

Aus dem Zentralinstitut für Genetik und Kulturpflanzenforschung
der AdW der DDR in Gatersleben
(Direktor: Prof. Dr. H. Böhme)

Zur Blütenökologie der Roten Lichtnelke, *Silene dioica* (L.) Clairv. [*Melandrium rubrum* (Weigel) Garcke]

Von

Karl Hammer

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 14. November 1974)

In den letzten beiden Jahrzehnten hat die Blütenökologie einen deutlichen Aufschwung erfahren. Schwerpunktartig wurden Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Bestäubern, genetische und phylogenetische Erkundungen der Grundlagen der Blütenökologie und die angewandte Blütenökologie, die in ihrer Relevanz besonders durch die angestrebte Hybridproduktion in der Pflanzenzüchtung wächst, bearbeitet. Viele Fragestellungen sind zwar nur mit kompliziertem, kostenaufwendigem apparativem Aufwand lösbar, aber es lassen sich noch genügend Probleme finden, die durch einfache Beobachtungen, die allerdings etwas Zeit kosten, aufzuklären sind. Die folgenden Ausführungen sollen dazu als Beispiel dienen.

Silene dioica ist eine häufige Pflanze in Laubwäldern, Gebüsch, Auen, auf montanen Wiesen, an Waldrändern und Bachufern. Sie ist zweijährig oder zuweilen mehrjährig, aber nur einmal blühend. Ihre meist hellpurpurroten Blüten (es kommen auch blaßrötliche oder weißblühende Exemplare vor) öffnen sich zwischen 20 und 23 Uhr und schließen sich gegen Abend des folgenden Tages. Die Art ist gewöhnlich diözisch, selten treten auch einmal zwittrige Blüten auf. Zuweilen werden diese Zwitter durch den Brandpilz *Ustilago violacea* hervorgerufen, der die Ausbildung von Antheren in den weiblichen Blüten bewirkt (Strasburger, 1900). Die Vermehrung des Pilzes erfolgt dann durch das braunviolette Sporenpulver, das in den Antheren gebildet und durch bestäubende Insekten (Tagschmetterlinge, Käfer, Hummeln) übertragen wird. Normalerweise sind in den Blüten der weiblichen Pflanzen die Antheren und in denen der männlichen Pflanzen die Fruchtknoten nur als Rudimente zu erkennen. *Silene dioica* ist somit ein obligater Fremdbefruchter.

Der diözische Status, der die Fremdbefruchtung garantiert, kommt aber im Pflanzenreich nur relativ selten vor, weil die meisten Pflanzenarten dieselben Möglichkeiten, die durch die Diözie vermittelt werden können, durch andere Mechanismen, die zur Allogamie zwingen (z. B. Autoinkompatibilität, Protandrie, Protogynie), erreichen und gleichzeitig Vorteile wahren, die der monözische Status gewährt. Bei diözischen Arten muß also der Blühvorgang so ablaufen und das Blühen der weiblichen und männlichen Pflanzen derart aufeinander abgestimmt sein, daß nicht noch weitere Nachteile – zu dem Verlust der männlichen Pflanzen für die Samenproduktion – für die Vermehrung der Pflanzen durch das Ausbleiben der Befruchtung auftreten. Deshalb sind ein hohes Pollenangebot, das durch geeignete Vektoren auf die Narben gebracht werden kann, und eine darauffolgende reichliche Samenproduktion die Voraussetzung für die Erhaltung und Vermehrung der Art.

Um das Verhältnis von Pollenspendern und -empfängern zu prüfen, wurde eine Population am rechten Selkeufer zwischen Hoym und Gatersleben (nördliches Harzvorland) im Jahre 1974 ausgewählt. Vereinzelt stehende größere Bäume (z. T. Auwaldrest) werfen dort einen lichten Schatten auf eine gut ausgebildete Krautschicht mit sporadisch aufkommendem Unterholz, das noch genügend Raum für die Entwicklung von *Silene dioica* läßt. Bei der Überprüfung der Population wurde ein Anteil von 56 % weiblichen Pflanzen gefunden. Der Prozentsatz der weiblichen Pflanzen ist für die Fortpflanzung der Art bedeutungsvoll, denn je mehr von ihnen vorhanden sind, desto größer kann die Samenproduktion sein. Hohe Anteile weiblicher Pflanzen werden auch bei Correns (1928) zitiert, wobei in verschiedenen Arbeiten Angaben von 36,3 bis 49,6 % männlicher Pflanzen gefunden wurden. Allerdings beziehen sich diese Werte auch auf *Silene alba* (Mill.) E. H. L. Krause, die von Linné zusammen mit *Silene dioica* (L.) Clairv. unter dem Namen *Lychnis dioica* aufgeführt wurde. In der Blütenbiologie beider Arten bestehen aber, wie auch später noch gezeigt werden wird, keine wesentlichen Unterschiede.

Wie kommt es nun zum Überwiegen der weiblichen Pflanzen in der Population bei zahlenmäßig gleicher Produktion von männchen- und weibchenbestimmenden Spermakernen (Geschlechtsbestimmung durch die Männchen)? Schon Correns (1921) konnte diesen Mechanismus aufklären, indem er eine größere Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche mit weibchenbestimmenden Spermakernen im Griffel nachwies. Er stellte fest, daß die Samen des oberen Kapselabschnittes relativ mehr Weibchen geben als die des unteren, weil die Samenanlagen an der Spitze des Fruchtknotens, wo die Pollenschläuche eindringen, eher von einem der zuerst ankommenden Pollenschläuche (weibchenbestimmender Spermakern) befruchtet werden. Bei einem ausreichenden Pollenangebot sind durch die größere Wachstumsgeschwindigkeit ihrer Pollenschläuche die weibchenbestimmenden Spermakerne im Vorteil. Deshalb ist unter solchen gewöhnlich auftretenden Bedingungen ein Überwiegen der weiblichen Pflanzen charakteristisch. Erst wenn viele Weibchen vorhanden sind und deshalb relativ wenig Pollen zur Verfügung steht, erhalten alle Spermakerne die gleiche Möglichkeit zur Befruchtung, und der Anteil der männlichen Pflanzen erhöht sich. Wir finden hier ein gut funktionierendes System zur Sicherung der Befruchtung vor. Das Überwiegen der Weibchen in den Populationen läßt sich mit genetischen Differenzierungen der Geschlechtschromosomen erklären (Lloyd, 1974), die durch den Selektionsdruck auf maximale Gesamtsamenproduktion (Mulcahy, 1967; Kaplan, 1972) entstanden sein können.

Weiterhin wird eine ausreichende Bestäubung durch einen größeren Blütenreichtum der männlichen Pflanzen gewährleistet. Bei ihnen wurden in der untersuchten Population im Durchschnitt 28,9 und bei den weiblichen Pflanzen 7,7 gleichzeitig geöffnete Blüten je Pflanze beobachtet, wobei mit fortschreitender Blühzeit eine Änderung der durchschnittlichen Anzahl der Blüten je Pflanze zu verzeichnen war (s. Abb. 1). Bei Untersuchungen an *Silene alba* fand Mulcahy (1967), daß Samenproduktion und Pollenangebot positiv korreliert sind. Eine Zunahme an männlichen Pflanzen führt nun aber zu einer relativen Abnahme der kapselbildenden Weibchen, deshalb wird die Effektivität der Bestäubung durch eine größere Blütenanzahl je männliche Pflanze erhöht.

Und noch ein anderes Phänomen wirkt sich auf die Effektivität der Bestäubung aus: Es wurde verschiedentlich schon beobachtet, daß in den Populationen von *Silene dioica*, *Silene alba*, *Silene otites* (L.) Wib. u. a. die Männchen deutlich vor den Weibchen zur Blüte kommen. Die ersten Blüten eines Bestandes sind immer männlich. (Treten gelegentlich Zwitter auf, so sind diese protandrisch. Sogar die durch *Ustilago violacea* induzierten Zwitter sind deutlich protandrisch.) Aber auch die zuletzt blühenden Pflan-

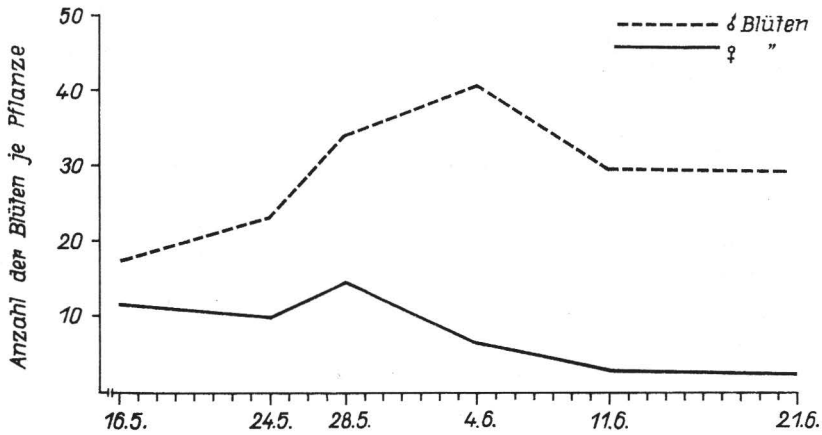


Abb. 1

zen sind, bedingt durch eine länger andauernde Blühperiode, Männchen. In der untersuchten Population wurde, beginnend mit dem 16. Mai, die Anzahl der geöffneten weiblichen und männlichen Blüten im Abstand einiger Tage festgehalten (Abb. 2).

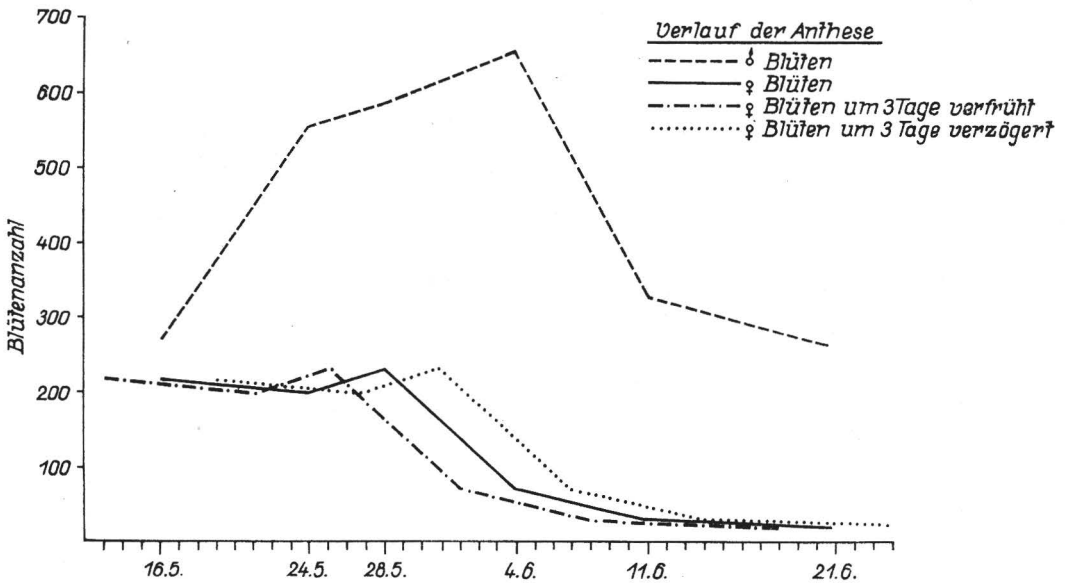


Abb. 2

Ebenso wie bei der Anzahl der Blüten je Pflanze sind auch hier die männlichen Blüten immer in der Überzahl. Das Verhältnis zwischen männlichen und weiblichen Blüten muß sich möglichst zugunsten des Bestäubers gestalten, da, wie schon erwähnt wurde, Pollenangebot und Samenproduktion positiv korreliert sind. Aus der Fläche zwischen den Kurven für die Entwicklung der Anzahl der weiblichen und der männ-

lichen Blüten läßt sich demnach auf die Quantität der Samenerzeugung schließen (Mulcahy, 1968). Bei einem genau abgestimmten Blühverlauf wäre ein Samenertrag von 100 % zu erwarten. Verschiebt sich das Blühen eines Partners – in unserem Fall wurde die Kurve für den Verlauf des Blühens der weiblichen Pflanzen theoretisch um 3 Tage verfrüht bzw. um 3 Tage verzögert – sinkt gewöhnlich die Fläche zwischen den Kurven und damit der mögliche Samenertrag. Durch Integration der Fläche zwischen den Kurven konnte festgestellt werden, daß bei einer Verfrühung um 3 Tage noch 99,7 % und bei einer Verzögerung um denselben Betrag 96,6 % der Samenproduktion des tatsächlichen Blühverlaufs zu erwarten wären. Dieses Ergebnis spricht für eine ausgeglichene Blütenökologie in unserer Population. Mulcahy (1968) zeigte in seinen Versuchen mit *Silene alba*, daß bei einer Verzögerung des Blühens der Weibchen zum beobachteten Wert eine Zunahme der Samenproduktion zu erwarten war. In seinen Untersuchungen wuchsen die Pflanzen auf Wiesen, die bald nach der Blüte gemäht wurden. Das für die Bestäubung günstige Verhältnis konnte sich nicht einstellen, weil der positive Effekt des späteren Blühens der Weibchen nicht den Nachteil des Abschneidens noch unreifer Kapseln – und damit des Verlustes dieser Samen – überwiegt. In unserem Fall wurden die Bestände nicht geschnitten. Sie waren wohl am 3. Juli völlig von *Galium aparine* L. überwachsen, so daß von diesem Zeitpunkt an keine Blüten mehr beobachtet wurden, sie gelangten aber unbeschadet zur Reife. Damit war die Gewähr gegeben, daß sich das Verhältnis zwischen Weibchen und Männchen im Blühverlauf optimal einstellen konnte.

Zur Verwirklichung eines guten Befruchtungserfolges und einer damit verbundenen hohen Samenproduktion kann bei der diözischen *Silene dioica* (ebenso wie auch bei *Silene alba*) sowohl das Verhältnis der Geschlechter (einerseits durch die Anzahl der Blüten, andererseits durch die Anzahl der Pflanzen ausgedrückt) als auch der Verlauf des Blühens der Geschlechter zueinander dienen. Auf Einwirkungen der Umwelt reagiert die Population mit einer Veränderung im Geschlechtsverhältnis bzw. im Blühverlauf. Durch diese Reaktion werden wieder günstige Bestäubungsverhältnisse erreicht. Aus den sehr ausgeglichenen Verhältnissen der untersuchten Population läßt sich auf einen ungestörten Biotop schließen.

S c h r i f t t u m

- Correns, C.: Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. *Hereditas* 2 (1921) 1–4.
- Correns, C.: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei höheren Pflanzen. *Handbuch d. Vererbungswissensch.* Bd. 2c. 1928.
- Kaplan, S. M.: Seed production and sex ratio in anemophilous plants. *Heredity* 28 (1972) 281–285.
- Lloyd, D. G.: Female-predominant sex ratios in angiosperms. *Heredity* 32 (1974) 35–44.
- Mulcahy, D. L.: Optimal sex ratio in *Silene alba*. *Heredity* 22 (1967) 411–423.
- Mulcahy, D. L.: The significance of delayed pistillate anthesis in *Silene alba*. *Bull. Torrey Botanical Club* 95 (1968) 135–139.
- Strasburger, E.: Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. *Biol. Centralbl.* 20 (1900) 675.

Dr. Karl Hammer
DDR - 4325 Gatersleben
Selkeweg