

## 46. H. Solereder: Über die Gattung *Rehmannia*.

(Mit 7 Figuren im Text.)

(Eingegangen am 10. Juli 1909.)

Beobachtungen an lebendem Material der *Rehmannia angulata* Hemsley, welche seit einigen Jahren als halbharte Staude durch die Firma VEITCH, beziehungsweise deren Sammler WILSON in den gärtnerischen Handel gekommen ist<sup>1)</sup>, — vor allem die Konstatierung eigentümlicher, mit roten karotenhaltigen Kugeln erfüllter Sekretzellen, gaben die Veranlassung zur näheren Untersuchung der Gattung *Rehmannia* und zur Prüfung der nicht endgültig entschiedenen Frage über ihre Zugehörigkeit zu den Scrophularineen oder Gesneraceen. Das hierzu notwendige Herbarmaterial erhielt ich durch die Güte des Herrn Geheimrat ENGLER und des Herrn Direktor PRAIN aus den Sammlungen von Berlin und Kew.

Bevor ich auf die Ergebnisse meiner Untersuchungen eingehe, will ich das wesentliche über die Geschichte der Gattung vorausschicken. *Rehmannia* wurde von LIBOSCHITZ (Index sem. Hort. bot. imp. Petropolit. 1835, abgedruckt in Linnaea X, Lit.-Ber. 1835 bis 1836 p. 100) mit *R. chinensis* Libosch., welche wegen ihrer Synonymie mit *Digitalis glutinosa* Gaertn. späterhin als *R. glutinosa* Libosch. bezeichnet wurde, aufgestellt. Diesem Typus der Gattung wurde von MAXIMOWICZ (in Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg XIX, 1874, p. 538) zunächst eine erste japanische Art, *R. lutea*, allerdings nur auf Grund von drei japanischen Abbildungen<sup>2)</sup> und später (l. c. XXVI, 1880, p. 502) eine zweite, *R. Piasezkii* angeschlossen; die letztere wird, wie übrigens gleich bemerkt sein mag, von DIELS (Flora von Centralchina, in ENGLER, Bot. Jahrb. XXIX, 1901, S. 569) mit Recht in die außerordentlich formenreiche und auch in Japan vertretene *R. glutinosa* einbezogen. Als weitere drei Arten des Genus gelten zurzeit: *R. angulata* Hemsley (in Journ.

1) S. u. a. C. PETERS in Gartenflora 1906, S. 57 und die dort zitierten Abbildungen von GARDENERS Magazine, Mai 1903 und Revue Horticole, Dez. 1905.

2) Nach gütiger Mitteilung BORODINS fehlen auch jetzt Belegexemplare dieser Art im Petersburger Herbar.

of the Linn. Soc. XXVI, 1890, p. 193), welche zuerst von OLIVER (in Hooker, Icones XVI, pl. 1589, ao 1887) als Varietät der *R. glutinosa* aufgestellt worden war, *R. Oldhami* Hemsley (in Journ. of the Linn. Soc. XXVI, 1890, p. 194 und in Ann. of bot. IX, 1895, p. 154) und *R. rupestris* Hemsley (in Journ. of the Linn. Soc. XXVI, 1890, p. 195).

Was die systematische Stellung von *Rehmannia* betrifft, so wurde *R. glutinosa*, welche lange Zeit die einzige bekannte Art war, zuerst als eine mit *Digitalis* verwandte Scrophularinee angesehen (s. PFEIFFER, Nomenclator bot., II, 2, 1874, p. 925). H. G. L. REICHENBACH ist dann der erste gewesen, welcher in seinem Handbuch des natürlichen Pflanzensystems (1. Aufl., 1837, p. 199) *Rehmannia* als Cyrtrandreen-Genus und somit als Gesneracee angesprochen hat. Die Zugehörigkeit der Gattung zu den Gesneraceen vertraten nach ihm auch A. DE CANDOLLE in (Prodr. IX, 1845, p. 275) unter Hinweis auf eine bezügliche briefliche Mitteilung von BENTHAM, sowie LINDLEY (in Vegetable Kingdom, 3. Edit., 1853, p. 672). Dagegen finden wir *Rehmannia* bei BENTHAM-HOOKER (Gen. plant. II, 1876, p. 960) wieder neben *Digitalis* bei den Scrophularineen untergebracht und bei den Scrophularineen haben sie die meisten neueren Autoren belassen, so C. B. CLARKE (in DE CANDOLLE, Monogr. phan. V, 1883, p. 17), OLIVER und auch HEMSLEY (ll. cc., anlässlich der Beschreibung neuer Arten), DIELS (in Flora von Centralchina, l. c.), WETTSTEIN und FRITSCH (in ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. IV. Teil, Abt. 3 b, 1891, S. 88 und Nachtr. III zu II.—IV. Teil, 1908, S. 312 und 319); J. D. HOOKER schreibt im Bot. Magazine (III. Ser., Vol. XLVII, bzw. Vol CXVII, 1891, pl. 7191): „its position in the latter order (*Scrophularineae*) has been, no doubt rightly generally conceded.“ Trotzdem hat es aber auch nicht an Stimmen gefehlt, welche an der Anschauung festhielten, daß *Rehmannia* eine Gesneracee sei, so MAXIMOWICZ anlässlich der Aufstellung der *R. Piasezkii* (l. c.) RADLKOFER (in Sitz.-Ber. Münch. Akad. XV, 1885, S. 271—272, Anm. 1) und BAILLON (in Bull. Soc. Linn. de Paris, Nov. 1885, p. 535 und Hist. d. pl. X, 1891, p. 93). Auch HALLIER (in Bull. de l'Herbier Boissier, Sér. 2, T. III, 1903, p. 200 und 206) ist der Ansicht, daß *Rehmannia* höchst wahrscheinlich zu den Gesneraceen gehöre und endlich führt HEMSLEY im Anschluß an seine erste Beschreibung der *R. Oldhami* (l. c., 1890) an, daß *Rehmannia* „vielleicht besser“ zu den Gesneraceen gestellt würde, und anlässlich der zweiten (l. c., 1895) sogar: „there is also little doubt, that this genus would be better placed in the *Cyrtandreae*.“

Dieses Schwanken in den Ansichten über die systematische Stellung von *Rehmannia* ist namentlich auf den verschiedenen Befund der Fruchtknotenbeschaffenheit und auf die ungenügende Untersuchung der Arten überhaupt zurückzuführen. Etwa gleichzeitig mit REICHENBACH, welcher als erster die Gattung zu den Gesneraceen stellte und dabei die parietale Plazentation erwähnte, hat LINDLEY (in Bot. Register 1837, t. 1960 nach RADLKOFER, l. c) und später HOOKER (in Bot. Magaz. XII, bzw. LXV, 1839, t. 3653) den einfächerigen Fruchtknoten mit seinen zwei parietalen gestielten und zweiarmigen Plazenten, welche nur an den Rändern die Samenanlagen tragen, während die mittleren einander zugekehrten Teile der Plazenten samenanlagenfrei und im ausgewachsenen Fruchtknoten oft aneinander gedrückt sind, auf Grund von Gartenmaterial richtig abgebildet; DE CANDOLLE hat im Prodrômus ebenso richtig ein „ovarium ovoideum, uniloculare, placentis parietalibus bifidis lobis reflexis fere biloculare“ angeführt. BENTHAM-HOOKER hielten dagegen auf Grund von spontanem Herbarmaterial die aneinander gedrückten Teile der Plazenten für verwachsen und haben „ovaria in speciminibus silvestribus certe perfecte 2-locularia“ und „ovarii placentae in medio septo geminae“ angegeben. RADLKOFER, welcher ein von BUNGE in China gesammeltes Exemplar der *R. glutinosa* untersuchte, zeigte, daß diese Angaben von BENTHAM-HOOKER auf einem Irrtum beruhen; den einfächerigen Fruchtknoten in spontanem Material hat auch BAILLON konstatiert. Nicht ganz korrekt (s. später) ist die Darstellung des Fruchtknotenquerschnittes von *R. angulata* in HOOKER, Icones, pl. 1589 durch OLIVER, wo für verschiedene Niveaux der Fruchtknoten entweder einfächerig mit zwei wandständigen und zweiteiligen Plazenten oder zweifächerig mit je einer gestielten und zweiteiligen Plazenta in der Mitte der Fruchtknotenscheidewand gezeichnet ist. Von HEMSLEY wurde für *R. Oldhami* ein „ovarium uniloculare placentis 2 bilamellatis, lamellis utrinque multiovuliferis“, für *R. rupestris* ohne nähere Beschreibung des Fruchtknotens eine „capsula . . . ut videtur unilocularis“ hervorgehoben; nach HOOKER ist *R. rupestris* mit einem „ovario 2-loculari“ und einer „capsula (placentis septicide solutis) uniloculari“ versehen.

Die Untersuchung der *Rehmannia*-Arten meinerseits und in erster Linie schon die Feststellung der anatomischen Charaktere des Blattes bei den einzelnen Arten führte zu dem Ergebnis, daß die Gattung *Rehmannia* in ihrer gegenwärtigen Umgrenzung nichts einheitliches ist und daß aus ihr zwei weitere Genera herauszulösen sind. Aus der Gattung haben

nämlich *R. Oldhami* und *R. rupestris* auszuscheiden. Diese bilden die Typen von zwei neuen Genera, von welchen das eine mit *R. rupestris* den Namen *Triaenophora* erhalten soll, unter Verbesserung des Namens „*Trianophora*“<sup>1)</sup>, welchen HOOKER (in Bot. Magaz. t. 7191) für die von ihm aus *R. rupestris* gebildete Gattungssektion von *Rehmannia* gebraucht hat, auch schon unter dem Hinweis, daß sie möglicherweise ein selbständiges Genus bilde, — das andere mit *R. Oldhami* den Namen *Titanotrichum* (aus *τίτανος*, Kalk und *θρίξ* Haar, d. h. mit Kalkhaaren versehen). Und wenn wir an der verschiedenen Plazentation, beziehungsweise der Ein- oder Zweifächerigkeit des Fruchtknotens als Unterscheidungsmerkmal der Gesneraceen und Scrophularineen festhalten, wogegen bisher ein triftiger Einwand nicht erhoben worden ist, so sind nach meinen späteren Ausführungen *Rehmannia* und *Titanotrichum* den Gesneraceen und *Triaenophora* den Scrophularineen zuzuzählen.

Ich komme nun zunächst auf die Gattung *Rehmannia* in ihrer neuen Begrenzung (2 Arten: *R. glutinosa* incl. *R. Piasezkii* und *R. angulata*) zu sprechen. Die charakteristischen Merkmale sind die folgenden. Zunächst die oben dargestellte Plazentation, welche bei *R. angulata* im Gegensatz zu OLIVER (s. oben) ganz dieselbe ist, wie bei *R. glutinosa*. Am lebenden Material von *R. angulata* konnte ich allerdings in einem jungen, einer Blütenknospe entnommenen, etwa 3 mm langen Fruchtknoten und ebenso in dem Fruchtknoten einer voll aufgeblühten Blume feststellen, daß in dem obersten Teil desselben dicht unter dem Griffelansatz die parietalen Plazenten in ihrer Mitte durch eine schmale Brücke, aber nur eine sehr geringe Strecke weit in die Höhe verwachsen sind. Daß dies übrigens nicht immer der Fall ist, zeigten Serienschnitte eines zweiten jungen Fruchtknotens. Dieser wies an der Griffelbasis auf dem Querschnitt einen zentralen, annähernd rhombischen Hohlraum auf, der nach unten kleiner wird und zunächst noch rhombisch bleibt, und dann weiter unten in einen Spalt infolge der Vorwölbung der beiden vorerst mit breiter Basis entspringenden und völlig voneinander getrennten Plazenten übergeht, während der Fruchtknoten noch weiter unten als typisch einfächerig mit der schon geschilderten parietalen Plazentation entgegtritt. Hervorzuheben ist auch, daß der Fruchtknoten bei

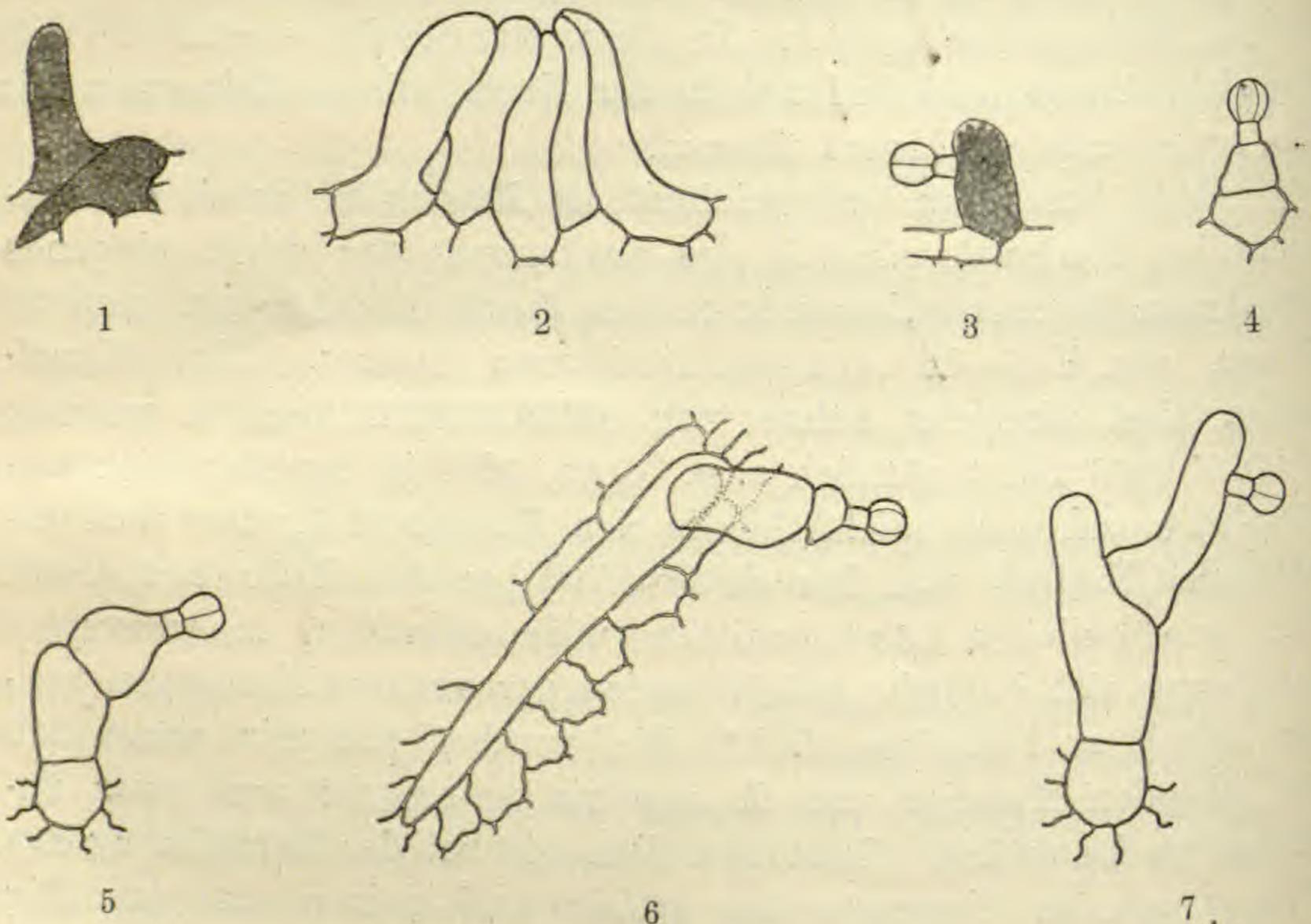
1) Diese orthographische Verbesserung (gemäß der Ableitung von *τρίαινα*, Dreizack) habe ich Dank einer Anregung des Herrn Geheimrat ASCHERSON vorgenommen.

beiden Arten in seinem untersten Teil in Form eines ringförmigen Gewebepolsters vorspringt, welcher einen echten Diskus darstellt, indem ich bei *R. angulata* eine reichliche Ausscheidung von Nektar beobachten konnte. Der Griffel ist lang und endigt mit zwei ungleichen (bei den Exemplaren von *R. glutinosa* verschieden ausgebildeten) Narbenlappen. Die Samenanlagen sind etwa eiförmig (größter Längs- bzw. Breitendurchmesser 225 und 125  $\mu$  bei *R. angulata*). Der Kelch ist in seinem unteren Teil verwachsenblättrig und glockig. Bezüglich der Krondeckung liegen die zwei hinteren Kronblätter zu innerst; dann folgen in der Deckung nach außen zuerst der vordere Kronlappen und dann die zwei seitlich nach vorn gelegenen. Die vier didynamisch ausgebildeten, einige (4—7) Millimeter über der Kronröhrenbasis angehefteten Staubblätter haben mehr oder weniger eiförmige bis längliche, getrennte und an ihrer Spitze durch ein kleines Konnektiv mit dem Filament in Verbindung stehende Staubbeutel, welche nach dem Befund bei *R. angulata* an der jungen Anthere parallel zu einander liegen oder nach unten etwas auseinander weichen. Während der Reifung der Pollenkörner erfolgt eine Drehung der Antherenhälften, wie bei *Digitalis*, so daß diese schließlich nahezu einen gestreckten Winkel bilden und die Dehiscenzspalten in einer Geraden liegen (s. auch HOOKER, Icones, pl. 1589). Die Frucht ist eine vom Kelch fast eingeschlossene lokulizide Kapsel. Die Untersuchung reifer Samen bei *R. glutinosa* (GIRALDI n. 1241 Herb. Berol.) und insbesondere bei *R. angulata* (WILSON, Herb. Berol. und Samen der Firma HAAGE & SCHMIDT) ergab folgendes. Die etwas über 1 mm langen und  $\frac{3}{4}$  mm breiten eiförmigen Samen enthalten ein wenig- (3—4-)schichtiges, den geraden Embryo einschließendes Nährgewebe. Dieses, wie der fast gleichlange Embryo speichern Fett und Aleuron (keine Stärke). Die mit „testa laxa reticulata“ in BENTHAM-HOOKER beschriebene Beschaffenheit der Samenoberfläche hängt damit zusammen, daß die Epidermiszellen der Samenschale im allgemeinen (abgesehen von den schmalen Zellen der Rhaphegegend) sehr groß und in der Flächenansicht ungefähr isodiametrischpolygonal, dabei auch hoch sind (Flächendurchm. bis 200  $\mu$ , Höhe bis 180  $\mu$  bei *R. angulata*), die dünnen Außenwände eingedellt sind und die dicken Seitenwände als Netzwerk in Erscheinung treten. Anzuführen ist noch, daß die Innenwände der Epidermiszellen ungleichmäßig verdickt, nämlich mit breiten und dicken, mitunter sich gabelnden und meist quer zur Samenlängsachse gestellten Verdickungsleisten versehen sind, welche sich auf die ebenfalls ungleichmäßig verdickten unteren Teile der Seitenwände fortsetzen,

während die oberen Teile der Seitenwände jeder Zelle in ihrer Gesamtheit einen stark verdickten, konvex nach innen vorspringenden und sohin nach oben und unten an Dicke abnehmenden Verdickungsring bilden; bei *R. angulata* sind zudem (aber nicht an allen Samen) die oberen Teile der Seitenwände fein punktiert bis warzig, bei *R. glutinosa* diese Wandteile, sowie die Verdickungsleisten der Innen- und Seitenwände mit kurzen und feinen, fast nadelförmigen Verdickungen versehen. Nach innen von der Epidermis folgt ein mehrschichtiges und dünnwandiges zusammengedrücktes Gewebe, dessen innerste Zellschicht mit dicker Wand an das Nährgewebe grenzt. In dem Eingeschlossensein von Staubblättern und Griffel in der Krone stimmt *Rehmannia* mit den zwei anderen Genera überein.

Ganz besonders ausgezeichnet ist *Rehmannia* durch ein anatomisches Merkmal, nämlich das Vorkommen der schon eingangs erwähnten Sekretzellen mit rotem, karotenhaltigem und in Form von Kugeln ausgeschiedenem Sekret. Diese Sekretzellen sind übrigens schon von RADLKOFER gesehen worden; RADLKOFER führt nämlich a. a. O. an, „daß in der Fruchtknotenwandung und noch reichlicher in den Plazenten“ („unter dem aufhellenden Einfluß von Eau de Javelle“) „größere Zellen mit einem den gewöhnlichen Lösungsmitteln widerstehenden, in wässriger Jodlösung sich intensiv gelbfärbenden, geronnenem Plasma gleichenden Inhalt zu bemerken sind.“ Sie wurden von mir namentlich im lebenden Material von *R. angulata* untersucht und zwar zunächst im Laubblatt. Dort bewirken sie bei der Betrachtung des Blattes von der Unterseite her größere und kleinere unregelmäßig begrenzte Stellen, welche im durchfallenden Licht rot, im auffallenden matterrot erscheinen, d. s. die im Schwammgewebe gelegenen Sekretzellen, weiter bei der Betrachtung der Blattsähe von der Unterseite her eine intensivrote Färbung der Blattsähe spitzen, bedingt durch eine Anhäufung der Sekretzellen an diesen Stellen und zwar in der unteren Hälfte des Blattsähegewebes. Die Sekretzellen des Schwammgewebes sind gewöhnlich schlauchförmig gestreckt und meist mit mehreren kürzeren oder längeren, parallel zur Blattfläche gelegenen Armen versehen; sie liegen einzeln, selten zu zwei aneinander gereiht. Die Sekretzellen der Blattsähe sind kürzer; sie stehen nicht etwa in direkter Beziehung zur Leitbündelendung, über welcher sich große Wasserspalten befinden. Auch in den Blütenteilen sind die Sekretzellen zu finden: so im Kelch, dort namentlich im Grundgewebe, der unterseitigen (äußeren) Epidermis näher, als der oberseitigen, und in den Kelchsähen eine

Rotfärbung der Spitzen verursachend, aber auch im Hautgewebe (s. unten), dann in der Krone, besonders deren Lappen, in den Staubblättern, dort im Konnektiv, welches hiervon rotgefärbt sein kann, schließlich auch im Fruchtknoten, dort am untersten Teil im Hautgewebe und eine reichliche rote Punktierung der Oberfläche verursachend (jedoch, wie es scheint, nicht immer), im Innern der Fruchtknotenwand und in den Plazenten, im Griffel, in diesem oft langgestreckt und in Form langer roter Striche äußerlich sichtbar, und in den Narbenlappen, dort wieder kürzer. Ein ganz be-



Sekretzellenhaare des Kelches von *Rehmannia angulata*; die Sekretkugeln sind nur in den Figuren 1 und 3 gezeichnet.

sonderes Vorkommen bilden die nur bei *R. angulata*<sup>1)</sup> angetroffenen Sekretzellen, welche als Haarkörper oder Teile von solchen entgegnetreten (s. d. Abbildung<sup>2)</sup>). Diese „Sekretzellenhaare“ sind am Kelch und insbesondere an der Außenseite der Kelchglocke, dort oft stellenweise gehäuft, aber auch auf der Innenseite und an den Kelchzipfeln und weiter, allerdings nur sparsam, auch auf der

1) Die Sekretzellenhaare habe ich nicht nur an Gartenmaterial, sondern auch an spontanem (HENRY n. 3600, Herb. Berol., Kelch und Laubblatt und WILSON, Herb. Berol., Laubblatt) konstatiert.

2) Die Abbildung wurde nach meinen Präparaten und Skizzen von Herrn Dr. G. HÜLLER ausgeführt.

Unterseite des Laubblattes zu beobachten; dem freien Auge machen sie sich als oberflächlich gelegene dunkelrote Gebilde bemerkbar. Ein Anfangsstadium zu den Sekretzellenhaaren bilden die epidermalen Sekretzellen der untersten rot punktierten Fruchtknotenpartie, welche einzeln oder zu zwei oder mehreren beisammenliegend kappenförmig über die Epidermisoberfläche hervortreten. Daran schließen sich Sekretzellenhaare des Kelches an, welche von einer oder mehreren epidermalen Sekretzellen gebildet werden (Fig. 1—2). Weiter finden sich Formen, welche aus einer haarartigen Sekretzelle bestehen, welche seitlich ein kurzgestieltes Drüsenköpfchen trägt (Fig. 3). Nicht selten bestehen die Trichome aus 2—3 Sekretzellen, welche nicht immer in einer Geraden liegen, sondern verschieden gestaltete und auch verzweigte Haarkörper bilden, welchen seitlich oder am Ende die kurzgestielte Drüse aufsitzt (Fig. 4—7). Die mit den Sekretzellenhaaren in Verbindung stehenden Außendrüsen haben einen kurzen, 1—2zelligen Stiel und ein annähernd kugeliges Köpfchen, das durch eine oder mehrere Vertikalwände geteilt ist und dessen Zellen im zweiten Fall zuweilen die eine oder andere Horizontalwand aufweisen. Nebenher mag noch angefügt sein, daß im Anschluß an die Sekretzellenhaare (Fig. 1 und 6) und auch unabhängig von diesen typische Sekretzellen in der Kelchepidermis vorkommen, daß die langgestielten Außendrüsen des Kelches zuweilen 1—2 Sekretzellen als Basalzellen haben und daß mitunter auch die gewöhnlichen unterseitigen Epidermiszellen des Kelches eine Gruppe gelbroter Sekretkugeln enthalten.

Der Inhalt der Sekretzellen wird gewöhnlich von zahlreichen roten Sekretkugeln gebildet, welche oft, zumal in den verzweigten Sekretzellen, nicht die ganze Zelle erfüllen, sondern mehr in der Mitte der Zelle zusammengedrängt sind; der Durchmesser der Sekretkugeln ist etwas größer, als der der Chloroplasten des Schwammgewebes und beträgt zirka  $3,75 \mu$ . Diese körnige Natur des Sekretes und ebenso die rote Färbung ist oft auch noch im Herbarmaterial beim Aufhellen der Schnitte mit Javellescher Lauge zu konstatieren. Über die Reaktionen des Sekretes ist folgendes anzuführen. Wenn die Sekretzellen angerissen werden und Wasser zu den Sekretkugeln tritt, quellen die letzteren auf und fließen allmählich zu einer rotbraunen Masse zusammen. Die Sekretkugeln und die Massen färben sich mit wässriger Jodjodkaliumlösung schwarz oder schwarzbraun; bei nachfolgender längerer Einwirkung von Kalilauge tritt zumeist wieder die Rotfärbung des Sekretes ein. Mit Alkohol behandelt, werden die Sekretkugeln vakuolig und vereinigen sich zu einer rotbraunen

Masse; zugleich beginnt die partielle Lösung des Sekretes, so daß die rotbraune Masse von einer gelbgefärbten Flüssigkeit umspült erscheint. Nach langer Behandlung mit Alkohol verbleibt in der Mitte der Zelle ein krumöser, mit wässriger Jodjodkaliumlösung sich braunfärbender Rückstand, der aus dem Protoplasma mit dem Zellkern besteht. Daß das Sekret einen Karotenfarbstoff enthält, zeigt die Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure oder von phenolhaltiger konzentrierter Salzsäure; Karoten gibt nämlich mit diesen Reagenzien eine indigblaue Farbenreaktion (s. MOLISCH, in Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XIV, 1896, S. 18 sqq. und Taf. II). Beide Reaktionen wurden an den Sekretzellen des Laubblattmesophylls und der Sekretzellenhaare des Kelches bei *R. angulata* mit dem nachstehenden Erfolg angestellt. In den Mesophyllsekretzellen färben sich bei Einwirkung der konzentrierten Schwefelsäure Sekretkugeln und Sekretmassen zum Teil sofort schön indigblau, zum Teil erst braun mit einem Stich ins Violette und dann allmählich violett; die blaue oder violette Farbe ist besonders deutlich in der Umgebung des Sekretes, wo sozusagen eine blaue bzw. violette Lösung zu sehen ist. Mit der Phenolsalzsäure tritt erst nach einiger Zeit eine schöne blaue Färbung des Sekretes der Mesophyllsekretzellen ein; die Blaufärbung hält sich hier länger, während bei der Schwefelsäurereaktion die blaue Färbung einer violetten Platz macht. Der rote Inhalt der Sekretzellenhaare wird mit der konzentrierten Schwefelsäure fast durchweg sofort schön indigblau; mit der Phenolsalzsäure wird nach einiger Zeit Violett- oder Blaufärbung erzielt.

Die gewöhnlichen Sekretzellen, nicht aber die Sekretzellenhaare, habe ich auch bei verschiedenen Laubblattmaterialien der außerordentlich formenreichen *R. glutinosa* (SCHINDLER n. 48, Peking, — SCHINDLER n. 23, Peking, — BUNGE, China, — HILGENDORF, Japan, — GIRALDI n. 1241 = var. *Piasezkii* Diels, — ROSTHORN n. 2179 = var. *Hemsleyana* Diels, — sämtlich in dem Herb. Berol.) feststellen können. Sie liegen, wie bei *R. angulata*, im Schwammgewebe und auch im Begleitgewebe der Nerven, außerdem gehäuft an den Nervenendigungen der Blattrandzähne und -kerben. Nach dem Bleichen mit Javellescher Lauge ist häufig ein aus rötlichen Kugeln bestehender Inhalt wahrzunehmen. Die Untersuchung einer Blüte des Exemplars von SCHINDLER n. 23 zeigte weiter, daß die Sekretzellen auch im Kelch (dort auch gehäuft in den Kelchzahnsitzen), in der Krone und in dem Fruchtknoten mit Griffel und Narbenlappen vorhanden sind.

Bezüglich der übrigen anatomischen Verhältnisse von

*Rehmannia* ist nur wenig beizufügen. Die Behaarung besteht aus verschiedenen langen einzellreihigen Deckhaaren, deren Endzelle stumpf oder wenigstens nie sehr spitz und stets unverkalkt ist, aus kurzgestielten Drüsenhaaren, welche mit einer Stielzelle einer Epidermiszelle aufgesetzt sind und ein kugeliges, durch eine oder mehrere Vertikalwände geteiltes (2—4zelliges) Köpfchen tragen und aus langgestielten Drüsenhaaren mit einzellreihigem Stiel und kugeligem, gleichfalls vertikal geteiltem Köpfchen. Dieselben Haartypen mit Abänderungen rücksichtlich der Länge und Zellenzahl der Deckhaare, der Stiellänge der langgestielten Drüsenhaare und der Köpfchenbeschaffenheit der kurzgestielten (solche mit größerem, reichzelligem Kopf in einer mittleren Zone der Kroneninnenseite von *R. glutinosa*) finden sich an den Blütenteilen, außerdem bei beiden Arten, bei *R. glutinosa* reichlich auf der Innenfläche der Kronlappen (und mit Übergängen zu einzellreihigen Haaren), bei *R. angulata* an den faltenförmig nach innen vorspringenden Suturen, welche den vorderen Kronlappen von den seitlichen trennen, einzellige keulenförmige Trichome mit gestrichelter Oberfläche, welche an die bekannten Staubblatthaare von *Verbascum*<sup>1)</sup> erinnern. Der Bau des Laubblattes ist bifazial; Nervensklerenchym fehlt. Die Stomata finden sich beiderseits (Kulturexemplar von *R. angulata*, zuweilen mit spärlichen Stomata oberseits, — *R. glutinosa*) oder nur unterseits (spontanes Material von *R. angulata*). Die Schließzellenpaare sind in der Regel von mehreren gewöhnlichen Epidermiszellen umgeben. Kalkoxalat wurde im Blatt von *R. glutinosa* in Form kleiner Kristallkörper und wenig reichlich angetroffen.

*Triaenophora rupestris* m. (Syn.: *Rehmannia rupestris* Hemsley, *Rehmannia* Sectio *Triaenophora* apud Hooker<sup>2)</sup>) unterscheidet sich von *Rehmannia* ganz wesentlich durch das Fehlen der Sekretzellen im Laubblatt und in den Blütenteilen und durch den typisch zweifächerigen Fruchtknoten, dann auch durch die Spaltung der Kelchsegmente, während sie die am Blattstiel mehr oder weniger herablaufenden Laubblattspreiten, den verwachsenblättrigen Kelch, das Eingeschlossensein von Fruchtknoten und Staubblättern in der Krone und den Habitus mit *Rehmannia* teilt.

1) Solche Keulenhaare kommen aber auch bei typischen Gesneraceen vor, so an der Kronenunterlippe von *Haberlea rhodopensis* Frivald. Der gelbrote Diskus dieser Pflanze enthält, wie nebenher bemerkt sein mag, ebenfalls Karoten (Violett-färbung mit konzentrierter Schwefelsäure).

2) Als Untersuchungsmaterial diente mir das Exemplar *Henry* n. 2604 des Herb. Berol., sowie eine Blüte des Exemplares *Henry* n. 6615 aus dem Herb. Kew.

Zur Untersuchung des Fruchtknotens benutzte ich die aus Kew zugekommene Blüte. HEMSLEY hat denselben nicht untersucht, dagegen HOOKER, welcher im Bot. Magazine die Zweifächerigkeit desselben anführt. Der Fruchtknoten ist seitlich zusammengedrückt, ganz glatt und kahl, an der Basis (wie bei *Rehmannia*) mit einer diskusartigen Anschwellung versehen und von einem langen Griffel mit einer fast kopfigen, kurz- und etwas ungleichzweilappigen Narbe gekrönt. Er ist von oben bis unten durch eine schmale Scheidewand zweifächerig. In der Mitte der Scheidewand entspringt auf beiden Seiten je eine Plazenta, welche sich alsbald in zwei wenig divergierende Arme teilt und nur an den angeschwollenen Enden der Arme allseitig zahlreiche fast schlauchförmige (Durchmesser 50 und 187  $\mu$ ) Samenanlagen trägt. Bezüglich der didynamischen, 5½—7 mm über der Kronenröhrenbasis angehefteten Staubblätter ist, unter Berücksichtigung der Tab. 7191, Fig. 4—5 des Bot. Magazine, anzuführen, daß die Antheren nahe ihrer Spitze befestigt sind, die voneinander getrennten Antherenhälften nach unten etwas divergieren und daß späterhin eine ähnliche Drehung der Antherenhälften, wie bei *Rehmannia angulata*, erfolgt. Die Samen sind nach HEMSLEY sehr klein, länglich und glatt. Zur Anatomie ist folgendes anzuführen. Die in ihrer Reichlichkeit sehr wechselnde Behaarung wird von langen einzellreihigen meist dünnwandigen und nie verkalkten Deckhaaren, neben welchen am Kelch auch einzellige dickerwandige Deckhaare vorkommen, gebildet, sowie von länger und kürzer gestielten Drüsenhaaren mit vertikal geteilten Köpfchen. Das Mesophyll ist bifazial gebaut; die Blattnerven enthalten kein Begleitsklerenchym; die auf beiden Blattflächen vorkommenden Stomata haben keine Nebenzellen. Kalkoxalat ist im Mesophyll reichlich in Form von größeren oder kleineren verschieden gestalteten Kristallen ausgeschieden, in den Kelchzähnen auch in Form kleiner drusenartiger Gebilde.

Die dritte Gattung, *Titanotrichum* mit *T. Oldhami* m.<sup>1)</sup>, welche von HEMSLEY zuerst als „*Rehmannia? Oldhami*“ beschrieben wurde, während er späterhin, in den Annals of botany (l. c.), auf Grund von neu zugegangenem Material erklärte, daß nun kein Zweifel mehr über die Zugehörigkeit der Art zu *Rehmannia* bestehe, unterscheidet sich namentlich durch den Habitus, die mit

1) Untersuchungsmaterial: *Henry* n. 1052 cum flor., Takow u. *Henry* sine no cum fruct. immat., Herb. Berol.; eine Blüte des Materials von *Henry* n. 1052, Herb. Kew.

deutlich abgesetztem Blattstiel versehenen Laubblätter, den fast getrenntblättrigen Kelch und die paarweise und fest mit den Antheren verbundenen Staubblätter, sowie durch die Behaarung, nämlich das Vorkommen von typischen Gesneraceen-Deckhaaren, d. h. einzellreihigen Deckhaaren mit verkalkten Endzellen und von kurzgestielten Drüsenhaaren mit hammer- bis biskuitförmigem, der Quere nach durch eine Vertikalwand geteiltem und mitunter kalksezernierendem Köpfchen ganz wesentlich von *Rehmannia* und *Triaenophora*, während sie den einfächerigen Fruchtknoten mit den zwei wandständigen und zweiarmigen Plazenten mit *Rehmannia* und das Fehlen der Sekretzellen mit *Triaenophora* teilt. Schon der ganze Habitus, und das hat zweifellos auch auf HEMSLEY bei dessen erster Betrachtung der Pflanze eingewirkt, ist ein anderer, wie bei *Rehmannia*. *Titanotrichum* ist eine perennierende Pflanze, welche, was HEMSLEY nicht angeführt hat, nach dem Befund des Rhizomstummels an einem der fruktifizierenden Exemplare des Berliner Herbares einen Wurzelstock hat, der dicke schuppige Niederblätter trägt, wie solche bei den Gesneraceen nicht selten sind. Die Blätter sind abgesetzt- und zum Teil langgestielt und häufig fast gegenständig. Die Inflorescenz ist eine Traube, deren Blüten mit breiteren bis pfriemlichen Tragblättern und pfriemlichen Vorblättern versehen sind. Aus dem Vergleich des blühenden und unreif-fruktifizierenden Materials im Berliner Herbar läßt sich entnehmen, daß nur wenige und zwar nur die unteren Blütenanlagen sich vollständig entwickeln, während die Internodien des obersten Teiles der Inflorescenz mit den unentwickelten Blüten sich später strecken. HEMSLEY führt in bezug auf die Blütenstände in den *Annals of botany* folgendes an: „racemi simplices vel interdum ramosi saepe valde elongati et gracillimi, supra medium proliferi, corporibus minutis fasciculatis instructi“; die zuletzt erwähnten Gebilde habe ich an den Berliner Pflanzen nicht gesehen. Ganz abweichend ist auch die Struktur der Blüte durch die fast bis auf den Grund freien, im übrigen etwas ungleichen und lanzettlich linealen, an der Spitze zum Teil pfriemlichen Kelchblätter und die Beschaffenheit des Androeceums. Die vier in der Kronenröhre eingeschlossenen und didynamischen Staubblätter sind mit ihren Filamenten ganz kurz über der Kronenröhrenbasis angewachsen; die paarweise verwachsenen Antheren sind annähernd zweiknöpfig, ihre Hälften getrennt und auf der Dorsalseite durch ein rundlich-nierenförmiges Konnektiv verbunden, während sich das Filament an der Antherenbasis ansetzt. Der mit langem Griffel und kopfig-schüsselförmiger

Narbe versehene Fruchtknoten wird von einem ringförmigen Diskus umschlossen; die schon von HEMSLEY richtig geschilderte Plazentation entspricht ganz den Verhältnissen von *Rehmannia*; dagegen sind die Samenanlagen schlauchförmig langgezogen, etwa viermal so lang als breit (Längsdurchm. = 200  $\mu$ ). Auch die Kapselbeschaffenheit scheint eine wesentlich andere zu sein, da HEMSLEY eine „capsula . . . in valvas 4 placenticide dehiscens“ anführt; den schlauchförmigen Samenanlagen entsprechen nach HEMSLEY „semina minuta linearia vel cylindrica, breviter funiculata, in utroque termino cristata“, deren Struktur ich mangels reifen Materials nicht ermitteln konnte. Ich komme nun zu den anatomischen Verhältnissen. Wer die anatomischen Merkmale der Gesneraceen kennt, ist nach Betrachtung eines Blatt- oder Stengelflächenschnittes überzeugt, daß *Titanotrichum* gemäß der Struktur der Deckhaare dieser Familie zugehört. Er erkennt im übrigen auch schon mit der Lupe die starre spitze Endzelle, welche bei HEMSLEY in der Beschreibung der Behaarung („f. strigilloso-hirsuta“) zum Ausdruck gekommen ist. Die Deckhaare des Blattes sind 2—5zellig; die Endzellen und zuweilen noch 1—2 weitere basiswärts sich anschließende Haarzellen sind verkalkt. Deckhaare mit derselben Struktur finden sich auch am Kelch und Fruchtknoten. Dazu kommen dann die Außendrüsen mit kurzem und einzelligem, der Epidermis aufgesetztem Stiel und mit hammer- bis biskuitförmigem, durch eine quer gestellte Vertikalwand zweizelligem Köpfchen, die am Blatt und Kelch zu finden sind und am Blatt gewöhnlich an den beiden Enden des Köpfchens eine subkutikuläre Kalkkappe aufweisen<sup>1)</sup>, und schließlich wieder langgestielte Außen-

1) Kalksezernierende Drüsenhaare mit ähnlichem, hammerförmigem und 2zelligem Köpfchen kommen unter den Gesneraceen bei *Monophyllaea Horsfieldii* R. Br. an der Achse vor. — Ich bemerke hierzu zunächst, daß die Kalkdrüsen von *Monophyllaea* zuerst von K. FRITSCH (Keimpflanzen der Gesneriaceen, Jena, 1904, S. 52—53) festgestellt worden sind. FRITSCH erwähnte a. a. O. ihre Ähnlichkeit mit den Kalkdrüsen von *Euphrasia*, sprach sie aber zunächst als „höckerförmige einzellige Trichome“ an, während er sie im Nachtrag III zu Teil II—IV der Natürl. Pflanzenfam., 1908, S. 317 kurz, aber richtig auf die Köpfchenhaare der Gesneraceen bezieht. Im Ergänzungsband meiner Syst. Anat., 1908, S. 248, habe ich diese Kalkdrüsen auf Grund des Befundes am Laubblatt wegen der Übereinstimmung ihres Baues mit dem der Rhinanthaceen-Schilddrüsen als Schilddrüsen bezeichnet. Auch diese Angaben bedürfen nun, nachdem mir reichliches lebendes Material der interessanten Pflanze zur Verfügung war, einer Ergänzung. Die Kalkdrüsen von Blatt und Achse sind zumeist Schilddrüsen; sie bestehen aus einer Epidermiszelle als Basalzelle, welche sich vor ihren Nachbarzellen durch einen kleineren Umriß auszeichnet, aus einer Stielzelle mit rundlichem, noch kleinerem Umriß und aus einer

drüsen mit einem einzellreihigen Stiel und mit einem durch Vertikalwände geteilten Köpfchen. Bezüglich der Blattstruktur ist beizufügen, daß die Stomata nur unterseits vorkommen und keine Nebenzellen haben, das Mesophyll bifazial ist, die Nervenleitbündel von Sklerenchym (die der kleineren Nerven oberseits) begleitet sind und Kalkoxalat in Form kleiner Kristallkörper auftritt; bezüglich der Krone, daß an ihrer Innenfläche gegen den Schlund zu kurzgestielte und großköpfige Außendrüsen vorkommen, welche in der Flächenansicht des Kopfes polygonale Zellen aufweisen, in der Seitenansicht auch die eine oder andere Horizontalwand.

Von den drei Gattungen sind, wie bereits oben gesagt wurde, *Titanotrichum* auf Grund der Fruchtknotenbeschaffenheit und der Behaarung und ebenso die durch den Besitz karotenhaltiger Sekretzellen ausgezeichnete Gattung *Rehmannia* Libosch. et Aut. emend. auf Grund der Fruchtknotenbeschaffenheit zu den Gesneraceen zu stellen. Beide Genera mögen dort nebeneinander zu stehen kommen und ich weiß für sie keinen besseren Platz als den, welchen schon DE CANDOLLE im Prodrômus der *Rehmannia glutinosa* angewiesen hat, nämlich bei den Didymocarpeen an der Seite von *Napeanthus*. Die Sekretzellen von *Rehmannia* bilden einen neuen, bei den Gesneraceen noch nicht beobachtet gewesenen anatomischen Charakter; bisher waren nur Sekretgänge und zwar bei den Didymocarpeen-Gattungen *Klugia* und *Rhynchoptalum* (s. SOLEREDER, Ergänzungsband, 1908, S. 246) und bei *Monophyllaea* (s. WONISCH, in Österreich. bot. Zeitschrift 1909, n. 6 u. SOLEREDER, in Beih. zu Bot. Centralblatt XXIV, 2. Abt., 1909, S. 431) konstatiert. Die dritte Gattung, *Triaenophora*, hat gemäß der Zweifächerigkeit des Fruchtknotens bei den Scrophularineen zu verbleiben. Wenn bei ihr in der Tat die Ästivation die gleiche ist, wie bei *Rehmannia*, was ausdrücklich weder bei HEMSLEY im Journal of the Linn. Soc., noch

---

plankonvexen Drüsenscheibe, welche gleichgroßen und gleichbeschaffenen Umriß, wie die Stielzelle, hat und meist durch eine Vertikalwand zweizellig, selten einzellig ist. Bemerkenswert ist nun, daß die Drüsenscheibe zuweilen einen elliptischen Umriß zeigt, welcher über den Umriß der Stielzelle hinausgreift, wodurch Übergangsformen zu den gewöhnlichen Außendrüsen der Gesneraceen (mit zweizelligem Köpfchen) entstehen. Solche Übergangsformen trifft man nicht sehr selten auf der Blattoberseite an, dann aber namentlich am Stengel, wo nebenher auch Außendrüsen mit 2zelligem und deutlich hammerförmigem Köpfchen auftreten und gelegentlich auch ein 3zelliges Drüsenköpfchen konstatiert wurde. Eine Öffnung in der Kutikula ließ sich bei den Kalkdrüsen von *Monophyllaea* nicht feststellen; die Ausscheidung des kohlensauren Kalkes erfolgt subkutikular.

bei HOOKER im Bot. Magazine angeführt ist<sup>1)</sup>, so hat sie die Stelle im System einzunehmen, welche BENTHAM-HOOKER *Rehmannia* angewiesen haben, nämlich in der Tribus der Digitaleen und Subtribus der Eudigitaleen. Eine ähnliche Plazentation, wie bei *Triaenophora*, findet sich im übrigen bei Gattungen dieser Subtribus oder Tribus nicht, dagegen bei Scrophularineen aus anderen Triben, so bei *Otacanthus* (Syn.: *Tetraplacus*), bei *Hemichaena* und *Synapsis*, bei *Harveya* und *Hyobanche* und bei *Cymbaria* (s. RADLKOFER, l. c. und BENTHAM-HOOKER, Gen. plant.).

Erlangen, Botanisches Institut der Universität, im Juli 1909.

## 47. F. Czapek: Die Bewegungsmechanik der Blattgelenke der Menispermaceen.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 14. Juli 1909.)

Die zahlreichen Lianen aus der Familie der Menispermaceen sind, soweit ich in Ceylon und Java beobachten konnte, sämtlich Windepflanzen. Bei den größeren Arten, wie *Anamirta Cocculus* oder *Tinomiscium javanicum* bieten jedoch die langen großen Blattgelenke ein so merkwürdiges Schauspiel durch die mannigfachen Drehungen und Windungen, daß es beim ersten Anblick nicht ganz ausgeschlossen scheinen möchte, daß diese Blattgelenke beim Klettern irgendeine Rolle spielen. Dies ist jedoch nicht der Fall und die Krümmungen der Gelenke sind, wie ich mich überzeugen konnte, in allen Fällen geotropischer und heliotropischer Natur. Die Stützen dieser Pflanzen werden niemals durch die Gelenke umfaßt.

Die erwähnten stattlichen Lianenformen, *Anamirta Cocculus* W. u. A. und *Tinomiscium javanicum* Miers benützte ich im Botanischen Garten zu Buitenzorg zu einer Reihe von Versuchen,

1) Die eben sich öffnend und etwas gedreht gezeichnete Blüte des kolorierten Zweiges in Tab. 7191 des Bot. Magazine ließe auf eine aufsteigende Krondeckung schließen, indem die oberen zwei Kronlappen zu innerst, der unterste zu äußerst und die seitlichen deckend dargestellt sind. Doch kann es sich dabei auch nur um eine ungenaue Wiedergabe der Verhältnisse von Seiten des Zeichners handeln.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Solereder Hans

Artikel/Article: [Über die Gattung Rehmannia. 390-404](#)