

# Makaronesische Endemiten: Zur Blütenbiologie von *Plocama pendula* Ait. (Rubiaceae)

I. Mendoza-Heuer, Zürich

Manuskript eingegangen am 20. Mai 1987

## Einleitung

*Plocama pendula* Ait. ist ein Strauch der küstennahen, «afrikanischen» Basalstufe der Kanarischen Inseln, den man leicht an den hängenden Zweigen mit auch bei grösster Trockenheit zartgrün bleibenden, schmal nadelartigen Blättern erkennt. Die Art siedelt an den feuchtesten Stellen im *Euphorbia*-Sukkulentenbusch, zu dessen Charakterarten sie gehört. Sie soll auf allen Inseln des Archipels vorkommen, wiewohl ihre Anwesenheit auf Lanzarote und Fuerteventura wenig belegt ist und in neuester Zeit nicht bestätigt werden konnte.

Die Blüten sind klein und unscheinbar, und die zunächst weisslich-durchscheinenden, beim Trocknen schwarz werdenden Beeren erreichen lediglich einen Durchmesser von etwa 4 mm. Es verwundert daher nicht, dass dieser kanarische Endemit, obwohl schon lange bekannt, noch zu wenig auf seine Blüten hin untersucht wurde. Zwar widmet bereits VIERA Y CLAVIJO (1799, in Ed. 1982 S. 64) dem «balo», wie ihn die Kanarier nennen, eine reizvolle und erstaunlich genaue Beschreibung. Wir erfahren zum Beispiel, dass die Blüten des «*Loranthus canariensis*» klein und weiss sind, der Kelch von 5–6 Zähnen gebildet wird, die auf dem unterständigen Fruchtknoten sitzen, und die trichterförmige Kronröhre in 5–6 nach innen gebogene Zipfel ausläuft, zwischen denen die Staubblätter eingefügt sind. Der Griffel, sagt der gleiche Autor, verdickt sich nach oben hin und ist an der Spitze ganz stumpf. Die Früchte werden mit schönen orientalischen Perlen verglichen, sollen aber sehr unangenehm riechen. Der «balo» wird trotzdem von den Ziegen gerne gefressen, erzeugt indessen eine schlecht schmeckende Milch.

Bei WEBB & BERTHELOT (1836–1850, S. 181) findet man folgende Bemerkung über den Griffel: «*Stylus cylindraceus. Stigmata 2–3, styli longitudine, claviformia, plumosa.*» Sie weicht von der Beschreibung des kanarischen Botanikers ab, stimmt dagegen überein mit unserer Abb. 1, B+D.

Zweihäusige (diözische) endemische Arten spielen nach CARLQUIST (1974, S. 520) und anderen Autoren eine bedeutende Rolle in Inselfloren. Am Beispiel von Hawaii wurde zu zeigen versucht, dass die meisten Inselankömmlinge zunächst zwittrige Blüten besaßen, ihre Nachkommen aber später zur Diözie übergingen. Die Selbstbestäubung in zweigeschlechtigen Blüten vereinfacht zweifellos die Ansiedlung. Später

wird sie aber unterdrückt. So soll auf die Dauer die genetische Vielfalt in einem kleinen Areal, wie es eine Insel darstellt, besser gewährleistet sein.

Auch beim kanarischen Gattungsendemiten *Plocama pendula* können zwei verschiedene Blütentypen unterschieden werden. Erste Ergebnisse meiner morphologischen Beobachtungen habe ich am Symposium für Morphologie, Anatomie und Systematik in Amsterdam 1983 mündlich mitgeteilt. Hier soll nun eine bebilderte Darstellung der Blütentypen mit anschließender Interpretation und Diskussion folgen. Für die Untersuchung wurde *Plocama*-Material benutzt, das ich während mehr als 20 Jahren auf drei kanarischen Inseln direkt beobachten und sammeln konnte.

### Beschreibung der Blüten

#### 1. *Gynosterile, funktionell männliche Blüte* (Abb. 1, A+C):

Kelch mehrzipflig (5–6), 1,5–2 mm lang, Krone mit klappiger Knospenform, dann ± glockenförmig, 5–7blättrig, Kronröhre ± gleich lang wie Zipfel, ganze Krone ca. 4,5–7 mm lang. Staubblätter mit Petalen alternierend, mit kurzem Filament unterhalb Kronzipfelansatz angewachsen, Antheren bis ca. 3 mm lang, eiförmig-länglich, intrors, rückseitig in der unteren Hälfte am Filament angeheftet, gelblich, später dunkel werdend, wenig aus der Krone herausragend. Griffel ganz, ± keulenförmig, an der Spitze manchmal andeutungsweise unterteilt, im oberen Teil dunkel werdend, manchmal mit Pollen besetzt, die Krone überragend.

#### 2. *Androsterile, funktionell weibliche Blüte* (Abb. 1, B+D):

Kelch reduziert wie bei 1., Krone mit klappiger Knospenform, dann ± glockenförmig, hellgelblich, 5blättrig, Kronröhre ± gleich lang wie Zipfel, ganze Krone ca. 4,5–5 mm lang. Staubblätter mit Petalen alternierend, im Schlund ohne Filamente sitzend, Antheren leer, bis 1,2 mm lang. Griffel im oberen Teil deutlich in 2–3 papillös-schuppige Äste geteilt, dunkelfarben, die Krone überragend.

Da ein einzelnes Individuum meistens lauter gleiche Blüten hervorbringt, kommt es zur Diözie. Nur wenige Sträucher konnten bisher als einhäusige Übergangsformen eingestuft werden: Zusammen mit vielen androfertilen Blüten sind beispielsweise einige wenige, dem Anblick nach ausgereifte Beeren am gleichen Strauch festzustellen (nach BAKER & COX, 1984, S. 249: Phänomen der undichten Zweihäusigkeit, «leaky dioecism»). Pflanzen mit hauptsächlich oder ausschliesslich «männlichen» Blüten überwiegen deutlich: Das Verhältnis ♂ / ♀ Pflanzen schwankt zwischen 5 : 1 und 1 : 1. Die Hauptblütezeit fällt in die Monate März–Mai. Beide Blütentypen strömen einen feinen, süsslichen Duft aus und werden reichlich von Bienen besucht.

### Ixoroide Bestäubungsmechanismen<sup>1</sup>

Ein Blick auf die Rubiaceen-Literatur zeigt, dass Blütendimorphismus in dieser grossen, alten Familie mit ihren rund 1000 Gattungen verbreitet ist. Heterostylie findet sich bei verschiedenen Tribus (Psychotrieae, Spermaceae, Hedyotideae und Mussaendeae). *Plocama* passt nicht hierher. Unter Heterostylie versteht man die

<sup>1</sup> abgeleitet von *Ixora*, einer mit *Coffea* verwandten Rubiaceengattung.

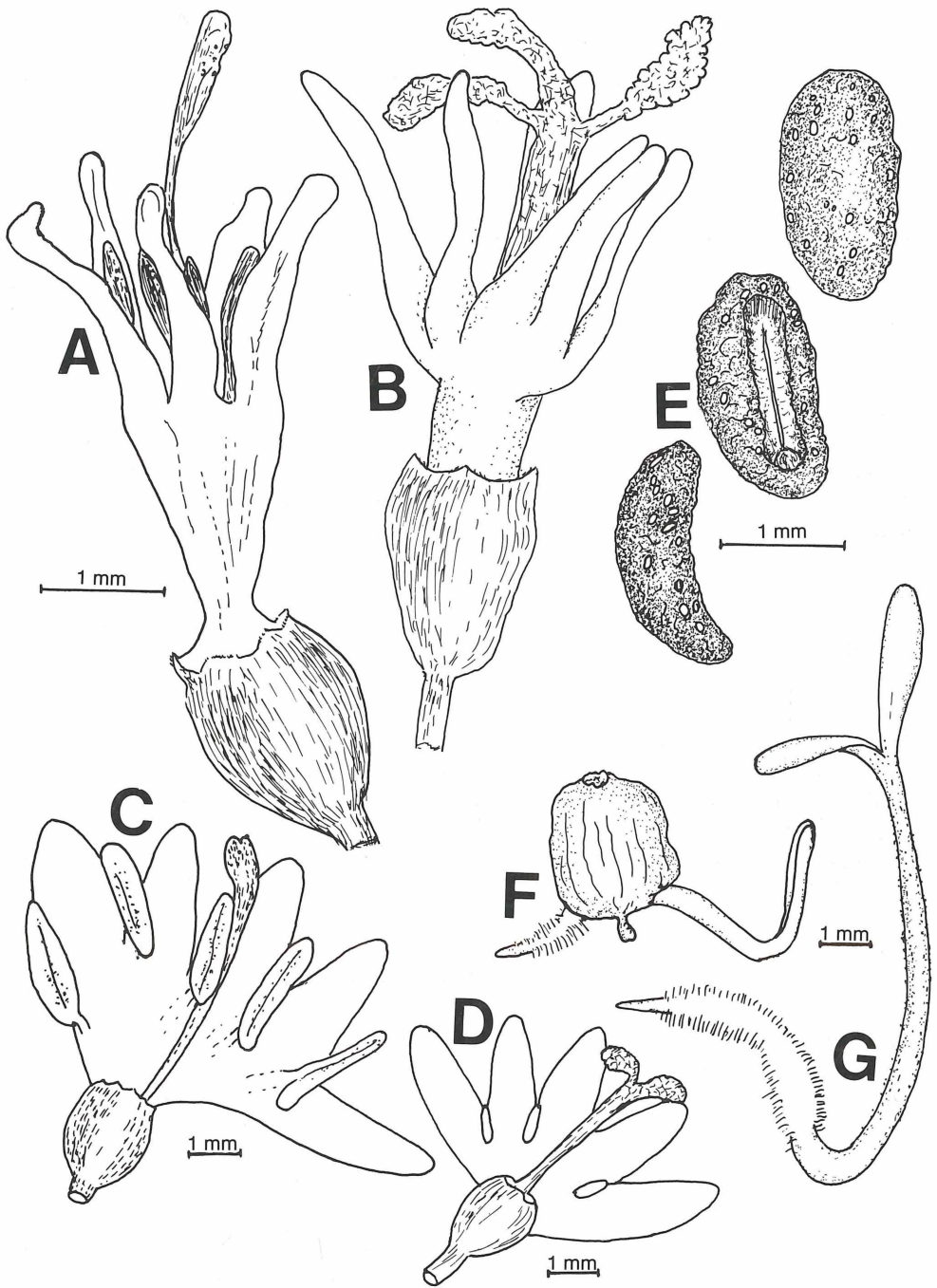


Abb. 1: *Plocama pendula* Ait. – A: «Männliche» Blüte von aussen. B: «Weibliche» Blüte von aussen. C: «Männliche» Blüte geöffnet, von innen. D: «Weibliche» Blüte geöffnet, von innen. E: Stein der *Plocama*-Frucht von drei Seiten. F: Beere mit Keimling. G: Keimpflanze 5 Tage alt.

Ausbildung von 2 (oder 3) Blütentypen (langgrifflige mit kurzen Staubblättern und kurzgrifflige mit langen Staubblättern). Die Blüten sind in jedem Fall zwittrig, führen aber auch so zur Fremdbestäubung. Geschlechtsbestimmende Zweigestaltigkeit im Blütenbau kommt in unserer Familie ebenfalls vor. Der Grad der Reduktion des einen Geschlechts ist variabel. Bei den Anthospermeae fallen in der Regel die Staubblätter oder der Griffel fast vollständig weg; die weiblichen Blüten, die nur einen Griffel aufweisen, sind dabei immer bedeutend kleiner (PUFF 1982, S. 359). Ein gutes Beispiel für diese Gruppe stellt der Tenerife-Endemit *Phyllis viscosa* Webb ex Christ dar.

Nicht zu verwechseln mit diesem Geschlechtsdimorphismus ist die bei den Rubiaceen sehr häufige Proterandrie: Erst werden die Staubbeutel reif und entlassen den Pollen; nachher erst wächst der Griffel heran, und die Narben können den Pollen einer andern, sich erst im männlichen Stadium befindlichen Blüte aufnehmen. Als Spezialfall dieser Vormännigkeit wird der ixoroide Bestäubungsmechanismus («ixoroid pollination mechanism», BREMEKAMP 1934, S. 11–12) bei der Rubiaceen-Gattung *Pavetta* beschrieben: Der keulige Griffel berührt in der Knospe die sich nach innen öffnenden Staubbeutel und schiebt beim Auswachsen einen Teil der bereits reifen Pollenkörner aus der Krone heraus und präsentiert sie den anfliegenden Insekten; erst später teilt sich die Griffelspitze in die drei empfängnisbereiten Narbenäste.

Auch diözische Varianten dieses Bestäubungsmechanismus sind bekannt geworden. Bei *Plocama pendula* scheint es sich nun um einen solchen zu handeln: Bei den männlichen Blüten, deren Antheren mit reifem Pollen gefüllt sind, dient der einfache, lange Griffel nur der Darbietung des Pollens. Er bleibt geschlossen, während bei den weiblichen Blüten, erkennbar an den reduzierten Staubbeuteln, eine sofortige Gliederung der Griffelspitze in 3 oder 2 federige Narbenäste erfolgt. Es kann hier nicht von Gynodiözie gesprochen werden, da die normale 2geschlechtige Blüte fehlt.

Der gut ausgebildete, lange Griffel der männlichen *Plocama*-Blüte hatte zur irrigen Auffassung geführt, dass es sich hierbei um eine normale Zwitterblüte handeln müsse, da zudem die androsterilen Blüten mit dem auffälligen dreiarmligen Griffel viel weniger häufig sind.

### Vorkommen der ixoroiden Bestäubungsform bei den übrigen Rubiaceen

Ähnliche Blütenverhältnisse sind bei der in den Tropen weitverbreiteten Tribus der Gardenieae zu beobachten. So stellt schon SCHUMANN (1891, S. 84) eine *Thieleodoxa* sp. aus Brasilien dar: Die männlichen Blüten besitzen einen ungeteilten, länglichen und gefurchten Griffel, während derjenige der weiblichen Blüten 4 dicke Äste ausbreitet. HALLÉ (1967, S. 129) bildet zwei verschiedene *Genipa americana*-Blüten ab und kommentiert die hier vorkommende diözische Form des ixoroiden Bestäubungsmechanismus, die vorher nicht als solche erkannt worden war. Nach BRIDSON & ROBBRECHT (1985, S. 110) ist die ixoroide Bestäubungsform unter den Vertretern mit zweigeschlechtigen Blüten bei den Pavetteae sehr verbreitet. Eingeschlechtige Blüten mit Griffeln, wie sie *Plocama* zeigt, kommen jedoch nur in 3–4 Gattungen der gleichen Tribus und in den verwandten Hypobathreae, Gardenieae s. str. und Vanguerieae vor. Die altweltlichen diözischen Arten sind hauptsächlich auf Madagaskar und in Asien häufig, nicht aber auf dem afrikanischen Kontinent. Nun hat aber *Plocama*

(Unterfamilie Rubioideae) nach der heutigen Systematik wenig mit den Gardenieae und verwandten Triben (Unterfamilie Cinchonoideae) zu tun, wenn man von den Bestäubungsverhältnissen absieht. PUFF (1982, S. 370/371) nahm die Gattung aus den Anthospermeae heraus und stellte sie, vor allem aufgrund blütenbiologischer Merkmale, zu den nahestehenden Paederieae (gleichfalls Rubioideen). Damit bezeichnete er einige vorwiegend südwestasiatische Gattungen als nächste Verwandte des kanarischen Endemiten.

Es ist noch weiter zu untersuchen, ob und wie weit *Plocama pendula* systematisch eine Brückenposition zwischen den beiden grossen Unterfamilien Cinchonoideae und Rubioideae einnimmt.

### Zweihäusigkeits-Syndrom

Wenn solche Zusammenhänge bestehen, kann man annehmen, dass die Vorfahren von *Plocama* schon mit der ixoroiden Bestäubungsform aus dem ostmediterranean-asiatischen Raum auf die Inseln eingewandert sind. Es stellt sich dann die Frage, ob sie bei ihrer Ankunft auf den Kanaren die zweihäusige Variante bereits entwickelt hatten.

Bei näherem Studium des Diözies-Phänomens findet man, dass es dabei nicht um ein einzelnes Merkmal in der Blütenstruktur, sondern um einen die ganze Pflanze betreffenden Merkmalkomplex geht. Von allen Angiospermen-Arten sind nur etwa 4% zweihäusig. Die Hauptmasse der diözischen Arten kommt in tropischen Wäldern und auf ozeanischen Inseln vor. In den halb-laubwerfenden Tieflandwäldern Costa Ricas sind nach den Schätzungen von BAWA & OPLER (1975) 22% der Baumarten diözisch. In einem Vergleich mit anderen Untersuchungen zeigen diese Autoren, dass die Häufigkeit der zweihäusigen Arten und Individuen in nördlich-temperierten Wäldern deutlich geringer ist, dafür sind monözische zahlreicher. Sie konnten auch darlegen, dass Zweihäusigkeit vorwiegend an die verholzten Glieder einer Familie gebunden ist (dies erklärt zugleich die geringere Zahl diözischer Arten in temperierten Wäldern). Die gleichen Autoren fanden des weiteren bei der Mehrzahl der diözischen Arten ihres Untersuchungsgebiets eine beachtliche Konstanz hinsichtlich Blütengrösse und -farbe. Die Blüten sind in der Regel klein und erreichen kaum eine Länge von 1 cm. Sie sind vorwiegend weiss, gelb oder grünlich. Die Bestäubung erfolgt durch kleine Insekten. Geringe Grössenunterschiede zwischen männlichen und weiblichen Blüten erscheinen bei der Mehrzahl der diözischen Arten.

Alle diese Merkmale treffen auf *Plocama pendula* zu. GIVNISH (1980, S. 968) macht auf eine weitere Beziehung aufmerksam: Zweihäusigkeit tritt sehr häufig in Gattungen mit fleischigen Früchten auf, während einhäusige Arten meist durch den Wind verbreitet werden. Auch hier stimmt unsere Art mit den betrachteten diözischen Arten überein.

### Verbreitungsbiologie

Man nimmt zunächst an, dass die 1–3samigen, beerigen Früchte von *Plocama pendula* durch Küstenvögel verbreitet werden. Zu diesem Thema liefern BARQUIN & WILDPRET (1975, S. 46–50) einige interessante Beobachtungen. Auf den vier west-

lichen kanarischen Inseln hausen vier verschiedene Subspecies der endemischen Eidechse *Gallotia (Lacerta) galloti*. Auf Tenerife wurden 10 Exkremente dieser Eidechse untersucht, und man fand insgesamt 495 *Plocama*-Samen darin! Ein Teil davon wurde auch zum Keimen gebracht. Die kanarische Eidechse ist aber nicht spezialisiert, sie frisst offenbar auch Trauben, Feigen, Tomaten, Kompositenachänen und *Ilex*-Beeren. Bei *Plocama* kann jedoch an eine altertümliche, echte Saurochorie gedacht werden<sup>2</sup>. Vielleicht ist auch das übelriechende Laub attraktiv für Tiere mit gutem Geruchssinn. Vogelverbreitung ist allerdings nicht auszuschliessen – wie käme die Art sonst auf die Inseln? Es ist aber auch vorstellbar, dass ein Raubvogel, z. B. ein «cernícalo» (*Falco tinnunculus*) eine Eidechse samt Samen verzehrt und die Art so weiter verbreitet. Schliesslich ist auch Transport durch Meeresströmung oder Verschleppung durch Ziegenfutter sammelnde Einwohner möglich.

Das Überleben der Art ist jedenfalls nicht an endozoische Verbreitung gebunden. Ihre Samen keimen ohne vorherige Darmpassage ganz vorzüglich in Petrischalen auf feuchtem Filterpapier. Bei etwa 20° C brachte ich ca. 90% der eingelegten Beeren am Licht zum Keimen. Beeren mit 3 Steinen lieferten bis 3 Keimpflänzchen. Die minimale Keimzeit (bis zum Erscheinen des Würzelchens) betrug bei dieser Probe etwa 11 Tage. Die Früchte waren vorher ca. 7 Jahre lang auf einem Herbarbogen aufbewahrt worden.

Die Überlebenschancen der Art sind von der Erhaltung der Keimfähigkeit her recht gut. Der offenkundige Nachteil, den zweihäusige Pflanzen als Pioniere bei der Besiedlung von Neuland haben, wird durch die Verbreitung eines Diasporen-«Multi-packs» (mehrere mehrsamige Beeren in einer Defäkation) wettgemacht, so dass leicht eine ganze Kolonie mit männlichen und weiblichen Pflanzen entstehen kann. Ausbreitungsschwierigkeiten äussern sich vielmehr in einer geringen Fernverbreitung und gehinderter Eroberung ganz verschiedener, neuer Lebensräume, die zur Artbildung anregen könnten, wie sie für Insellöcher charakteristisch ist. Vermutlich hängt die Arealbegrenzung von *Plocama pendula* u. a. mit den transportierenden Tieren zusammen, die sich immer in den gleichen Lebensgemeinschaften bewegen.

Dem Zweihäusigkeits-Syndrom (verholzte Pflanzen mit kleinen, einfachen entomophilen Blüten, fleischigen Früchten und tropischer Verwandtschaft) möchte man als weiteres Merkmal die geringe Variabilität der Art hinzufügen. Die kanarischen Solitärendemiten (u. a. *Bosea yervamora* L. und *Neochamaelea pulverulenta* [Vent.] Erdtm.) können unter dem gleichen Gesichtswinkel gesehen werden.

## Summary

Two types of flowers are present in *Plocama pendula*. This monotypic generic endemite from the Canarian Islands is (imperfectly) dioecious. A modified version of the ixoroid pollination mechanism is described. The same mechanism can be observed in Gardenieae and related tribes belonging to a systematically different subfamily. The seeds of *Plocama pendula* are dispersed by the plurivorous Canarian lizards

<sup>2</sup> Die teilweise bis zum Boden reichenden, hängenden Zweige erleichtern den Eidechsen den Zugang zu den Beeren, wie MOLINA BORJA (1986, p. 23) bei seinen Beobachtungen an *Gallotia stehlini* direkt feststellen konnte.

(saurochory). The high germination potential of the seeds has been proved by an experiment. It is concluded that the dioecism syndrome (woody plants with small, inconspicuous, insect-pollinated flowers, fleshy fruits and relatives in the tropics) should prevail in solitary endemic species.

### Literatur

- 1984 BAKER, H. G. & COX, P. A.: Further thoughts on dioecism and islands. *Ann. Missouri Bot. Gard.* vol. 71, p. 224–253.
- 1975 BARQUIN DIEZ, E. & WILDPRET DE LA TORRE, W.: Diseminación de plantas canarias. *Datos iniciales. Vieraea* vol. 5 (1–2), p. 38–60.
- 1976 BAWA, K. S. & OPLER, P. A.: Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution*, vol. 31, p. 64–68.
- 1934 BREMEKAMP, C. E. B.: A monograph of the genus *Pavetta* L. *Feddes Repert. Bd.* 37, S. 1–208.
- 1985 BRIDSON, D. M. & ROBBRECHT, E.: Further notes on the tribe Pavetteae (Rubiaceae). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* vol. 55, p. 83–115.
- 1974 CARLQUIST, S.: *Island Biology*. Columbia University, New York & London. 660 S.
- 1980 GIVNISH, Th. J.: Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: Dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* vol. 34, p. 959–972.
- 1967 HALLÉ, F.: Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardeniées (Rubiaceae). *Mém. O.R.S.T.O.M.* vol. 22, 146 p.
- 1986 MOLINA BORJA, M.: Notes on the diet of *Gallotia stehlini* (Fam. Lacertidae) as obtained from behaviour observations. *Vieraea* vol. 16, p. 23–26.
- 1982 PUFF, C.: The delimitation of the tribe Anthospermeae and its affinities to the Paederieae (Rubiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* vol. 84, p. 355–377.
- 1986 ROBBRECHT, E. & PUFF, C.: A survey of the Gardenieae and related tribes (Rubiaceae). *Bot. Jahrb. Syst. Bd.* 108, S. 63–137.
- 1891 SCHUMANN, K.: Rubiaceae. In ENGLER, A. & PRANTL, K. (Herausg.): *Die natürlichen Pflanzenfamilien* Bd. 4 (4). Engelmann, Leipzig. 156 S.
- 1982 VIERA Y CLAVIJO, J. de: *Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias* (1. Ed. 1866). In Alvar (ed.): *Mancomunidad Cabildos Las Palmas*. 472 S.
- 1836–1850 WEBB, P. B. & BERTHELOT, S.: *Histoire naturelle des îles Canaries*, vol. III. *Phytogeographia* vol. 2, 496 S.

*Adresse der Autorin:*

Dr. Ilse Mendoza-Heuer, Scheuchzerstr. 10, CH-8006 Zürich.