- MÜLLER, F., 1873: Bestäubungsversuche an *Abutilon*-Arten. *Jenaische Z. Med. Naturw.* **7**, 22—45.
- MÜLLER, H., 1873: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider. W. Engelmann, Leipzig 1873.
- NIEUWENHUIS VON UEXKÜLL, M., 1907: Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* **6**, 195—327.
- PERCIVAL, M. S., 1965: Floral biology. Pergamon Press, Oxford 1965.
- PIJL, L. VAN DER, 1930a/b: Uit het leven van enkele gevoelige tropische bloemen, speciaal van de „Horlogebloemen“. *Trop. Natuur* **1930**, 161—169; 190—196.
- 1936: Fledermäuse und Blumen. *Flora (n. F.)* **31**, 1—40.
- 1937: Disharmony between Asiatic flower-birds and American bird-flowers. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* **48**, 17—26.
- 1941: Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. *Ann. Bot. Gard. Buitenzorg* **51**, 83—93.
- 1950: Met open ogen door stad en land. Van Dorp, Djakarta 1950.
- 1955: Some remarks on myrmecophytes. *Phytomorphology* **5**, 190—200.
- 1961: Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* **15**, 44—59.
- POPOVA, G. M., 1928: A contribution to the morphology and biology of *Hibiscus cannabinus* L. (russ.) *Bull. appl. Bot.* **19**, 463—496.
- PORSCH, O., 1924: Vogelblumenstudien I. *Jahrb. wiss. Bot.* **63**, 553—706.
- 1929: Vogelblumenstudien II. *Jahrb. wiss. Bot.* **70**, 181—277.
- 1939: Das Bestäubungsleben der Kakteenblüte I. *Cactaceae*, *Jahrb. dtsh. Kakt.-Ges.* **1939**, 1—80.
- RIDLEY, H. N., 1930: The dispersal of plants throughout the world. Reeve, Ashford 1930.
- RUSCHI, A., 1964: Os nomes vulgares dos beija-flores do Estado do Espírito Santo (*Trochilidae — Aves*). *Boletim Mus. Biol. „Mello-Leitão“*, Ser. Divulg. **22**, 1—3.
- 1967: Beija-flores das matas, dos scrubs, das savanas, dos campos e grasslands do Brasil, e a sua zoogeografia (*Trochilidae — Aves*). *Boletim Mus. Biol. „Mello Leitão“*, Ser. Biol. **51**, 1—23.
- SCHREMMER, F., 1969: Extranuptiale Nektarien. Beobachtungen an *Salix eleagnos* Scop. und *Pteridium aquilinum* (L.) KUEN. *Österr. bot. Z.* **117**, 205—222.
- SCHUMANN, K., 1891: *Malvaceae* I. In: C. F. P. MARTIUS, *Flora Brasil.* Vol. **12** (3), 254—455.
- 1895: *Malvaceae*. In: ENGLER, A., und K. PRANTL, *Die natürl. Pflanzenfam.* **III/6**, 30—53.
- SKEAD, C. J., 1967: The sunbirds of Southern Africa, also the sugarbirds, the white-eyes and the spotted creeper. A. A. Balkema, Cape Town, Amsterdam 1967.

- SKUTCH, A. F., and R. L. BURWELL, JR., 1928: The period of anthesis in *Hibiscus*. *Torreyana* **28**, 1—4.
- SPRINGENSGUTH, W., 1935: Physiologische und ökologische Untersuchungen über extraflorale Nektarien und die sie besuchenden Insekten. *Sitzungsber. Abh. naturf. Ges. Rostock*, 3. Folge, **5**, 31—110.
- THIES, S. A., 1953: Agents concerned with natural crossing of cotton in Oklahoma. *Agr. J.* **45**, 481—484.
- TREVIRANUS, L. CH., 1838: *Physiologie der Gewächse*. 2. Band. Bonn 1838.
- VOGEL, ST., 1954: Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippen-gliederung, dargestellt an Hand der Flora Südafrikas. G. Fischer, Jena 1954.
- 1968/69: Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilun-gen* I, II, III. *Flora*, Abt. B, **157**, 562—602; **158**, 185—222, 289—323.
- WERTH, E., 1956: *Bau und Leben der Blumen*. F. Enke, Stuttgart 1956.
- WIT, H. C. D. DE, 1964: *Höhere Pflanzen I*. In: KNAURS *Pflanzenreich in Farben*. Droemer, Zürich 1964.

Anschrift des Verfassers: Dr. GERHARD GOTTSBERGER, Departamento de Botânica, Faculdade de Ciências Médicas e Biológicas de Botucatu, Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil.