
Die Gesneriaceen Afrikas und ihre vogelblütigen Vertreter: *Streptocarpus dunnii* und *S. myoporoides*

ANTON WEBER, DIRK U. BELLSTEDT & MICHAEL MÖLLER

Abstract

The African continent (incl. Madagascar and the Comoro Islands) is relatively poor in Gesneriaceae. Moreover, African Gesneriaceae are also poor in typical tropical pollination syndromes such as ornitho- or chiropterophily (bird or bat pollination). The latter is completely absent and there are only two species that clearly exhibit a bird pollination syndrome: *Streptocarpus dunnii* and *S. myoporoides*. These species are presented and discussed here in context with a new concept of *Streptocarpus*. Concluding from differences in vegetative, inflorescence and floral morphology (molecular, chromosomal etc. data are not yet available for *S. myoporoides*), the two species are apparently not closely related and it appears that ornithophily has evolved twice in the African Gesneriaceae.

Zusammenfassung

Der Afrikanische Kontinent (inkl. Madagaskar und die Komoren) ist relativ arm an Vertretern der Gesneriaceae. Afrikanische Gesneriaceen sind auch arm an typisch tropischen Bestäubungsmustern wie Vogel- und Fledermausblütigkeit. Während das letztere Syndrom völlig fehlt, gibt es nur zwei Arten, die klar das Syndrom der Vogelblütigkeit (Ornithophilie) aufweisen: *Streptocarpus dunnii* und *S. myoporoides*. Diese beiden Arten werden hier im Zusammenhang mit dem neuen taxonomischen Konzept der Gattung *Streptocarpus* näher vorgestellt. Auf Grund der gravierenden Unterschiede im Bau des Vegetationskörpers, der Blütenstände und Blüten (molekulare, chromosomale etc. Daten von *S. myoporoides* fehlen) kann man darauf schließen, dass die beiden Arten nicht nahe verwandt sind und die Ornithophilie bei den afrikanischen Gesneriaceen zweimal voneinander unabhängig entstanden ist.

1. Einleitung

Neben dem Usambaraveilchen (*Streptocarpus ionanthus*, früher *Saintpaulia ionantha*) und den „Gloxinien“ (Zuchtformen von *Sinningia speciosa*) haben sich in den letzten Jahrzehnten weitere Gesneriaceen als Zimmerpflanzen etabliert: *Streptocarpus rexii*, *S. primulifolius* und verwandte Arten, und davon ausgehend eine Unzahl von Hybriden und Zuchtformen. Die Blütenform des Wildtyps ist die einer relativ großen Trichterblüte mit schwach zweilippigem Saum, die Färbung hell-blau, mit dunklen Linien (Saftmale), die in den Kronenschlund hineinführen (Abb. 1a, b). Man könnte glauben, das sei die typische Blütenform der Gattung *Streptocarpus*. Dem ist aber nicht so, insbesondere dadurch, dass vor einigen Jahren die Gattung neu definiert wurde und alle afrikanischen Gesneriaceen (außer *Epithema*) *Streptocarpus* einverleibt wurden (NISHII et al. 2015), hat sich das Spektrum an Blütenformen enorm erweitert.

Obwohl *Streptocarpus* ein riesiges Verbreitungsgebiet einnimmt (das westliche tropische Afrika sowie das gesamte zentral- und südöstliche Afri-

ka, Madagaskar und die Komoren, Abb. 2), also tropisch-subtropisch geprägt ist, fällt auf, dass die Blüten fast immer das Syndrom der Insektenblütigkeit (Entomophilie) aufweisen. Typisch tropische Bestäubungssyndrome, wie wir sie von mittel- und südamerikanischen und asiatischen Gesneriaceen kennen, fehlen: Fledermausbestäubung (Chiropterophilie) fehlt komplett, und nur zwei Arten weisen eindeutig das Syndrom der Vogelbestäubung auf, nämlich *Streptocarpus dunnii* und *S. myoporoides*. Hier werden diese beiden interessanten und höchst attraktiven Arten näher vorgestellt.

2. Die Gesneriaceen des afrikanischen Kontinents

Die Gesneriaceae sind eine hauptsächlich tropisch-subtropisch verbreitete Familie mit etwa 150 Gattungen und an die 3700 Arten. Grob die Hälfte entfallen auf Mittel- und Südamerika, die andere Hälfte auf Afrika, Zentral-, Ost-, Süd- und Südostasien und die Inselwelt des Malaiischen Archipels und des Pazifiks.

Obwohl der Afrikanische Kontinent (mit Madagaskar und kleineren Inselgruppen) riesen-



Abb. 1a: Blüten von *Streptocarpus rexii*. Diese und weitere Arten der Gattung *Streptocarpus* sind der Ursprung von zahlreichen Hybriden und Zuchtformen. (Foto: M. MÖLLER)



Abb. 1b: *Streptocarpus primulifolius*, eine weitere Ausgangsart für ornamentale Gesneriaceen. (Foto: M. MÖLLER)



Abb. 2: Verbreitung der Gesneriaceen auf dem afrikanischen Kontinent. Rötlich-schattierte Gebiete: *Streptocarpus*. Gelbe Kreuze: Länder mit Fundorten von *Epithema tenue*. Grüner Kreis: *Streptocarpus dumii* (nur in der Provinz Mpumalanga der Republik Südafrika und in den angrenzenden Teilen des Königreiches Eswatini (Swasiland). Blauer Kreis: *S. myoporoides* (endemisch im Mt. Ribauè und Mt. Chinga Gebirge, Provinz Nampula, Mosambik). (Karte: erstellt mit SimpleMapper, SHORHOUSE 2010, von M. MÖLLER)

groß ist, sind hier bisher nur 180 Arten bekannt. Davon entfallen eine Art auf die Gattung *Epithema* (*E. tenue*), 132 *Streptocarpus*-Arten auf Afrika und 47 *Streptocarpus*-Arten auf Madagaskar und die Komoren – insgesamt eine vergleichsweise geringe Zahl. Das geflügelte Wort „Africa – odd man out“ (Artenarmut der afrikanischen Regenwälder) trifft somit auch für die Gesneriaceen zu.

Epithema tenue kommt nur im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes von *Streptocarpus* vor, das in vier verschiedenen große Teilareale zerfällt (vgl. Abb. 2).

3. Alte und neue taxonomische Konzepte der afrikanischen Gesneriaceen

Traditionell hat man die afrikanischen Gesneriaceen in 10 Gattungen gegliedert. Die wohl bekannteste ist *Saintpaulia* zusammen mit der Hauptgattung *Streptocarpus* mit sich postfloral spiralig eindrehenden Kapsel Früchten (vgl. Abb. 3). Dazu kommen acht weitere, nur eine bis wenige Arten umfassende Gattungen mit geraden Früchten. Die molekularsystematischen Studien von NISHII et al. (2015) haben jedoch gezeigt, dass außer *Epithema* alle Gattungen (also auch *Saintpaulia*) in *Streptocarpus* einbezogen werden müssen. Die Drehung der Früchte erscheint als

ursprüngliches Merkmal der Gattung. Sie ging in der Evolution mehrmals verloren: fünf Mal in der Untergattung *Streptocarpella* und drei Mal in der Untergattung *Streptocarpus*.

Taxonomisch nicht davon betroffen ist, wie erwähnt, die Gattung *Epithema* mit insgesamt 20 Arten (BRANSGROVE & MIDDLETON 2015). Sie hat ihre Hauptverbreitung in Südostasien und ist in Afrika mit *E. tenue* vertreten. Die Frage, wie *Epithema* bis nach Westafrika gekommen ist (Fernverbreitung?) oder ob das Verbreitungsgebiet der Gattung *Epithema* früher viel größer war als heute, ist zur Zeit ungeklärt. *Streptocarpus* hat sich in Afrika anscheinend von Norden her nach Süden und Westen ausgebreitet (MÖLLER & CRONK 2001).

4. Taxonomische Geschichte von *Streptocarpus*

Die Gattung *Streptocarpus* wurde von dem Britischen Botaniker JOHN LINDLEY (1799–1865) im Jahre 1828 etabliert, die begleitende Illustration ist in Abb. 3. wiedergegeben. Sie zeigt sehr schön die Blütenform, die blasslila Blütenfarbe mit den linienförmigen Saftmalen und eine gedrehte Frucht. Die beiden Fruchtklappen drehen sich im Laufe der Fruchtentwicklung in Form einer Doppelhelix ein.

LINDLEY stellte die Gattung *Streptocarpus* nicht auf Grund einer neuentdeckten Art auf, sondern auf der Basis einer Pflanze, die schon vorher als *Didymocarpus rexii* beschrieben worden war. Exemplare dieser Pflanze und Samen wurden von J. BOWIE (1789–1869) in Südafrika gesammelt und nach Kew geschickt. Die formale Beschreibung als neue Art (*Didymocarpus rexii*) erfolgte 1827 durch W. J. HOOKER (1785–1865). *Streptocarpus rexii* ist die Typus-Art von *Streptocarpus* und heißt mit vollem Namen *Streptocarpus rexii* (Bowie ex Hook.) Lindl.

Im Laufe der Zeit sind mehr als 130 Arten dazugekommen. Die erste zusammenfassende und umfassende Darstellung von *Streptocarpus* (im traditionellen Sinne, 132 Arten) findet sich im Buch "Streptocarpus. An African Plant Study" von HILLIARD & BURTT (1971). Diese



Abb. 3: *Streptocarpus rexii*, die Typus-Art der Gattung *Streptocarpus*. Die Abbildung ist Teil der Erstbeschreibung der Gattung *Streptocarpus*. (LINDLEY 1828, T. 1173)

enthält neben allgemeinen Kapiteln und Beschreibungen der bis dahin bekannten Arten zahlreiche instruktive Blütenzeichnungen, Fotos und Verbreitungskarten.

Nach 2000 wurde zuerst *Linnaeopsis* (DARBYSHIRE 2006) und später *Saintpaulia* (CHRISTENHUSZ 2012) auf der Basis der Daten von MÖLLER & CRONK (1997a,b, 1999) in *Streptocarpus* einbezogen, bis NISHII et al. (2015) alle afrikanisch-madagassischen Gesneriaceen (bis auf *Epithema tenue*) in *Streptocarpus* eingliedert haben (siehe oben).

5. Blütenvielfalt und Bestäubungssyndrome von *Streptocarpus*

Nicht überraschend ist, dass sich, insbesondere auch durch die Einbeziehung der geradfrüchtigen



Abb. 4: Blütenformen (in Vorder- und Seitenansicht) in der Gattung *Streptocarpus* (sensu NISHII et al. 2015); A: *S. nobilis* (runde offene Blütenröhre); B: *S. beampingaratrensis* (kleine bauchige Blüte); C: *S. muscosus* (kleine bauchige Blüte); D: *S. thysanotus* (*Labellanthus*-Typ); E: *S. saxorum* („Schlüsselloch-Blüte“); F: *S. caulescens* (Maskenblüte); G: *S. ionanthus* (*Saintpaulia*-Typ); H: *S. goetzeanus* (*Saintpaulia*-Typ); I: *S. papangae* (kleine bauchige Blüte); J: *S. hildebrandtii* (kleine bauchige Blüte); K: *S. ibityensis* (kleine bauchige Blüte); L: *S. montanus*; M: (von links nach rechts): *S. bullatus*, *S. montanus*, *S. parensis*, *S. schliebenii*; N: *S. rexii* (runde offene Blütenröhre); O: *S. dunzii* (ornithophiler Typ). – Maßstab: 5 mm. Aus NISHII et al. (2015), Fig. 6. (Fotos: M. MÖLLER)

gen Gattungen, eine große Blütenvielfalt ergibt (Abb. 4). HARRISON et al. (1999) haben versucht, die Blütenvielfalt von *Streptocarpus* (s. s.) zu gliedern und haben sechs Grundtypen unterschieden. Zuletzt haben MÖLLER et al. (2019) einen Versuch unternommen, die Blütenvielfalt und Bestäubungssyndrome von *Streptocarpus* nun in dem neu definierten Umfang zu ordnen. Sie unterscheiden sieben Haupt- und mehrere Subtypen. Der phylogenetisch ursprünglichste Typ ist nach den Studien von HUGHES et al. (2006) jener, wie er bei *S. beampingaratrensis* oder *S. muscosus* anzutreffen ist (Abb. 4 B, C). Die Blüten sind klein und bauchig. Dieser Typus kommt bei etwa einem Drittel der *Streptocarpus*-Arten vor, wobei viele Arten Selbstbestäuber sind. Von diesem ausgehend haben sich parallel die weiteren Blütentypen entwickelt.

Die überwiegende Zahl der Arten ist insektenblütig. Als Bestäuber kommen Bienen, Schmetterlinge und Fliegen (!) in Frage. Letzteres ist ungewöhnlich und einzigartig bei den Gesneriaceen. Der südafrikanische Biologe J. MANNING hat nach Mitteilung von POTGIETER & EDWARDS (2005) langrüsselige Fliegen (*Stenobasipteron wiedemanni*, Nemestrinidae) beim Blütenbesuch von *Streptocarpus formosus* beobachtet. Die Autoren DUB und MM konnten diese Bestäubung für *Streptocarpus primulifolius* bestätigen. Da die Blütenform dieser Arten vielen anderen Arten der Untergattung *Streptocarpus* ähnelt, muss man annehmen, dass hier Fliegenbestäubung eine große Rolle spielt.

Als typisch tropisches Phänomen kann die Bestäubung durch Wirbeltiere angesehen werden. Während bei den Gesneriaceen weltweit keine Fälle von Bestäubung durch nicht-fliegende Säugetiere (Therophilie) bekannt sind, spielt Vogelblütigkeit (Ornithophilie) in Mittel- und Südamerika durch die Existenz der Kolibris (Trochilidae) eine eminent wichtige Rolle. Dort und nur dort sind auch viele Fälle von Fledermausblütigkeit (Chiropterophilie) bekannt. In Asien gibt es nach bisherigem Wissen keine chiropterophilen Vertreter, und die Ornithophilie ist auf zwei große Gattungen, *Aeschynanthus* (ca. 180 Arten) und *Agalmyla* (ca. 100 Arten) konzentriert. Daneben gibt es ei-



Abb. 5: *Streptocarpus dunnii*. (Aus J. D. HOOKER 1886, T. 6903)

nige wenige ornithophile „Ausreißer“ in primär insektenblütigen Gattungen (z. B. *Petrocodon coccineus* als einzige vogelblütige Art von *Petrocodon*, 45 Arten). Vielleicht fallen auch einige *Oreocharis*- und *Didymocarpus*-Arten mit orange-roten Blüten in diese Kategorie.

6. *Streptocarpus dunnii*

Im Gegensatz zu *Streptocarpus myoporoides* ist *S. dunnii* eine schon lange und gut bekannte Art. Sie wurde 1886 von J. D. HOOKER in „Curtis's Botanical Magazine“ eingehend beschrieben und abgebildet (Abb. 5). Der Artbeiname *dunnii* ehrt den Geologen und Pflanzensammler E. G. DUNN, der die Pflanze im damaligen Transvaal (heute Mpumalanga, eine nordöstliche Provinz der Republik Südafrika) entdeckte und Samen nach Kew schickte. Die Beschreibung und Abbildung HOOKERS erfolgte nach einem kultivierten Exemplar.

HOOKER war von der Pflanze sichtlich begeistert und spricht von einer „magnificent plant which is quite the monarch in its beautiful genus“.



Abb. 6a: *Streptocarpus dunnii*, sterile und blühende Pflanzen in ihrem natürlichen Lebensraum in Mpumalanga, Südafrika: Steilhänge der Inland-Hochebene (ca. 2000 m), die auf die Tiefebene des Krüger Nationalparks abfallen. (Foto: A. Louw)



Abb. 6b: *Streptocarpus dunnii* (Mpumalanga, Südafrika). In der Begleitvegetation dominieren Gräser, der Vegetationskomplex wird daher als „Grasveld“ bezeichnet. (Foto: A. Louw)



Abb. 7: *Streptocarpus dunnii*, blühende Einzelpflanze in ihrem natürlichen Habitat (Mpumalanga, Südafrika). Der Vegetationskörper umfasst nur ein einziges Blatt: ein Keimblatt, das bis zum Blühen und Früchten der Pflanze weiterwächst (Makrokotyledo). (Foto: J. K. WELWITCH)



Abb. 8: *Streptocarpus dunnii*, Ausschnitt aus einem reichblütigen Blütenstand. (Foto: J. K. WELWITCH)

Auch der mit HOOKER befreundete Botaniker M. T. MASTERS, der in der Botanisch-Gärtnerischen Wochenzeitschrift „The Gardener’s Chronicle“ (1886: 625) Werbung für HOOKERS Darstellung und das „Botanical Magazine“ machen wollte, sagt: „This is the truly extraordinary and by no means unattractive plant“ und „We repeat that this is one of the most extraordinary plants that have ever been figured in that repertory of wonders and beauties, the Botanical Magazine“.

Das kleine Verbreitungsgebiet von *S. dunnii* nimmt einen zentralen Teil der Provinz Mpumalanga ein und reicht noch etwas in das Königreich Eswatini (früher Swasiland) hinein. Es ist dies ein Teil des Drakensberg-Zuges, der die östliche Begrenzung des südafrikanischen Zentral-Plateaus bildet.

Streptocarpus dunnii wächst in steilem und offenem Bergelände, ohne Bedeckung durch Bäume oder Sträucher, sodass die Pflanzen zeitweilig voll der Sonne ausgesetzt sind (Abb. 6a, b). Die dichten Blütenstände sind weithin sichtbar. Die wurzelnden Bereiche und Teile des einzelnen Blattes sind in Felsspalten verborgen, wo sich Humus und Feuchtigkeit halten können.

Streptocarpus dunnii gehört in die morpho-ökologische Gruppe der unifoliaten Streptocarpen. Der Vegetationskörper umfasst nur ein einziges Blatt, welches eines der beiden Keimblätter („Makrokotyledo“) ist (Abb. 7). Die Blütenstände entspringen zu mehreren an der Basis dieses Blattes in serial-absteigender Weise. Durch reiche Verzweigung, relativ dichte Anordnung und das fast gleichzeitige Aufblühen der Blüten entstehen große prächtige Büschel von Blüten (Abb. 7, 8). Die Pflanzen sind, wie HILLIARD & BURTT (1971: 212) schreiben „even more strikingly beautiful when seen against the grey rocks of its native habitat“. Biologisch gesehen: sie fallen schon aus weiter Entfernung auf und es ist klar, dass sie der visuellen Fernanlockung von Bestäubern dienen.

Wie schon HOOKER festgestellt hat, variiert die Blütenfarbe von einem zarten Rosa zu einem tiefen

Ziegelrot. Im Vergleich zu *S. rexii*, *S. primulifolius* etc. sind die Blüten von *S. dunnii* wesentlich kleiner, stärker röhrig und stabiler gebaut, die Kronzipfel sind kleiner und weniger ausladend. Die Blüten sind leicht gekrümmt und so positioniert, dass die Kronröhre in etwa waagrecht zu liegen kommt oder leicht nach unten zeigt. Die Staubblätter sind stark aufwärts gekrümmt, wodurch die beiden verbundenen Antheren oben am Eingang des Kronschlundes liegen. In Farbe, Form und funktioneller Konstruktion sind die Blüten wie geschaffen für die Bestäubung durch Vögel.

7. *Streptocarpus myoporoides*

Streptocarpus myoporoides wurde erst 1968 von HILLIARD & BURTT beschrieben, wobei der Name in folgender Form erschien: *Streptocarpus* (?) *myoporoides*. Das Fragezeichen setzten die Autoren deswegen, weil der einzige Beleg, den sie damals zur Verfügung hatten, keine Früchte hatte und daher eine finale Gattungszuordnung nicht möglich war. Später, in HILLIARD & BURTT (1971), konnte das Fragezeichen entfernt werden, weil sich in einer inzwischen getätigten weiteren Aufsammlung auch Früchte fanden. Sie waren gedreht und somit konnte die Art definitiv zu *Streptocarpus* (s. s.) zugeordnet werden.

Die Verbreitung von *S. myoporoides* ist sehr begrenzt, sogar stärker als für *S. dunnii*. Die Pflanze ist ein Lokalendemit der Ribáuè und Chinga Gebirge im Norden Mosambiks. Die wenigen bisherigen Aufsammlungen stammen von diesen Bergmassiven, die hier publizierten Fotos sind von TON RULKENS in ersterem Gebirge aufgenommen worden.

Ähnlich wie *S. dunnii* wächst auch *S. myoporoides* auf steilem, z. T. senkrecht abfallenden Gelände (Abb. 9). Das Terrain ist aber bewaldet und schattig (montaner Regenwald in ca. 1500 m Höhe). Der Untergrund ist felsig (Granit), permanent feucht und von Moosen und Selaginellen bewachsen.

Schon auf den ersten Blick kann man erkennen, dass der Vegetationskörper anders gebaut ist als bei *S. dunnii*. Neben einem großen Blatt, sicht-



Abb. 9: *Streptocarpus myoporoides*, blühende Pflanzen in ihrem natürlichen Habitat im Mt. Ribáuè National Park, Mosambik. (Foto: T. RULKENS)

lich der Makrokotyledo (Mk), gibt es noch weitere Blätter, zum Teil kleiner als der Mk, z. T. aber die gleiche Größe erreichend (Abb. 10). Die auf den Mk folgenden ersten Blätter sind gegenständig, später scheint die Wirtelstellung aufgelöst zu werden. Die Anordnung der Blätter ist nicht wie bei den meisten rosulaten *Streptocarpus*-Arten in einer zentrischen oder exzentrischen Rosette, sondern, soweit man das aus den Fotos schließen kann, unregelmäßig.

Bei den Infloreszenzen fällt auf, dass ein langer Stiel und ein terminaler Blütenkopf vorhanden sind und damit eine Ähnlichkeit zum asiatischen *Petrocodon coccineus* besteht (Parallelevolution). Die Blüten sind scharlachrot und neigen sich leicht nach unten. Sie blühen von innen (Infloreszenz-



Abb. 10: *Streptocarpus myoporoides* im Ribáuè National Park, Mosambik. Oben: Blühende Pflanzen in ihrem natürlichen Habitat. Unten: Infloreszenz im voll blühenden und (rechts) teilweise fruchtenden Zustand. (Foto: T. RULKENS)

zentrum) nach außen auf (Abb. 10). Die Fruchtbildung und -reifung erfolgt in der gleichen Weise.

Auffällig ist auch die Differenz zu *S. dunnii* im Blütenbau. Die Krone ist zweilippig, aber in einer Weise, wie sie sonst nirgends sonst bei den afrikanischen Gesneriaceen anzutreffen ist. Die Oberlippe wird von vier (anstelle von zwei)

Kronzipfeln gebildet, während die Unterlippe – normalerweise dreilappig – nur aus einem Zipfel besteht (Abb. 10, links unten). Solche Kronenformen sind bei vielen vogelblütigen Taxa der Neotropen (z. B. *Columnnea*) und Asiens (z. B. *Petrocodon coccineus*, siehe oben) zu finden. Der funktionelle Hintergrund: Die vergrößerte Oberlippe bildet einen dachartigen Vorsprung, unter

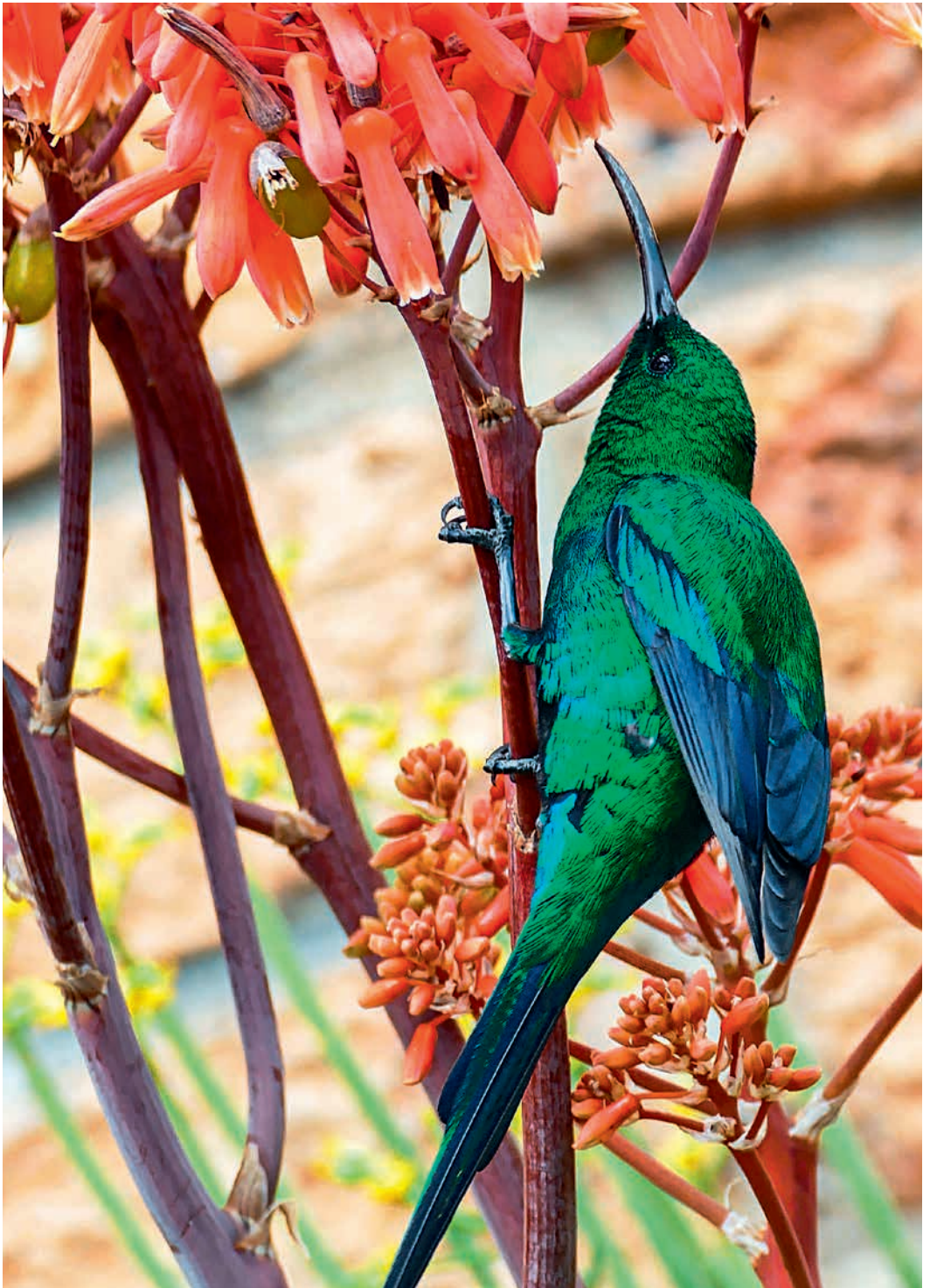


Abb. 11: Malachit-Nektarvogel (*Nectarinia formosa*, Männchen) an den Blüten der Korallen-Aloe (*Aloe stricta*); Rest Camp, Mountain Zebra National Park, Eastern Cape Prov., Südafrika. (Foto: B. DUPONT, Wikipedia, Lizenz: CC BY 2.0)

dem die Antheren geschützt liegen. Der Vogel kommt mit der Oberseite des Schnabels oder der Stirn mit den Antheren in Berührung (nototribe Pollenbelegung). Doch nichts ist ohne Ausnahme: In Asien gibt es auch klar insektenblütige Arten, die einen ähnlichen Kronenbau aufweisen (z. B. *Allocheilos*; sehr schön dokumentiert bei den kürzlich neubeschriebenen Arten *A. maguanensis* und *A. rubroglandulosus*, CHEN et al. 2020) und *Oreocharis mileensis* (MÖLLER et al. 2011).

Trotz der verschiedenen Lippenkonstruktion bei *S. dunnii* und *S. myoporoides* ist die äußere Form der Blüte sehr ähnlich. Die Krone ist robust, röhrig, mit leichter und kontinuierlicher Erweiterung gegen den Schlund zu, und die Kronzipfel sind relativ klein und nicht ausgebreitet. Es ist dies die funktionelle Form einer Vogelblüte. Soweit man auf den Fotos sehen kann, blühen die Blüten auf, wenn sie etwa eine horizontale Position erreicht haben und neigen sich dann langsam nach unten. Da die Nektar- und Honigvögel nicht im Schwirrflug, sondern die Blüten im Sitzen ausbeuten (siehe unten), muss ihnen auch ein Sitzplatz in der Nähe der Blüten bereitgestellt werden. Das ist bei *S. dunnii* der Makrokotyledo, bei *S. myoporoides* der lange, robuste Infloreszenzstiel.

8. Nektar- und Honigvögel als mögliche Bestäuber von *Streptocarpus dunnii* und *S. myoporoides*

Der erste, der die Vermutung aussprach, dass *S. dunnii* ornithophil sei, war STEFAN VOGEL in seinem Buch „Blütenbiologische Typen als Elemente der Sipplgliederung: dargestellt anhand der Flora Südafrikas“ (VOGEL 1954, siehe auch HILLIARD & BURTT 1971). Konkrete Beobachtungen konnte er nicht machen.

Als blütenbesuchende Vögel sind im südlichen Afrika in erster Linie die Nektar- und Honigvögel von Bedeutung.

Die Nektarvögel (Nectarinidae) bilden eine Familie, die etwa 145 Arten in 15 Gattungen enthält und deren Verbreitungsgebiet sich vom westlichen Afrika bis nach Australien erstreckt.



Abb. 12. Ein Natal-Honigvögel (*Promerops gurneyi*) auf dem Blütenstand eines Silber-Zuckerbusches (*Protea roupelliae*). Marakele National Park, Prov. Limpopo, Südafrika. (Foto: D. KEATS, Wikipedia, Lizenz: CC BY 2.0)

In Südafrika gibt es 21 Arten, die sich auf 7 Gattungen verteilen. Charakteristisch sind der lange, gebogene Schnabel und die noch längere, röhrenförmige Zunge, die am Ende quastenförmig aufgespalten ist. Sie kann bis zur doppelten Länge des Schnabels ausgestreckt werden und ist daher hervorragend geeignet, den Nektar aus Blüten zu entnehmen.

Die Honigvögel (Promeropidae) enthalten nur eine Gattung (*Promerops*) mit zwei Arten. Ihre Verbreitung ist auf das südliche bzw. südöstliche Afrika beschränkt. Für *Streptocarpus dunnii* wie auch *S. myoporoides* kommt nur eine Art, der Natal-Honigvögel (*Promerops gurneyi*, Abb. 12), als potenzieller Bestäuber in Frage, da nur dieser im Verbreitungsgebiet der beiden Pflanzen vorkommt.

9. Bestäubungsbeobachtungen

Beobachtungen fehlten bis vor kurzem, aber es gibt jetzt einen aktuellen Hinweis: MÖLLER et al. (2019) berichten, dass BELLSTEDT, HUGHES & MÖLLER (unveröff.) den Blütenbesuch eines Malachit-Nektarvogels (*Nectarinia formosa*, Abb. 11) an *Streptocarpus dunnii* beobachten konnten. Leider gibt es davon keine Dokumentationsfotos.

Wie nach der Blütenkonstruktion zu erwarten, sitzt der Vogel zur Nektarentnahme auf dem Makrokotyledo. Währenddessen findet die Pollendeposition an der Stirn des Vogels (nototrib) statt. Diese Blütenbesuche dauern nur wenige Sekunden.

Was *Streptocarpus myoporoides* betrifft, gibt es bisher keine Beobachtungen und solche dürften auf Grund des entlegenen Standorts auch schwierig sein. Als potenzielle Bestäuber kommen der Malachit-Nektarvogel (*Nectarinia formosa*), der Bronze-Nektarvogel (*N. kilimensis*) und der schon erwähnte Natal-Honigvogel (*Promerops gurneyi*) in Frage.

10. Phylogenetische Schlussfolgerungen

HILLIARD & BURTT (1971) lassen in ihren Artenbeschreibungen *S. dunnii* und *S. myoporoides* unmittelbar aufeinanderfolgen, wohl in der Annahme, dass die beiden eng miteinander verwandt sind. Auf Grund ihrer Unterschiede ist das allerdings nicht sehr wahrscheinlich. Leider existieren molekulare Daten zur Zeit nur für *S. dunnii* und diese besagen, dass diese Art zu *Streptocarpus* subg. *Streptocarpus* sect. *Streptocarpus* gehört (NISHII et al. 2015). Dies mag auf Grund des vegetativen Aufbaus auch für *S. myoporoides* zutreffen. Das besagt aber nicht, dass die beiden Arten eng verwandt sind und die Ornithophilie in der Stammesgeschichte nur einmal entstanden ist. Die Autoren dieses Beitrages halten es für wahrscheinlicher, dass die Ornithophilie zweimal voneinander unabhängig und an verschiedenen Orten entstanden ist. Ob dies tatsächlich zutrifft, müssen zukünftige molekular-phylogenetische Untersuchungen zeigen.

11. Warum ist Ornithophilie bei den afrikanischen Gesneriaceen so selten?

Diese Frage lässt sich zur Zeit nur unbefriedigend und spekulativ beantworten. Eine Rolle spielt sicher die Tatsache, dass in Süd- und Mittelamerika eine ungleich höhere Zahl an Vogelbestäubern zur Verfügung steht. Die Kolibris (mit etwa 360 Arten) sind zudem kleine, akrobatische Flieger und ernähren sich fast ausschließlich von Nektar. Vergleicht man Südafrika, so sind nur etwas mehr als 20 Vogelarten in das Bestäubungsgeschehen ein-

gebunden. Die Nektar- und Honigvögel trinken nicht nur Nektar, sondern ernähren sich auch von Insekten, sind also in geringerem Grad an Blüten gebunden. Ein weiterer Grund ist, dass es bei den afrikanischen Gesneriaceen kaum Epiphyten gibt, wie sie z. B. im tropischen Amerika etwa 40 Prozent der Gesneriaceenflora ausmachen (WIEHLER 1983). Epiphyten kommen den Bestäubern besser entgegen, als Pflanzen, die am oder knapp über dem Boden auf Felsen wachsen.

Es herrschen somit in Afrika sowohl von den Pflanzen, den Bestäubern, den edapischen und klimatischen Bedingungen her ganz andere Verhältnisse als in anderen Teilen der Tropen und Subtropen der Erde. Zusammengefasst gilt hier wohl die schon zitierte Phrase: „Africa – odd man out“.

Dank

Die Ergebnisse dieses Betrages sind nur möglich geworden, weil in den letzten Jahren Biologen und Amateur-Naturforscher tolle Fotos aufgenommen und den Autoren zur Verfügung gestellt haben. Das sind in alphabetischer Reihenfolge der Familiennamen: AART LOUW, TON RULKENS, und JUDD KIRKEL WELWITCH. Ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

- BRANGROVE, K. & MIDDLETON, D. J. 2015: A revision of *Epithema*. – Gardens' Bull. Singapore **67**: 159–229.
- CHEN, W. H., GUO, S. W., WU, J. Y., CHEN, L. & SHUI, Y. M. 2020: Two new species of *Allocheilos* (Gesneriaceae) from the karst regions in Yunnan, China. – PhytoKeys **157**: 155–166.
- CHRISTENHUSZ, M. 2012: On African violets and Cape primroses – Towards a monophyletic *Streptocarpus* (Gesneriaceae). – Phytotaxa **46**: 3–9.
- DARBYSHIRE, I. 2006: Gesneriaceae. In: BEENTJE, H. J. & S. A. GHAZANFAR (eds.): Flora of tropical East Africa. – Royal Botanic Gardens, Kew.
- HARRISON, C. J., MÖLLER, M. & CRONK, Q. C. B. 1999: Evolution and development of floral diversity in *Streptocarpus* and *Saintpaulia*. – Ann. Bot. **84**: 49–60.

HILLIARD, O. M. & BURTT, B. L. 1968: Studies in the Gesneriaceae of the Old World XXVII: New species and subspecies of *Streptocarpus*. – Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh **28**: 209–215.

HILLIARD, O. M. & BURTT, B. L. 1971: *Streptocarpus* – An African plant study. – University of Natal Press, Pietermaritzburg.

HOOKE, J. D. 1886: *Streptocarpus dunnii*. Native of the Transvaal. – Curtis's Bot. Mag. **112**: T. 6903.

HOOKE, W. J. 1827: *Didymocarpus rexii*. Twisted-fruited *Didymocarpus* – Exot. Fl. **3**: 227–228, T. 227.

HUGHES, M., MACMASTER, G., MÖLLER, M., BELLSTEDT, D. U. & EDWARDS, T. J. 2006: Breeding system of a plesiomorphic floral type: An investigation of small flowered *Streptocarpus* (Gesneriaceae) species. – Pl. Syst. Evol. **262**: 13–24.

LINDLEY, J. 1828: *Streptocarpus rexii*. Cape *Streptocarpus*. – Bot. Reg. **14**: T. 1173 (1828).

MÖLLER, M. & CRONK, Q. C. B. 1997a: Origin and relationships of *Saintpaulia* (Gesneriaceae) based on ribosomal DNA internal transcribed spacer (ITS) sequences. – Amer. J. Bot. **84**: 956–965.

MÖLLER, M. & CRONK, Q. C. B. 1997b: Phylogeny and disjunct distribution: Evolution of *Saintpaulia* (Gesneriaceae). – Proc. Roy. Soc. London B **264**: 1827–1836.

MÖLLER, M. & CRONK, Q. C. B. 1999: New approaches to the systematics of *Saintpaulia* and *Streptocarpus*. In: ANDREWS, S., LESLIE, A. & ALEXANDER, C. (eds.): Taxonomy of cultivated Plants. – Third Int. Sympos. Kew, Kew.

MÖLLER, M. & CRONK, Q. C. B. 2001: Phylogenetic studies in *Streptocarpus* (Gesneriaceae): Reconstruction of biogeographic history and distribution patterns. – Syst. Geogr. Pl. **71**: 545–555.

MÖLLER, M., MIDDLETON, D. J., NISHII, K., WEI, Y. G., SONTAG, S. & WEBER, A. 2011: A new delineation for *Oreocharis* incorporating an additional ten genera of Chinese Gesneriaceae. – Phytotaxa **23**: 1–36.

MÖLLER, M., BARBER, S., ATKINS, H. J. & PURVIS, D. A. 2019: The living collection at the Royal Botanic Garden Edinburgh illustrates the floral diversity in *Streptocarpus* (Gesneriaceae). – Sibbaldia **17**: 155–175.

NISHII, K., HUGHES, M., BRIGGS, M., HASTON, E., CHRISTIE, F., DEVILLIERS, M. J., HANEKOM, T., ROOS, W. G., BELLSTEDT, D. & MÖLLER, M. 2015: *Streptocarpus* redefined to include all Afro-Malagasy Gesneriaceae: Molecular phylogenies prove congruent with geographical distribution and basic chromosome numbers and uncover remarkable morphological homoplasies. – Taxon **64**: 1243–1274.

POTGIETER, C. J. & EDWARDS, T. J. 2005. The *Stenobasipteron wiedemanni* (Diptera, Nemesiidae) pollination guild in eastern southern Africa. – Ann. Missouri Bot. Gard. **92**: 254–267.

SHORTHOUSE D.P. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. [Retrieved from <https://www.simplemappr.net>. Accessed May 20, 2021].

VOGEL, S. 1954: Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. – Bot. Studien, Heft I: 1–338. Jena.

WEBER, A., CLARK, J. L. & MÖLLER, M. 2013: A new formal classification of Gesneriaceae. – Selbyana **31**: 68–94.

WIEHLER, H. 1983: A synopsis of Neotropical Gesneriaceae. – Selbyana **6**: 1–219.

Internetseiten

Liste der Vögel Afrikas: 85 Arten; https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_birds_of_Africa

Liste der Vögel des südlichen Afrika: 21 Arten; https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_birds_of_Southern_Africa

Honigvögel: <https://de.wikipedia.org/wiki/Honigv%C3%B6gel>

Natal-Honigvogel: [https://en.wikipedia.org/wiki/Sugarbird#/media/File:Gurney's_Sugarbird,_Promerops_gurneyi_at_Marakele_National_Park_\(14142942643\).jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Sugarbird#/media/File:Gurney's_Sugarbird,_Promerops_gurneyi_at_Marakele_National_Park_(14142942643).jpg)

Nektarvögel: <https://de.wikipedia.org/wiki/Nektarv%C3%B6gel>

Malachit-Nektarvogel: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0c/Malachite_Sunbird_%28Nectarinia_famosa%29_male_on_Aloe_flowers_%2830216015541%29.jpg/3648px-Malachite_Sunbird_%28Nectarinia_famosa%29_male_on_Aloe_flowers_%2830216015541%29.jpg

Anschrift der Autoren

Prof. i. R. Dr. ANTON WEBER, Department für Botanik und Biodiversitätsforschung, Universität Wien, Rennweg 14, A-1013 Wien. E-Mail: anton.weber@univie.ac.at

Prof. Dr. DIRK U. BELLSTEDT, Biochemistry Department, Stellenbosch University, South Africa. E-Mail: dub@sun.ac.za

Dr. MICHAEL MÖLLER, Royal Botanic Garden Edinburgh, Scotland, U.K. E-Mail: MMoeller@rbge.org.uk

The Gesneriaceae of Africa and their bird-flowered representatives:

Streptocarpus dunnii and *S. myoporoides*

Anton Weber, Dirk U. Bellstedt and Michael Moeller

1 Introduction

In addition to the African violet (*Streptocarpus ionanthus*, formerly *Saintpaulia ionantha*) and the “gloxinias” (cultivars of *Sinningia speciosa*), other Gesneriaceae have established themselves as indoor plants in recent decades: *Streptocarpus rexii*, *S. primulifolius* and related ones. Species, and based on this, a countless number of hybrids and cultivated forms. The flower shape of the wild type is that of a relatively large funnel-shaped flower with a slightly two-lipped border, the color is light blue, with dark lines (sap marks) that lead into the crown throat (Fig. 1a, b). One might think that this is the typical flower shape of the *Streptocarpus* genus. But that is not the case, especially because the genus was redefined a few years ago and all African Gesneriaceae (except *Epithema*) were incorporated into

Streptocarpus (Nishii et al. 2015), the spectrum of flower shapes has expanded enormously.

Although Streptocarpus occupies a huge area of distribution (western tropical Africa as well as the entire central and southeastern Africa, Madagascar and the Comoros, Fig. 2), i.e. tropical-subtropical, it is noticeable that the flowers almost always have the syndrome of insect-flowered -ness (entomophilia). Typical tropical pollination syndromes, as we know them from Central and South American and Asian Gesneriaceae, are missing: bat pollination (chiropterophily) is completely absent, and only two species clearly show the syndrome of bird pollination, namely Streptocarpus dunnii and S. myopo-roides. Here these two interesting and highly attractive species are presented in more detail.

2. The Gesneriaceae of the African continent

The Gesneriaceae is a mainly tropical-subtropical family with around 150 genera and around 3700 species. Roughly half are in Central and South America, the other half in Africa, Central, East, South and Southeast Asia and the islands of the Malay Archipelago and the Pacific.

Although the African continent (with Madagascar and smaller island groups) is huge, only 180 species are known here. Of these, one species is in the genus *Epithema* (*E. tenue*), 132 *Streptocarpus* species are in Africa and 47 *Streptocarpus* species are in Madagascar and the Comoros – a comparatively small number overall. The popular saying “Africa – odd man out” (species poverty in the African rainforests) also applies to the Gesneriaceae.

Epithema tenue only occurs in the northern part of the distribution area of *Streptocarpus*, which is divided into four sub-areas of different sizes (see Fig. 2).

3. Old and new taxonomic concepts of the African Gesneriaceae

Traditionally, the African Gesneriaceae have been divided into 10 genera. The best-known is *Saintpaulia* together with the main genus *Streptocarpus* with postfloral spirally twisting capsule fruits (see Fig. 3). There are also eight other genera with straight fruits, containing only one to a few species. The molecular systematic studies by Nishii et al. (2015) have shown, however, that apart from

Epithema, all genera (including Saintpaulia) must be included in Streptocarpus. The rotation of the fruits appears to be an original characteristic of the genus. It was lost several times in evolution: five times in the subgenus Streptocarpella and three times in the subgenus Streptocarpus.

As mentioned, the genus Epithema with a total of 20 species is not taxonomically affected (Bransgrove and Middleton 2015). It has its main distribution in Southeast Asia and is represented in Africa by *E. tenue*. The question of how Epithema got to West Africa (long-distance spread?) or whether the distribution area of the genus Epithema was much larger in the past than it is today is currently unclear. Streptocarpus apparently spread in Africa from the north to the south and west (Moeller & Cronk (2001).

4. Taxonomic history of Streptocarpus

The genus Streptocarpus was established by the British botanist John Lindley (1799–1865) in 1828, the accompanying illustration is shown in Fig. 3. It shows very beautifully the flower shape, the pale purple flower

color with the linear sap marks and a twisted fruit. As the fruit develops, the two fruit valves twist together in the form of a double helix.

Lindley did not establish the genus *Streptocarpus* on the basis of a newly discovered species, but rather on the basis of a plant that had previously been described as *Didymocarpus rexii*. Specimens of this plant and seeds were collected by J. Bowie (1789-1869) in South Africa and sent to Kew. The formal description as a new species (*Didymocarpus rexii*) was made in 1827 by W. J. Hooker (1785–1865). *Streptocarpus rexii* is the type species of *Streptocarpus* and its full name is *Streptocarpus rexii* (Bowie ex Hook.) Lindl.

Over time, more than 130 species have been added. The first summary and comprehensive presentation of *Streptocarpus* (in the traditional sense, 132 species) can be found in the book “*Streptocarpus. An African Plant Study*” by Hilliard & Burtt (1971). In addition to general chapters and descriptions of the previously known species, this contains numerous instructive flower drawings, photos and distribution maps.

After 2000, first *Linnaeopsis* (Darbyshire 2006) and later *Saintpaulia* (Christenhusz 2012) were included in *Streptocarpus* based on the data from Moeller & Cronk (1997a,b, 1999), and others (2015) have integrated all African-Malagasy Gesneriaceae (except for *Epithema tenue*) into *Streptocarpus* (see above).

5. Flower diversity and pollination syndromes of *Streptocarpus*

It is not surprising that there is a great variety of flowers, especially due to the inclusion of the straight-fruited genera (Fig. 4). Harrison et al. (1999) tried to classify the flower diversity of *Streptocarpus* (see s.) and distinguished six basic types. Most recently, Moller et al. (2019) made an attempt to organize the flower diversity and pollination syndromes of *Streptocarpus* to the newly defined extent. There are seven main types and several sub-types. The most phylogenetically original type according to the studies by Hughes et al. (2006) that found in *S. beampingaratrensis* or *S. muscosus* (Fig. 4 B, C). The flowers are small and bulbous. This type occurs in about a third of *Streptocarpus* species, with many species

being self-pollinators. Starting from this, the other flower types developed in parallel.

The majority of species are insect-flowered. Possible pollinators include bees, butterflies and flies (!). The latter is unusual and unique among the Gesneriaceae. According to Pottgieter and Edwards (2005), the South African biologist J. Manning observed long-pronged flies (*Stenobasipteron wiedemanni*, Nemestrinidae) visiting flowers of *Streptocarpus formosus*. The authors DUB and MM were able to confirm this pollination for *Streptocarpus primulifolius*. Since the flower shape of these species is similar to many other species in the subgenus *Streptocarpus*, it must be assumed that fly pollination plays a major role here.

Pollination by vertebrates can be viewed as a typically tropical phenomenon. While no cases of pollination by non-eating mammals (erophilina) are known among the Gesneriaceae worldwide, bird flowering (ornithophily) plays a role in Central and South America due to the existence of the Hummingbirds (Trochilidae) play an extremely important role. Many cases of chiropterophilia are known there and only there. According to current

knowledge, there are no chiropterophilous representatives in Asia, and ornithophilia is concentrated in two large genera, *Aeschynanthus* (approx. 180 species) and *Agalmyla* (approx. 100 species). There are also a few ornithophilic “outliers” in primary insect-flowered genera (e.g. *Petrocodon coccineus* as the only bird-flowered species of *Petrocodon*, 45 species). Perhaps some *Oreocharis* and *Didymocarpus* species with orange-red flowers also fall into this category.

6. *Streptocarpus dunnii*

In contrast to *Streptocarpus myoporoides*, *S. dunnii* is a long-standing and well-known species. It was described and illustrated in detail in 1886 by J. D. Hooker in Curtis's Botanical Magazine (Fig. 5). The species epithet *dunnii* honors the geologist and plant collector E. G. Dunn, who discovered the plant in what was then the Transvaal (today Mpumalanga, a northeastern province of the Republic of South Africa) and sent seeds to Kew. Hooker's description and illustration were based on a cultivated specimen.

Hooker was visibly enthusiastic about the P 3 display and speaks of a “magnificent plant which is quite the monarch in its beautiful genus”. The botanist M.T., who was friends with Hooker, also Masters, who wanted to advertise Hooker's depiction and the "Botanical Magazine" in the botanical-horticultural weekly "The Gardener's Chronicle (1886: 625), says: "This is the truly extraordinary and by no means unattractive plant" and "We repeat that this is one of the most extraordinary plants that have ever been figured in that repertory of wonders and beauties, the Botanical Magazine”.

The small distribution area of *S. dunnii* occupies a central part of the Mpumalanga province and extends somewhat into the Kingdom of Eswatini (formerly Swaziland). This is part of the Drakensberg range, which forms the eastern boundary of the South African Central Plateau.

Streptocarpus dunnii grows in steep and open mountain terrain, without cover of trees or bushes, so that the plants are temporarily fully exposed to the sun (Fig. 6a, b). The dense inflorescences are visible from afar. The root areas and parts of the individual leaves are hidden in rock crevices where humus and moisture can hold.

Streptocarpus dunnii belongs to the morpho-ecological group of unifoliate strepto-carps. The vegetation body only includes a single leaf, which is one of the two cotyledons (“macrocotyledon”) (Fig. 7). The inflorescences arise in multiples at the base of this leaf in a serial descending manner. Due to rich branching, relatively dense arrangement and the almost simultaneous blooming of the flowers, large, magnificent clusters of flowers are created (Fig. 7, 8). The plants are, as Hilliard & Burt (1971: 212) write, “even more strikingly beautiful when seen against the gray rocks of its native habitat”. Biologically speaking: they are noticeable from a distance and it is clear that they serve to visually attract pollinators from a distance.

As Hooker noted, the flower color varies from a delicate pink to a deep brick red. Compared to *S. rexii*, *S. primulifolius* etc. The flowers of *S. dunnii* are much smaller, more tubular and more stable, the crown tips are smaller and less expansive. The flowers are slightly curved and positioned so that the corolla lies approximately horizontally or points slightly downwards. The stamens are strongly curved upwards, which means

that the two connected anthers are located at the top of the entrance to the corolla. In terms of color, shape and functional construction, the flowers are ideal for pollination by birds.

7. *Streptocarpus myoporoides*

Streptocarpus myoporoides was only described in 1968 by Hilliard & Burtt, with the name appearing in the following form: *Streptocarpus* (?) *myo-poroides*. The authors put the question mark because the only evidence they had available at the time had no fruit and therefore a final genus assignment was not possible. Later, in Hilliard & Burtt (1971), the question mark could be removed because in one further collection, fruit was also found. They were rotated and so the species could definitely be assigned to *Streptocarpus* (see s.).

The distribution of *S. myoporoides* is very limited, even more so than *S. dunnii*. The *P3an-ze* is a local endemic to the Ribáuè and Chinga mountains in northern Mozambique. The few previous collections come from these mountain ranges, the photos published here are from T#! R7)(\$!* recorded in the former mountains.

Similar to *S. dunnii*, *S. mypo-roides* also grows on steep slopes, e.g. T. vertically sloping terrain (Fig. 9). However, the terrain is forested and shady (montane rainforest at approx. 1500 m altitude). The subsoil is rocky (granite), permanently moist and overgrown with mosses and selaginella.

Even at first glance you can see that the vegetation body is built differently than *S. dunnii*. In addition to a large leaf, obviously the macrocotyledon (Mk), there are other leaves, some smaller than the Mk, e.g. T. but reaching the same size (Fig. 10). The first leaves following the Mk are opposite; later the whorl position appears to be dissolved. The arrangement of the leaves is not in a centric or eccentric rosette like most rosulate *Streptocarpus* species, but rather, as far as one can tell from the photos, irregular.

When looking at the inflorescences, it is noticeable that there is a long stalk and a terminal flower head and is therefore similar to the Asian *Petrocodon coccineus* (parallel evolution). The flowers are scarlet red and slope slightly downwards. They bloom from the inside

(in3orescence center) outwards (Fig. 10). Fruit formation and ripening occurs in the same way.

The difference to *S. dunniii* in the flower structure is also striking. The crown is two-lipped, but in a manner not found anywhere else in the African Gesneriaceae. The upper lip is formed by four (instead of two) corolla lobes, while the lower lip - usually three-lobed - consists of only one lobe (Fig. 10, left below). Such crown shapes can be found in many avian taxa from the Neotropics (e.g. *Columnea*) and Asia (e.g. *Petrocodon coccineus*, see above). The functional background: The enlarged upper lip forms a roof-like projection under which the anthers are protected. The bird comes into contact with the anthers with the top of the beak or forehead (nototribe pollen coverage). But nothing is without exception: In Asia there are also clearly insect-flowered species that have a similar crown structure (e.g. *Allocheilos*; very well documented in the recently newly described species *A. maguanensis* and *A. rubroglandulosus*, Chen et al. 2020) and *Oreocharis mileensis* (Moeller et al. 2011).

Despite the different lip construction in *S. dunnii* and *S. myoporoides*, the external shape of the flower is very

similar. The crown is robust, tube-like, with slight and continuous expansion towards the throat, and the crown lobes are relatively small and not expanded. This is the functional form of a bird flower. As you can see from the photos, the flowers bloom when they reach a horizontal position and then slowly slope downwards. Since the nectar and honey birds do not exploit the flowers while flying, but rather while sitting (see below), they must also be provided with a place to sit near the flowers. In *S. dunnii* this is the macrocotyledon, in *S. myoporoides* it is the long, robust inflorescence stalk.

8. Nectaring and honeybirds as possible pollinators of *Streptocarpus dunnii* and *S. myoporoides*

The first to suggest that *S. dunnii* was ornithophilous was Stefan Vogel in his book "Flower biological types as elements of the clan structure: illustrated using the flora of South Africa" (V#8\$) 1954, see also Hilliard & Burt 1971). He was unable to make any concrete observations.

The nectar birds and honey birds are primarily important as flower-visiting birds in southern Africa.

The sunbirds (Nectarinidae) form a family that contains about 145 species in 15 genera and whose distribution area extends from western Africa to Australia. In South Africa there are 21 species distributed across 7 genera. The long, curved beak and the even longer, tube-shaped tongue, which is split into a tassel at the end, are characteristic. It can stretch up to twice the length of the beak and is therefore ideal for extracting nectar from flowers.

The honeybirds (Promeropidae) contain only one genus (Promerops) with two species. Their distribution is limited to southern or south-eastern Africa. For *Streptocarpus dun-nii* as well as *S. myoporoides*, only one species, the Natal honeybird (*Promerops gurneyi*, Fig. 12), comes into question as a potential pollinator, since only this species occurs in the distribution area of both plants.

9. Pollination observations

Observations were missing until recently, but there is now a recent clue: Moeller et al. (2019) report that Bellstedt, Hughes & Moeller (unpublished) were able to

observe the flower visit of a malachite sunbird (*Nectarinia formosa*, Fig. 11) on *Streptocarpus dunnii*. Unfortunately there are no documentation photos of this.

As expected from the flower construction, the bird sits on the macrocotyledon to extract nectar. Meanwhile, the pollen deposition takes place on the bird's forehead (noto-trib). These flower visits only last a few seconds.

As far as *Streptocarpus myoporoides* is concerned, there are no observations so far and such observations are likely to be difficult due to the remote location. Potential pollinators include the malachite sunbird (*Nectarinia formosa*), the bronze sunbird (*N. kilimensis*) and the aforementioned Natal honeybird (*Promerops gurneyi*).

10. Phylogenetic inferences

Hilliard & Burt (1971) place *S. dunnii* and *S. myoporoides* directly after each other in their species descriptions, probably assuming that the two are closely related. However, due to their differences, this is not very likely. Unfortunately, molecular data currently only exists for *S. dunnii* and indicates that this species belongs to

Streptocarpus subg. Streptocarpus sect. Streptocarpus belongs (Nishii et al. 2015). This may also apply to *S. myoporoides* due to its vegetative structure. However, this does not mean that the two species are closely related and that ornithophilia arose only once in the history of the phylogeny. The authors of this article consider it more likely that ornithophilia arose twice independently and in different places. Future molecular phylogenetic studies will have to show whether this is actually true.

11. Why is ornithophilia so rare in the African Gesneriaceae?

This question can currently only be answered unsatisfactorily and speculatively. The fact that there is a much higher number of bird pollinators available in South and Central America certainly plays a role. The hummingbirds (with around 360 species) are also small, acrobatic fliers and feed almost exclusively on nectar. If you compare South Africa, only a little more than 20 bird species are involved in the pollination process. The nectar and honey birds not only drink nectar, but also feed on insects and are therefore less tied to flowers.

Another reason is that there are hardly any epiphytes in the African Gesneriaceae, such as those found in B. in tropical America make up around 40 percent of the Gesneriaceae (Wiehler 1983). Epiphytes are better suited to pollinators than plants that grow on rocks at or just above the ground.

The conditions in Africa are completely different in terms of plants, pollinators, edaphic and climatic conditions than in other parts of the tropics and subtropics of the world. Taken together, the phrase already quoted probably applies here: “Africa – odd man out.

Thanks to

The results of this amount are only possible because in recent years biologists and amateur naturalists have taken great photos and made them available to the authors. These are, in alphabetical order by family names: Aart Louw, Ton Rulkens, and Judd Kirkel Welwitch. We would like to thank you very much at this point.