Die Samen der Bromeliaceen in ihrer Anpassung an den Epiphytismus.

von LOTHAR SZIDAT (Koenigsberg Pr.).

I. Allgemeiner Teil.

Die Bromeliaceen stellen eine Familie dar, deren Ausbreitung auf den tropischen und subtropischen Teil Amerikas beschränkt ist. Ihre Mitglieder leben meist epiphytisch und verleihen durch ihr massenhaftes Auftreten und eigentümliche Lebensweise dem Landschaftsbild öfters ein ganz charakteristisches Gepräge. Unter Epiphyten versteht man nach A. F. W. SCHIMPER (1) Gewächse, die auf andern Pflanzen keimen und sich entwickeln ohne, wie die echten Schmarotzer oder Parasiten, mit welchen sie oft verwechselt werden, sich auf Kosten der Substanz ihres Wirtes zu ernähren.

Die Entstehung der Epiphyten-Genossenschaft in den tropischen Regenwäldern dürfte in folgender Weise vor sich gegangen sein: Manche Pflanzen des Waldbodens vermögen auch auf rissigen Stämmen, in Gabelungen der Aeste und an andern Orten wo sich Humus ansammelt, sich anzusiedeln und zu gedeihen. Aus solchen zufälligen Epiphyten giengen die echten Epiphyten hervor, indem manche Pflanzen ihre Existenz dieser Fähigkeit verdankten, welche ihnen eihen sichern Hort ausserhalb des Kampfplatzes verschaffte. Auf den Bäumen blieb nämlich die Konkurrenz auf wenige Arten beschränkt, indem die Fähigkeit, als Epiphyt existieren zu können, bestimmte und keineswegs verbreitete Eigenschaften voraussetzt. So keimen auf den Bäumen natürlich nur solche Pflanzen, deren Samen nicht bloss der horizontalen, sondern auch der verticalen Verbreitung fähig sind und letzteres setzt Anpassungen sei es an den Wind, sei es an baumbewohnende Tiere voraus.

WITTROCK (2) teilt die zufälligen Epiphyten hinsichtlich ihrer Verbreitungsart in fünf Gruppen:

Die erste Gruppe umfasst solche Arten, deren Samen von einer saftigen, Vögeln wohlschmeckenden Hülle umgeben sind, von diesen Tieren verzehrt und durch ihre Exkremente verbreitet werden.

Zu der zweiten Gruppe gehören die Gewächse, deren Sporen, Samen oder Früchte so klein sind, dass sie vom Winde mit Leichtigkeit hinauf auf die Bäume getragen werden.

Die dritte Gruppe enthält solche Pflanzen, deren Früchte oder Samen mit Hilfe eines besonderen Flugapparats vom Winde in die Bäume hinaufgetragen werden.

Zur vierten Gruppe gehören Pflanzen mit Schleudereinrichtungen.

Die fünfte Gruppe enthält solche Arten, welche ihre epiphytischen Standorte mit Hilfe von Wanderungssprossen in Besitz nehmen.

SCHIMPER teilt die Samen der eigentlichen Epiphyten nur in drei Kategorien ein, die den ersten drei Gruppen WITTROCK's entsprechen.

Es ist nun eigentümlich, und SCHIMPER weist auch wiederholt darauf hin (3), dass viele rein erdbewohnende Pflanzen ganz gleiche oder ähnliche Flug- und Verbreitungs-Vorrichtungen besitzen wie die Epiphyten, ohne dass sie jemals epiphytisch auftreten. Es müssen also bei den Epiphyten noch besondere, nur ihnen eigentümliche Einrichtungen vorhanden sein, die ihnen ein Keimen auch auf völlig trockenem und unfruchtbarem Standort ermöglichen. So schildert z.B. LIESKE (4) das Vorkommen von Bromeliaceen auf Telegraphendrähten bei Rio de Janeiro.

Es war also meine Hauptaufgabe, nächst der morphologischen und anatomischen Untersuchung der Samen der Bromeliaceen hauptsächlich ihre Anpassung an die epiphytische Lebensweise zu untersuchen. Beispiele von ausschliesslichem Epiphytismus höherer Pflanzen, an denen man die Verhältnisse frei in der Natur studieren könnte, kommen in unserer Flora nicht vor. Die Mistel, bei deren Samenverbreitung ähnliche Verhältnisse obwalten, ist ein Parasit. Immerhin liefert sie im Vergleich interessante Fingerzeige.

Die Verbreitung der Mistel-Samen durch beerenfressende Vögel ist bekannt. Die Ausführungen im speziellen Teil werden zeigen, dass sich ein Teil der Bromeliaceen des gleichen Prinzips der Samenverbreitung bedient und zwar sind dies die epiphytisch le-

benden Vertreter der ersten Gruppe der Familie, die Bromelieae.

Ein anderer Teil, insbesondere die Tillandsieae, benützt den Wind zur Samenverbreitung. Die Samen sind zu diesem Zweck mit komplizierten Flugapparaten ausgestattet. Dazu kommt bei den extremen Epiphyten, den Gattungen Tillandsia und Catopsis, die Ausbildung eigenartiger Klammer- und Haftorgane und merkwürdiger Kapillareinrichtungen, die möglichst günstige Keimungsverhältnisse schaffen.

Eine weitere, höchst interessante Art der Samenverbreitung schildert ULE (5). Nach ihm sollen verschiedene Bromeliaceen, insbesondere Vertreter der Gattung Nidularium, fast ausschliesslich in sogenannten Ameisengärten vorkommen. Es sind dies hoch in den Baumkronen in Astwinkeln von gewissen kleinen Ameisenarten angelegte Nester, die von den Tierchen mit meist nur hier vorkommenden Pflanzenarten, worunter sich eben gerade Nidularium-Arten befinden, besiedelt werden. Die Samen von Nidularium, die nach den Angaben ULE's erhebliche Grössenabweichungen von anderen Gattungen der Poratae aufweisen, werden, wie er experimentell festgestellt hat, von den Ameisen mit besonderer Vorliebe aufgesucht und in's Nest verschleppt. Es sei anzunehmen, dass diese Nidularium-Arten durch Ausbildung gewisser süsser oder fleischiger Anhänge an den Samen, wie sie bekanntlich auch an unserer Viola odorata vorkommen, sich dieser eigentümlichen Verbreitungsart angepasst hätten. Leider standen mir keine Samen von Nidularium zur Verfügung. Nach ULE sind die in den Ameisengärten vorkommenden Nidularium-Arten der Gattung Canistrum sehr nahestehend. Von letzterer konnte ich Canistrum roseum untersuchen und tatsächlich zeigt hier die Samenschale wenigstens insoweit einen wesentlichen Unterschied von den übrigen Poratae, dass sie weit weniger stabil gebaut ist als die Samenschalen der Arten, die durch Vögel verbreitet werden. Eventuelle fleischige Anhänge oder süsse Ausscheidungen liess das trockene Herbarmaterial nicht mehr erkennen, sodass dieser Punkt noch nähere Untersuchung bedarf.

Im Uebrigen illustriert gerade die Familie der Bromeliaceen vortrefflich die oben angeführten Ansichten SCHIMPER's über die Entstehung der Epiphyten-Genossenschaft aus erdbewohnenden Arten und zufälligen Epiphyten. Aus der Gruppe der Pitcairnieae sind die meisten Gattungen, besonders Hechtia, Puya, Dyckia reine Erdbewohner. Von Fernseea Itatiaiae gibt ULE an, dass sie verschiedentlich auf Felsblöcken vorkommt, sich ber auch in den Astgabeln der knorrigen, niedrigen Bäume ihres Standorts ansiedelt.

Die Samen der Bromeliaceen zerfallen nach ihren äusseren Merkmalen, analog der systematischen Einteilung der Familie, in drei grosse Gruppen: der Bromelieae, der Pitcairnieae und der Tillandsieae.

Die Gruppe der Bromelieae hat glatte Samen, ohne äussere Anhänge, Flughäute oder Haare. Das äussere Integument fehlt am fertigen Samen oder ist nur in spärlichen Resten ausgebildet. Die Testa wird allein vom innern Integument gebildet. Sie besteht in der Regel aus 2 Schichten, von denen die innere Zellschicht aus grossen, secheckigen, im Längsschnitt rechteckigen Zellen zusammengestzt ist (Fig. 1), deren Zellwände meist stark verdickt sind. Diese Verdickung kann im extremsten Fall verbunden mit einer Querstreckung bis zum völligen Verschwinden des Lumens gehen (Bromelia). Das Endosperm füllt das Innere des Samens völlig aus. Es enthält reichlich Stärke. Die äusserste Schicht des Endosperms ist stärkefrei und ist der Kleberschicht der Gräser identisch. Der Embryo ist im Verhältnis klein, liegt an der Basis des Samens und nimmt den vom Endosperm freien Raum völlig ein. Das Keimblatt verlängert sich an der Spitze zureinem,langgestreckten, pfriemenförmigen Saugorgan, welches der Testa an einer Seite anliegt und weit ins Endosperm hineinragt.

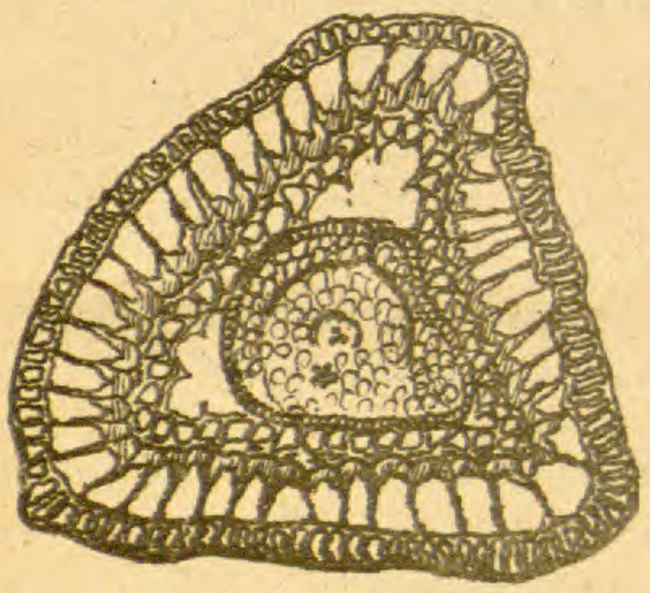

Fig. 1. Querschnitt des Samens von Aechmea tinctoria.

Dies Samen der Gruppe der Pitcairnieae sind in der Regel bedeutend kleiner als die der Bromelieae. Das äussere Integument ist stets wohl ausgebildet und bildet charakteristische häutige Anhänge. Man unterscheidet deutlich zwei arten der Ausbildung dieser Anhänge. Entweder umgibt das Integument mantelartig den eigentlichen Samen und verlängert sich über die Spitze und Basis des Samens torpedoförmig zu mehr oder minder langen Spitzen (Brochhinia, Pitcairnia, Deuterocohnia, Lindmania) oder es bildt mehr oder minder breite Flügel, die den Samen ringförmig umschliessen &Hechtia, Puya, Dyckia). Das innere Integument, die eigentliche

oder Innentesta des Samen, weist bei den einzelnen Gattungen in Form und Anordnung der Zellen mannigfache Verschiedenheiten auf. Das Endosperm zeigt im allgemeinen dieselbe Entwickelung wie bei den Bromelieae. Der Embryo ist jedoch relativ grösser. Er nimmt fast ein Drittel des Samens ein, wobei jedoch das Saugorgan kurz und gedrungen bleibt, wodurch bei der Keimung (Pitcairnia xanthocalyx) die leeren Samenhüllen leicht vom Keimling abfallen, was z.B. bei Aechmea nicht der Fall ist

Weitaus interessantere und kompliziertere Entwickelung zeigen die Samen der Tillandsieae. Auch hier umhüllt das äussere Integument zunächst mantelartig den Samen. Bei der Reife jedoch lösen sich die Zellen der äussersten Schicht in langen haarartigen Streifen von der innern Schicht los und bleiben mit dieser nur an der Basis verbunden, sodass eine Art Schirm von Flughaaren entsteht. Diese Haare sind, wie aus ihrer Entstehung hervorgeht, nicht einzellig, sondern gegliedert, aus langgestreckten Zellen zusammengesetzt, die teils einfach aneinanderstossen, meist jedoch mit gabelartig ausgebildeten Enden ineinandergeschechtelt sind. Die freie Spitze der Haare ist hakig gebogen, zeigt aber in höchster Ausbildung bei der Gattung Tillandsia eine zierliche Doppelkralle (Fig. 2, f). Die zweite Schicht des äusseren Integuments, die wie oben beschrieben mit der ersten an der Basis zusammenhängt, hat gleichfall haarartigen Charakter. Diese Haare liegen mit ihren freien Enden dem eigentlichen Samen an, der im Gegensatz zu den Bromelieae und Pitcairnieae schlank spindelförmig gebaut ist. Die innere Testa, meist zweischichtig, ist von für die einzelnen Gattungen charakteristischer Bauart. Die Ausbildung des Endosperms ist die gleiche wie bei den Pitcairnieae. Der Embryo, der oft ein Viertel des Samens ausmacht, zeigt kein deutlich ausgebildetes Saugorgan. Eine Keimung liess sich bei dem veralteten Herbarmaterial nicht erzielen.

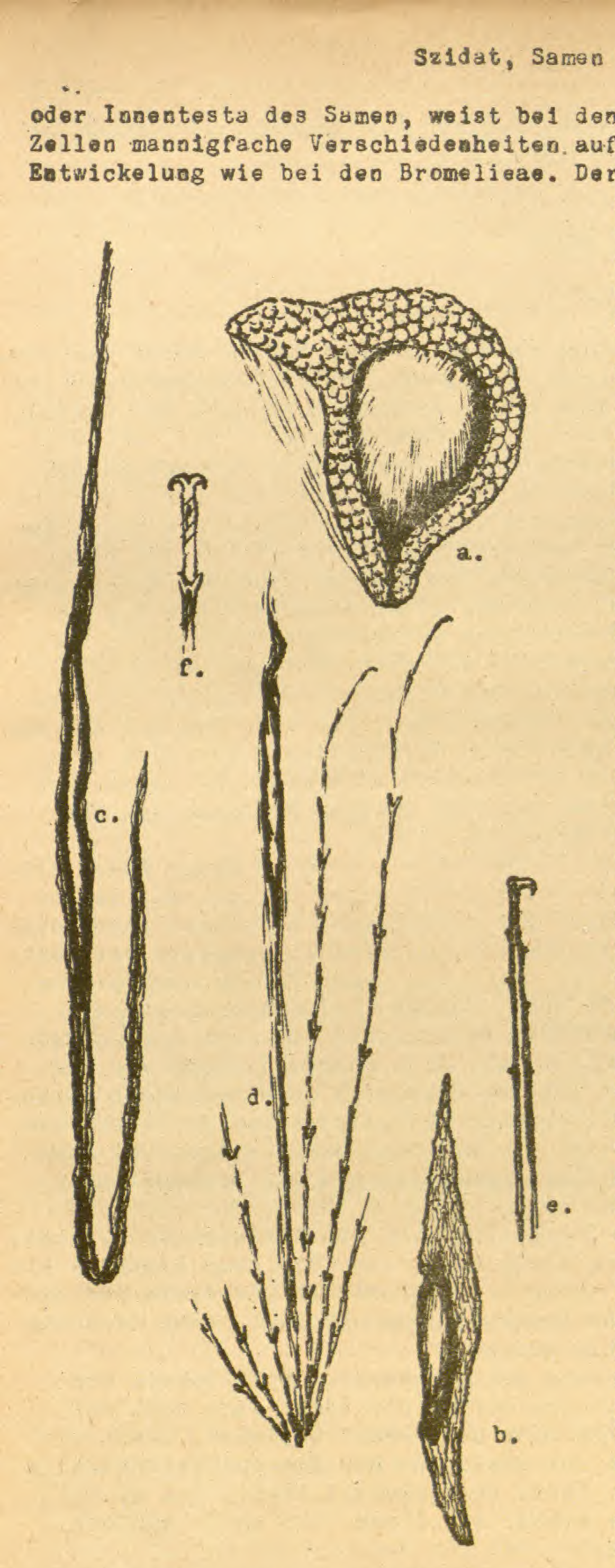

Fig. 2. Samen von: a. Dyckia, b. Lindmania, c. Glomeropitcairnia, d. Tillandsia. - Flughaar-Enden von: e Catopsis, f. Tillandsia.

Eine Sonderstellung in der Gruppe der Tillandsieae nimmt die Gattung Catopsis ein. Die Anhänge beschränken sich hier auf Spitze und Basis des relativ gedrungenen, eiförmigen Samens. An der Basis entwickelt sich um die Mikropyle eine wulstige, ballenförmige Wucherung von Haaren, die die Grösse des eigentlichen Samens erreicht. An der Spitze dagagen sitzt ein Büschel langer, seidenglänzender Haare, die nicht wie bei Tillandsia und Vriesea durch Zerfall des äusseren Integuments entstehen, sondern durch Auswachsen der Randzellen desselben. Sie sind einzellig und nicht cuticularisiert, zeigen demnach mit Chlorzink-Jod reine Zellulose-Reaktion und tragen an ihrem Ende eine eigentümlich gebaute Kralle (Fig. 2, e). Die Innentesta ist meist zweischichtig. Endosperm und Embryo enthalten keine Sonderheiten.

Im speziellen Teil werden die allgemeinen Merkmale der einzelnen Gruppen an Hand je eines Musterbeispiels in erweitertem Masstabe besprochen werden. Bei den einzelnen

Gattungen werden dann nur Abweichungen vom Musterbeispiel beschrieben. Im speziellen Teil folge ich der sytematischen Einteilung von MEZ (6).

II. Spezieller Teil.

A. Bromelieae.

Die Gruppe der Bromelieae unterscheidet sich von den übrigen scharf durch die Früchte. Bei den Bromelieae sind stets Beerenfrüchte vorhanden, bei den Pitcairnieae und Tillandsieae bildet die Frucht eine Kapsel. Die Beeren enthalten je nach der Gattung verschieden viele Samen (z.B. Acanthostachys 5 - 10, Aechmea etwa 30 - 40). Die Grösse der Samen schwankt zwischen 1 mm (Aechmea) bis 0,5 cm (Bromelia). Die morphologischen Eigentümlichkeiten sind in der Regel nicht so gross, dass man aus ihrer Kenntnis mit Sicherheit die einzelnen Gattungen unterscheiden kann. Die Unterschiede beschränken sich meist auf geringe Grössenschwankungen und kleine Abänderungen in der Form. Auch anatomisch, im Bau der Testa, des Endosperms und des Embryos sind die Unterschiede bei den untersuchten Arten so unwesentlich, dass man einen einheitlichen Typ im Bau der Samen der Bromelieae annehmen kann. Wesentliche Unterschiede von diesem Normaltyp zeigen scheinbar nur die Samen der Untergruppe Archaeobromeliae, von welcher diejenigen von Bromelia fastuosa untersucht wurden. Die Unterschiede lassen sich jedoch verhältnismässig leicht erklären, wenn man annimmt, dass der eine Typ aus dem anderen entweder durch Weiterentwickelung oder auch durch Rückbildung entstanden ist. Welcher Typ der ursprünglichere ist, lässt sich mit Sicherheit hier nicht sagen. Ich wähle als Musterbeispiel für die Samen der Bromelieae die Gattung Aechmea, von der mir 4 Arten in frischen Samen zur Verfügung standen, und zwar

Aechmea tinctoria Mart. (Subgen. Macrochordium). - Die etwa 1 - 1½ cm lange Beere enthält etwa 30 - 40 im Durchnitt 2 mm lange Samen von kegelförmiger Gestalt mit leicht kommaförmig gekrümmter spitze. Sie sind von einer gallertartigen, klebrigen Masse eingehüllt, die vermutlich durch Zerfall und Auflösung des äusseren Integuments entsteht. Bei der späteren mikroskopischen Untersuchung der trockenen Samen fanden sich bei Ae. tinctoria keine Spuren des äusseren Integuments mehr, dagegen zeigt Acanthostachys und Araeococcus Reste eines zweischichtigen äusseren Integuments aus sehr zarten Zellen mit dünnen Membranen und gallertartigem Inhalt, die sich überaus leicht von der Innentesta loslösten und bei der Kleinheit der Objekte schwierig zu untersuchen waren. Ich nehme daher an, dass sich dieses äussere Integument bei allen Samen der Bromelieae vorfindet, bei der Reife jedoch die oben erwähnte klebrige Masse bildet und ähnlci wie bei Viscum der Pflanze als wichtiges Anheftungsmittel bei der Verbreitung dient.

Nach BUDNOWSI (7) werden die Ovula in der Samenanlage von den schleimigen Ausscheidungen der Septaldrüsen umlagert. Die Vermutung liegt nahe, dass die oben erwähnte klebrige Umhüllung der Samen aus der Septaldrüse ihren Ursprung nimmt. Die Ovula der Pitcirnieae sind jedoch in ganz gleicher Weise von Drüsenschleim umlagert, ohne dass die reifen Samen auch nur eine Spur von Schleimhülle zeigen.

Die getrockneten Samen haben in der Regel eine mattglänzende glatte Schale von dunkelbrauner Farbe. Der ziemlich lange Nabelstrang haftet den Samen auch nach der Reife an. Vom Nabel, der sich am oberen, breiten Ende des Samens befindet, zieht sich die Samennaht als rillenförmige Vertiefung bis zur Basis, wo man die nadelstichartige Mikropyle bei schwacher Vergrösserung erkennen kann. Gefässbündel findet man bei der mikroskopischen Untersuchung des Querschnittes nicht. Sie lösen sich wahrscheinlich bei dem Zerfall des äusseren Integuments mit ab.

Zur weiteren Untersuchung der Samen wurden zahlreiche Quer- und Längsschnitte gemacht und in Chloralhydrat, Kalilauge, Glycerin und Alkohol gelegt. Schnitte nahe der zugespitzten Basis des Samens gaben in Chloralhydrat folgendes Bild (vergl. Fig. 1, Seite 30):

Die Samenschale umgibt den Schnitt in allseitig gleichmässiger Ausbildung. Sie setzt sich zusammen aus 2 Zellagen, die zweifellos beide dem innern Integument angehören. Zur stärkeren Ausbildung kommt nur die innerem Zellschicht. Sie besteht aus wabenartig aneinandergefügten sechseckig zylindrischen Zellen, die im Querschnitt Rechtecke von 50 mikr. Höhe und 25 mikr. Breite darstellen. Die dem Endosperm zugewendete

Membran ist ausserordentlich stark verdickt. Die Verdickung erstreckt sich, allmählig schwächer werdend, auf die Seitenwände, während die nach aussen gerichtete Zellwand unverdickt bleibt. Diesen Zellen aufgelagert ist eine Schicht englumiger, im Querschnitt kaum 4 - 6 mikr. breiter Zellen, die sich, von der Fläche betrachtet, als eine Lage verzweigter Verdickungsleisten erweist. Sie bildet zusammen mit der inneren Zellschicht ein mechanisch überaus widerstandsfähiges Gewebe, das die Funktion hat, die verjüngte Basis des Samens und den hier liegenden Embryo vor Beschädugungen zu schützen. Höher herauf, in den dickeren Teilen des Samens, verflachen sich die Verdickungsleisten immer mehr, die Zellumina der äusseren werden im Querschnitt immer kleiner, sodass schliesslich die Testa aus nur einer Zellage besteht. Der Inhalt der Zellen besteht aus einer gelatinösen, hellbraun gefärbten Masse, die sich bei Zusatz von Säuren, Alkalien oder Alkohol nicht verändert. Die widerstandsfähige Samenschale ist für die Verbreitung der Samen von grosser Wichtigkeit. Die meist lebhaft gefärbten Beeren dienen vielen Vögeln zur Nahrung. Aehnlich wie bei Viscum werden auch hier die Samen durch die widerstandsfähige Schale vor den zerstörenden Einflüssen beim Durchgang durch den Darmtractus geschützt. Sie gelangen mit den Exkrementen in's Freie, wo sie auf Aesten und Zweigen günstige Entwickelungsbedingungen vorfinden.

Die weitere Betrachtung des Schnittes zeigt eine Schicht etwa kubisch geformter Zellen, über deren Natur und Zugehörigkeit noch Zweifel bestehen. Als Kleberschicht der Gräser zuerst beobachtet und beschrieben, wird sie von manchen Autoren als zur Samenschale gerechnet (GERDTS) und als Innenepidermis der Testa bezeichnet. Andere, z.B. LAVIALLE, trennen sie von der Samenschale ab und dieser nennt sie „Assise proteique" (Aleuronschicht). Bei Aechmea ist diese Schicht einreihig. Die Zellen haben einen Durchmesser von etwa 8 - 10 mikr. Die Membranen erscheinen wie aufgequollen und sind durchscheinend. Der Inhalt wurd durch Chloralhydrat oder Wasser gelöst. In Glycerin untersucht stellt er sich als feinkörnige Substanz neben sehr grossen Zellkernen dar. Durch diese Eigenschaften unterscheidet sich die Aleuronschicht scharf von der eigentlichen Testa. Bei unvorsichtigem Schneiden der Samen kommt es vor, dass sich die Samenschale vom Endosperm löst. In solchen Fällen haftet die Aleuronschicht, wie in der Kleie der Cerealien, fast stets an der Testa und nicht am Endosperm. Die Samenschale ist im Innern vollständig von der Aleuronschicht bekleidet, auch an Teilen, die von dem Endosperm nicht erreicht werden. Der Basalteil des Embryo z.B., der sonst unmittelbar der Testa anliegt, ist noch von der Aleuronschicht umhüllt. Diese Feststellungen machen die Annahme GERDTS, dass die Aleuronschicht eine Art Innenepidermis darstellt resp. aus derselben hervorgegangen ist, wahrscheinlich.

Den Zellen der Aleuronschicht schliesst sich nach innen das parenchymatische Gewebe des Endosperms an. Es besteht aus grossen, isodiametrischen, oft langgestreckten und radiär angeordneten Zellen. Sie füllen das Innere des Samens, abgesehen von dem vom Embryo eingenommenen Raum, vollständig aus und sind mit Stärke vollgepfropft. Fett konnte im Endosperm nicht festgestellt werden. Die einzelnen Stärkekörner sind stets wohl ausgebildet, haben kreisrunde, linsenförmig abgeflachte Gestalt mit deutlich erkennbarem Zentrum. Sie sind meist einfach, sltener aus 2 - 4 Körnern zusammengesetzt und erreichen bei den einzelnen Gattungen verschiedene Grösse. Aechmea hat stets einfache Stärkekörner von etwa 12 mikr. Durchmesser.

Excentrisch in das Endospermgewebe eingelagert und auf einer Seite der Samenschale anliegend sehen wir alsdann den kreisrunden Querschnitt des Embryo. Er ist farblos und besteht aus einem kleinmaschigen Gewebe parenchymatischer Zellen mit reichem Proteingehalt und Fettgehalt. Den Abschluss nach aussen bildet eine Schicht kurz cylindrischer Zellen. Ein Gefässbündel liegt in der Mitte des Querschnittes. Vereinzelte Zellen erreichen besonders bedeutende Grösse und enthalten Rhaphidenbündel von Kalkoxalat.

Der Längsschnitt zeigt den Embryo in Form einer Keule schräg im Endosperm liegend (Fig. 3). Die verdickte Basis füllt die Spitze des Samens völlig aus und liegt der Aleuronschicht alleitig an. Nach oben verjüngt sich der Embryo zu einem stielrunden Anhängsel, dem Saugorgan, das nunmehr nur noch mit einer Seite der Testa anliegt, während es im übrigen vom Endosperm umschlossen wurd. Die innere Färbung ist grün. In etwa zweidrittel Höhe liegt die Plumula, junge Blattanlagen von geringer Ausbildung, aus kleinzelligem Meristem gebildet. Sie wird tütenförmig umhüllt vom Keimblatt, dessen Spitze in das oben erwähnte stielrunde Saugorgan übergeht. Die Radicula ist noch gänzlich undifferenziert. Von der Spitze des Saugorgans bis zur Basis des Embryo ziehen sich Gefässbündel hin. Im übrigen sind Dermatogen, Periblem

und Blerom noch nicht scharf differenziert zu erkennen.

Besonders auffällig treten im Längsschnitt die oben erwähnten Verdickungsleisten der Testa hervor. Sie bilden im Schnitt die äussere Schicht der Samenschale aus mehr oder minder langgestreckten Zellen, deren Lumina nach dem dickeren Teil des Samens hin nach und nach kleiner werden und schliesslich ganz verschwinden.

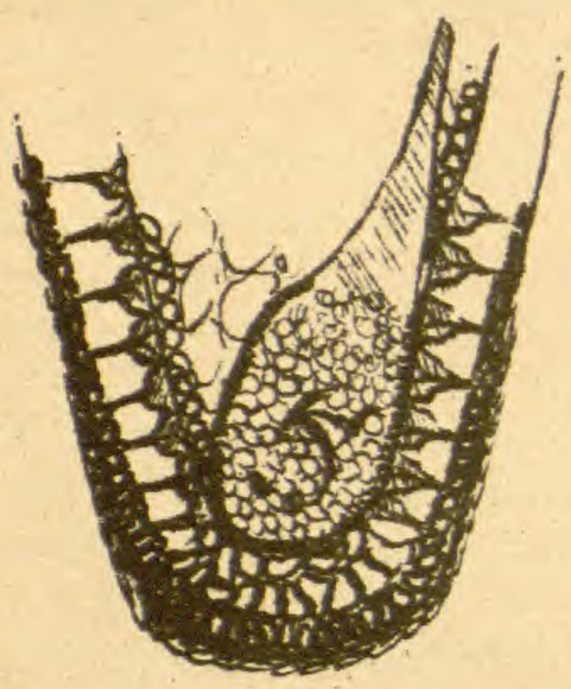

Fig. 3. Aechmea tinctoria: Längsschnitt durch das Samenende.

Die Keimungsversuche, die bei Aechmea tinctoria, ae. Bernoulliana und Ae. coelestis erfolgreich waren, zeigten im wesentlichen folgenden Verlauf:

Die Samen wurden in stark angefeuchtetes Fliesspapier gehüllt in Petrischalen ins Gewächshaus gestellt. Schon nach 4 Tagen hatte die Spitze der Radicula die Samenschale an der zugespitzten Basis des Samens gesprengt. Hierbei sind scheinbar nicht allein mechanische Kräfte wirksam. Die Zellen der Testa waren augenscheinlich durch chemische Ausscheidungen der Radicula teilweise gelöst und die Spitze der Radicula selbst durch den Inhalt der Zellen stark gefärbt. Die knopfförmig verdickte Spitze der Radicula umgibt sich alsbald mit einem Kranz von Wurzelhaaren, aus deren Mitte sich die nun bereits mit einer Haube bekleidete Spitze der sich streckenden Hauptwurzel langsam vorschiebt. Mit fortschreitendem Wachstum der Hauptwurzel streckt sich auch das hypocotyle Glied und das Keimblatt, dessen Spitze auch im weiteren Verlauf der Keimung als Saugorgan im Samen stecken bleibt und dem Keimling die gelösten Reservestoffe des Endosperms zuführt (Fig. 4).

Fig. 4. Aechmea tinctoria: Keimungsstadien am 16., 17., 18., 19. und 23. VI. 1919.

Die Blattspreite des nun bereits chlorophyllhaltigen Keimblattes bleibt der Länge nach zusammengelegt und bildet eine kurze Scheide, die den Vegetationskegel schützend umschliesst und aus welcher am 9. Tag nach der Aussaat das erste Laubblatt hervorgeht. An der Keimung ist besonders die frühzeitige und lebhafte Entwickelung der Wurzelhaare bemerkenswert. Nach KLEBS (8) gehört die Ausbildung von Wurzelhaaren bei dem vorliegenden Keimungstypus zu den Ausnahmen. Sie bildet wahrscheinlich eine Anpassung an den Epiphytismus, um den auf den Zweigen keimenden Samen sofort einen sichern Halt zu geben.

Von der Gattung Aechmea wurden noch untersucht:

Aechmea coerulescens Bak., Subgen. Podaechmea. - Samen ca. $1\frac{1}{2}$ - 2 mm lang, birnförmig, nicht gekrümmt, von hellbrauner Farbe.

Aechmea Bernoulliana Wittm. , Subgen. Podaechmea. - Samen schlank, bananenförmig gekrümmt, 2 - $2\frac{1}{2}$ mm lang, hellbraun. Die Zellen der äusseren Schicht der Testa sind im Vergleich kleiner als bei Ae. tinctoria und haben nach aussen höckerig verdickte Membranen.

Aechmea coelestis Ed. Morr., Subgen. Hoplophytum. - Bei den schwach kommaförmig gekrümmten, dreikantigen, nur ca. 1 - $1\frac{1}{2}$ mm langen Samen sind die Zellen der äusseren Testaschicht noch kleiner und liegen perlschnurartig der innern grosszelligen Hauptschicht auf.

Noch stärker reduziert findet man, bei sonst ähnlichen Verhältnissen, die äussere Testaschicht bei der untersuchten Vertreterin der Sulcatae:

Billbergia zebrina zeigt die Zellen der äusseren Testaschicht nur noch als unscheinbare, unzusammenhängende Verdickungen der Aussenmembran der Hauptschicht. Die Zellumina sind auf ein Minimum zusammengeschrumpft und nur bei sehr starker Vergrösserung deutlich. Die Samen selbst sind etwa $2\frac{1}{2}$ - $3\frac{1}{2}$ mm gross, dick birnförmig, von dunkelbrauner Farbe.

Schreitet man im System von Aechmea in der Richtung Acanthostachys, Hohenbergia,

fort, so nimmt die Entwickelung der beiden Schichten der Testa gerade umgekehrten Verlauf. Die äussere Schicht bleibt nicht wie bei Aechmea tinctoria auf die Basis des Samens beschränkt, sondern überzieht allmählig den ganzen Samen. Die Zellschicht verliert ihren Charakter als Schutzschicht und ihre Verstärkungsleisten; die Zellen werden bei grossem Lumen dünnwandig, durchsichtig. Dagegen verdickt die innere Hauptschicht ihre Zellmembranen immer mehr; die Zellen selbst verflachen sich, im Querschnitt nehmen die verdickten Zellwände die Gestalt flacher Bogen an (Hohenbergia), die Lumina werden reduziert und schwinden im extremsten Fall (Bromelia) völlig.

Acanthostachys strobilacea Klotsch. - Samen eiförmig, 2½ - 3 mm gross. Sie konnten in frischem Zustand untersucht werden, Die Zellen der inneren Testaschicht sind ca. 25 mikr. hoch und 12 mikr. breit; sie sind mitunter durch eingeschobene Querwände geteilt Die äussere Schicht ist kräftig entwickelt und erlangt etwa 6 mikr. Höhe. Am frischen Samen lässt sich deutlich die Ausbildung des äusseren Integuments erkennen. Es besteht aus 2 Schichten, einer inneren, aus etwa 6 mikr. hohen, kubisch geformten Zellen und einer äusseren, die aus eiförmigen, papillenartig hervorragenden Zellen besteht. Sie sind mit einem körnig-schleimigen, von Chlorophyll grün gefärbten Inhalt gefüllt und enthalten grosse Zellkerne. Die Membranen sind äusserst wenig widerstandsfähig. Der geringste Druck deformiert diese Schichten und lässt den schleimigen Inhalt austreten. Demzufolge konnte dieses äussere Integument nur an wenigen Präparaten beobachtet werden, da es meist schon durch den Schnitt zerstört wurde.

Die Keimung von Acanthostachys strobilacea zeigt gegenüber Aechmea eine Abweichung. Das Saugorgan wird hier nicht aus der Keimblattspitze gebildet, sondern es entwickelt sich aus dem Rücken des Keimblattes. Dieses selbst bleibt zunächst noch tütenförmig eingerollt, öffnet sich dann im weiteren Verlauf der Keimung und lässt das erste Laubblatt austreten. Das Saugorgan sitzt dem Rücken des Keimblattes dick keulenförmig auf, tritt dann in den Samen ein und ragt, während es mit seiner Seite der Testa angelegt bleibt, dünn pfriemenförmig tief in das Endosperm hinein.

Hohenbergia penduliflora Mez. - Die Gattung Hohenbergia zeigt in der Gruppe der Poretae die äusserste Schicht der Innentesta am stärksten ausgebildet. Sie bestaht aus kubischen, etwa 6 - 8 mikr. grossen Zellen, die nicht mehr auf die Basis des Samens beschränkt bleiben wie bei Aechmea, sondern den ganzen Samen mit einer gleichmässigen Schicht überziehen. Die innere Hauptschicht (Palissadenschicht) setzt sich bei H. penduliflora noch aus Zellen zusammen, die ähnlichen Bau und Grösse haben wie bei Aechmea Dagegen findet man bei

Hohenbergia distans Bak. die Zellen der Palissadenschicht eigentümlich verändert. Die innere sowie die Seitenmembran der Zellen sind hier ganz besonders stark verdickt. Die Zellen selbst haben sich seitlich gestreckt und verflacht. Im Querschnitt haben die verdickten Membranen die Gestalt ganz flacher Bogen. Die Zellumina sind durch die gleichzeitige Streckung der Zellen und Verdickung der Membranen stark reduziert. Der Inhalt hat tief dunkelbraune Färbung. Die Samenschale von H. distans zeigt in dieser Beziehung unter den Poratae die extremste Ausbildung.

Araeococcus micranthus Brongn. erinnert im Bau der Samenschale lebhaft an Hohenbergia penduliflora, jedoch sind bei Araeococcus häufig noch Reste des äusseren Integuments wie bei Acanthostachys in Form einer zarten Zellage vorhanden. Die Zellen sind etwa elliptisch geformt, haben dünne Membranen und einen durchsichtigen, schleimigen Inhalt

Andréa Sellowiana Mez. - Zeigt ähnliche Verhältnisse wie Aechmea tictoria. Reste des äusseren Integuments wurden hier nicht beobachtet. Die äussere Schicht des Inneninteguments bleibt wenig entwickelt. Die Samen sind etwa 1½ - 2 mm lang, leicht gekrümmt und tief dunkelbraun.

Canistrum roseum Ed. Morr. - Weicht im Bau der Samenschale von den übrigen Vertretern der Poratae etwas ab. Die Zellen der Palissadenschicht sind relativ sehr gross und zeigen nur wenig verdickte Membranen. Desgleichen zeichnen sich die Zellen der äusseren Schicht durch ungewöhnliche Grösse und Gleichmässigkeit aus. Die Abweichungen im Bau der Samenschale lassen sich vielleicht (siehe oben) auf die eigentümliche Verbreitung der Art zurückführen.

Während bei den vorher angeführten Gattungen nur die innere Palissadenschicht als Zellinhalt mehr oder minder dunkelbraun gefärbte, gelatinöse Massen zeigte, enthält bei Canistrum roseum sowohl die Palissadenschicht wie auch die äussere Schicht diesen dunkelbraun gefärbten Inhalt. Die Stärkekörner sind, gleichfalls in Abweichung von den anderen Gattungen, oft aus 2 - 3 Teilkörnern zusammengesetzt. Im übrigen jedoch sind die Verhältnisse ähnlich wie bei den oben beschriebenen Gattungen.

Erhebliche Abweichungen vom Normaltypus treten, wie bereits oben bemerkt, bei den Samen der Archaeobromeliae auf. Die etwa 5 cm langen Beeren von Bromelia fastuosa enthalten Samen (10 - 15), die sich schon durch ihre Gestaltund Grösse deutlich von denjenigen der Poratae und Sulcatae unterscheiden. Sie sind stark zusammengedrückt, linsenförmig, etwa 5 mm breit und 1 - 2 mm dick, dunkelbraun, mit rauher, weisslich schimmernder Oberfläche. Nabel und Mikropyle liegen auf den flachen Seiten des Samens und sind etwas exzentrisch angeordnet. Die 50 - 75 mikr. dicke Samenschale zeigt auf den ersten Blick keinerlei Aehnlichkeit mit den Samenschalen der Poratae und Sulcatae. Zunächst fehlt die innere Palissadenschicht völlig. Statt dessen zeigt uns der Schnitt eine etwa 25 mik. starke, den Samen gleichmässig umgebende Schicht von faserigem Gefüge ohne sichbare Zellstruktur. In kurzen Abständen verdickt sich diese Schicht auf 50 mik., so dass sie im Querschnitt das Endosperm in Gestalt eines höckerig vielzackigen, ovalen Ringes von dunkelbrauner Farbe umgiebt.
Die äussere Schicht der Testa wird aus grossen (25 - 30 mikr), häutigen Zellen von unregelmässiger etwa rechteckiger Gestalt gebildet, die häufig noch durch Querwände geteilt sind. Diese Zellen haben keinen Inhalt.

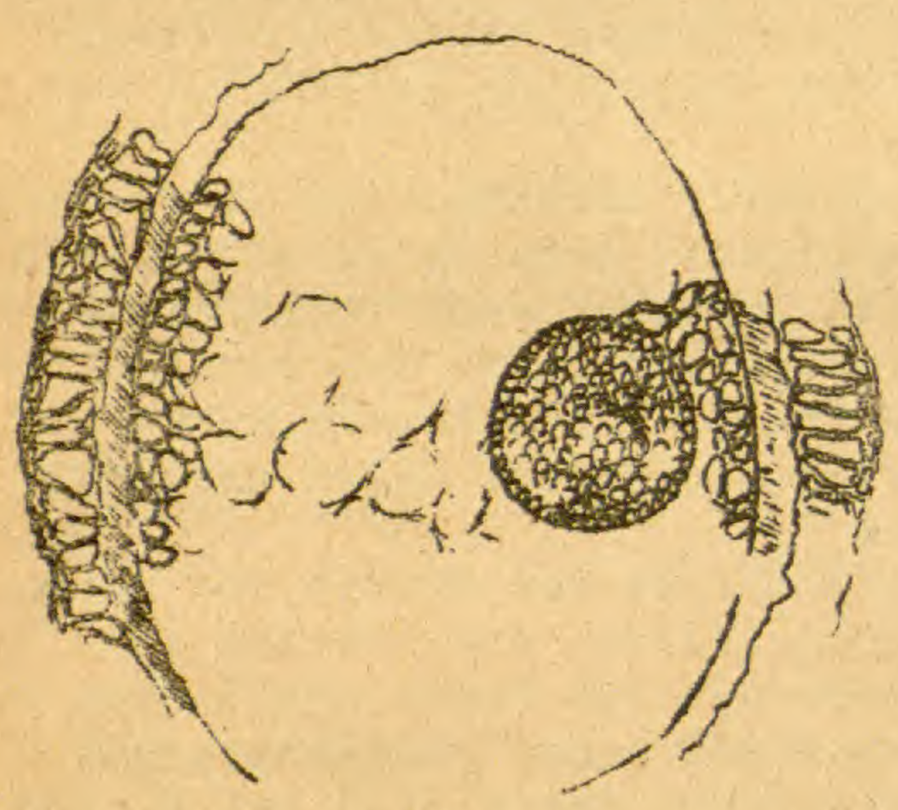

Fig. 5. Bromelia fastuosa, Schnitt durch den Samen.

Vergleicht man das Bild dieses Querschnitts (Fig. 5) mit dem von Hohenbergia distans, so kann man zu folgendem Ergebnis kommen: Die Membranen der Palissadenschicht haben sich noch mehr verdickt, sodass es zu völligem Schwinden des Zellumens gekommen ist. Dagegen haben sich die Zellen der äusseren Testaschicht ungewöhnlich stark entwickelt, sodass auch die Samenschale der Archaeobromeliae, allerdings stark abgeändert, an den Normaltyp der Bromelieae angeschlossen werden können. Der Embryo hat eine ähnliche Lage wie bei den übrigen Bromelieae. Die Spitze der Radicula liegt unmittelbar über der Mikropyle. Der walzenförmige, beidesseits etwas verjüngte Körper des Embryos liegt in scharfer Krümmung seitwärts und bleibt mit einer Seite der Testa angelegt. Die Stärkekörner des Endosperms sind einfach und erlangen einen Durchmesser von etwa 12 mikr.

B. Pitcairnieae.

Wie schon oben kurz erwähnt wurde, bilden die Früchte der Pitcairnieae und Tillandsieae scheidewand-aufspringende Kapseln. Die bei den Pitcairnieae meist 2-3 cm langen Kapseln enthalten in der Regel eine grosse Menge vielfach ausserordentlich kleiner (1/3 - 1 mm) Samen, die morphologisch einen grossen Formenreichtum zeigen und auch anatomisch mancherlei Verschiedenheiten aufweisen. Jedenfalls ist die Gruppe der Pitcairnieae, was die Samen anbetrifft, die reichstgestaltige unter den Bromeliaceen. Ein Normaltypus, wie ihn die Bromelieae aufweisen, kann bei dieser Gruppe nicht aufgestellt werden. Im allgemeinen lassen sich nach der Gestaltung des äusseren Integuments, das bei dieser Gruppe in einen häutigen Flugapparat umgewandelt ist, zwei grössere Abteilungen unterscheiden, die sich jedoch in ihrer Zusammensetzung nicht völlig mit der systematischen Einteilung in Pitcairniinae und Puyinae decken.
Bei der einen Abteilung (Brocchinia, Pitcirnia) umschliesst das äussere Integument mantelartig den ganzen eigentlichen Samen und verlängert sich über Basis und Spitze hinaus torpedoförmig zu mehr oder minder langen Zipfeln, während bei der zweiten Abteilung das Integument den Samen ringförmig umschliesst (Puya, Dyckia, Hechtia) und breite Flügel bildet. Eine scharfe Trennung dieser Gruppen wird durch Uebergänge verwischt.
Als Musterbeispiel für den ersten Typus wähle ich Pitcairnia xanthocalyx Mart. - Die etwa 3 cm langen Kapseln enthalten eine grosse Menge bis 1½ mm langer Samen von flach bogenförmiger Gestalt. Ungefähr zwei Drittel des ganzen Samens wird von dem den eigentlichen Samen mantelartig umschliessenden häutigen äusseren Integument eingenommen, das sich über Spitze und Basis des Körpers hinaus in feine Spitze auszieht. Die Oberfläche ist glatt, von brauner Farbe, die

Spitzen durchscheinend farblos. Legt man einen Schnitt quer durch den Samen (Fig. 6), so zeigt sich folgendes Bild: Das äussere Integument umgibt den kreisrunden Schnitt als dünne, einzellige Schicht. Die einzelnen Zellen sind langestreckt, flachgedrückt und führen in der Regel einen braunen Inhalt. Auf der einen Seite, dem Rücken des Samens, wölbt sich das äussere Integument in grossem Bogen (bei Pitcairnia Andréana viel weniger) nach aussen; die flachgedrückten, vorher kaum sichtbaren Zellen werden gross, regelmässig oval, mit dicken, durchscheinenden Membranen, ohne Inhalt. Der Raum zwieschen diesen Zellen des äusseren Bogens und dem innern Integument wird ausgefüllt durch grosse, runde oder ovale Parenchymzellen mit verkorkten Membranen, die mit Luft gefüllt das spezifisch leichte Gewebe des Samenflügels bilden. Inmitten dieser Zellen liegt das Gefässbündel der Raphe mit spiralig verdickten Tracheiden.

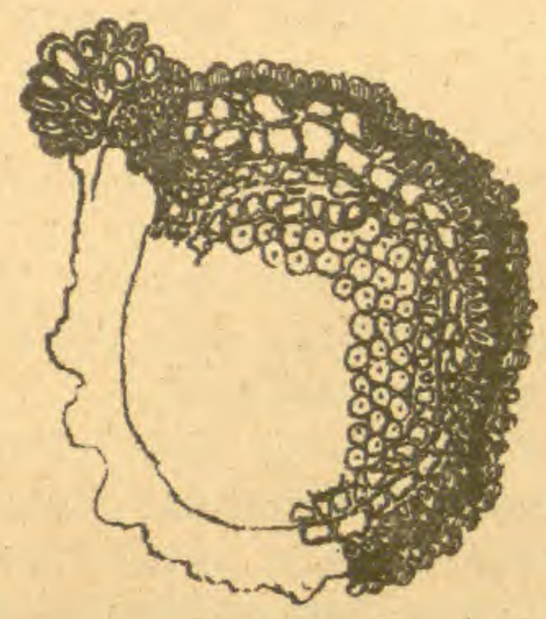

Fig. 6. Pitcairnia Andréana Linden: Querschnitt durch den Samen.

Das Innenintegument, die eigentliche Testa des Samens, besteht bei der Gattung Pitcairnia stets aus zwei Schichten Die 8 mikr. grossen rechteckigen Zellen der Innenschicht haben in der Regel unverdickte Membranen; die Aussenwände der nur halb so grossen rechteckigen Zellen der äusseren Schicht sind dagegen erheblich verstärkt. Vielfach hat sich in diesen Zellen noch ein Verdickungsring gebildet, der fast das ganze Zellinnere erfüllt.

Die Zellen der gut ausgebildeten Aleuronschicht haben bei kubischer bis rechteckiger Form einen Durchmesser von ca. 4 mikr. Die Stärkekörner des Endosperms sind etwa 4 mikr. gross, kreisrund und stets einfach.

Der Längsschnitt zeigt im wesentlichen dasselbe Bild. Die Zellen des Samenflügels sind, besonders in den Spitzen, langgestreckt ei- bis spindelförmig. Der Embryo ist ähnlich gelagert wie bei Aechmea, nur ist das Saugorgan bei weitem nicht so stark entwickelt. Es liegt als kurze, gedrungene Verlängerung des Keimblattes an der Spitze des Embryos.

Die Keimung, die bei Pitcairnia xanthocalyx (Fig. 7) beobachtet wurde, hat ähnlichen Verlauf wie bei Aechmea. Vier Tage nach der Aussaat beginnt sich die Radicula zu entwickeln. Sie schiebt sich durch die Spitze des Samenflügels und bleibt zunächst von ihm noch schützend umhüllt. Sobald die Hülle des Samenflügels durch verstärktes Wachstum gesprengt wird, entwickelt sich wie bei Aechmea ein Kranz von Wurzelhaaren, aus deren Mitte alsdann die Hauptwurzel hervorgeht. Abweichend von Aechmea ist das zierliche hypocotyle Glied und das verhältnismässig grosse Keimblatt. Das Saugorgan wird auch hier von der Spitze des Keimblattes gebildet, es bleibt jedoch, wie schon oben angeführt, kurz und gedrungen. Schon wenige Tage nach der Keimung, häufig sogar schon vor der Entwickelung des ersten Laubblattes, löst sich die leere Samenschale von dem Keimling ab, während dies bei Aechmea nicht der Fall ist. Diese Entwickelung hängt wohl mit der Lebensweise der Pitcairnieae zusammen. Nach SCHIMPER (3) stellen diese die nicht epiphytisch lebenden Formen der Bromeliaceen dar. Die in der Erde keimenden Samen sind daher nicht sosehr auf die Reservestoffe des Endosperms angewiesen wie die Keimlinge der übrigen, meist epiphytisch lebenden Gruppen. Auf die erdbewohnende Lebensweise lassen sich schon

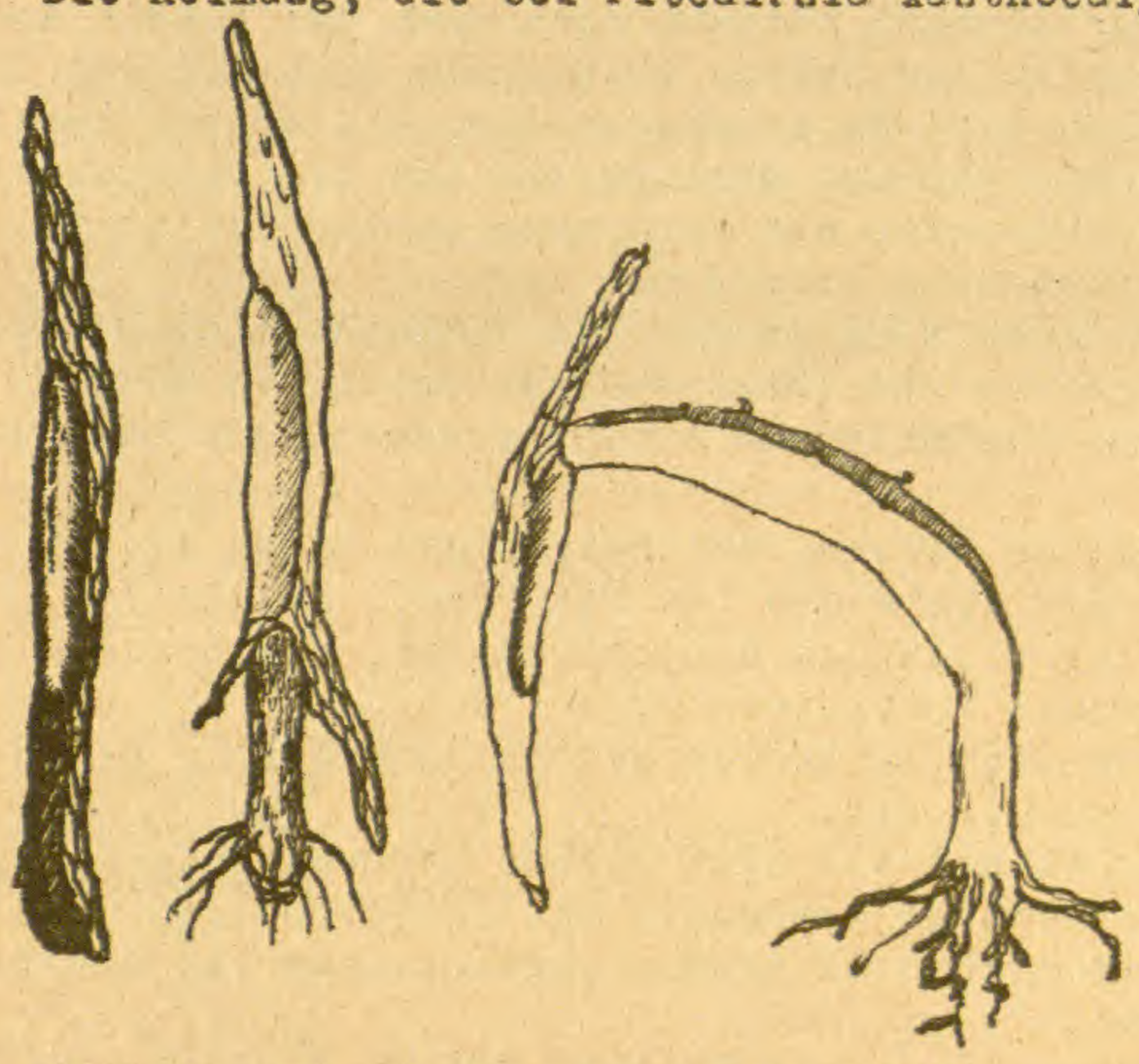

Fig. 7. Keimung von Pitcirnia xanthocalyx Mart.

aus dem gesamten Habitus Schlüsse ziehen. Die typische Ausbildung der Samenflügel deutet auf Verbreitung durch den Wind und weder Klebstoffe noch Klammerorgane befähigen diese Samen, sich an Baumzweige zu heften.

Die Ausbildung der Samenflügel ist bei der Gattung Pitcairnia ausserordentlich mannigfaltig. Von Arten, die kaum die Andeutung eines Flügels besitzen kann man die Entwickelung sprungweise verfolgen bis zu Arten, bei denen die häutigen Anhänge an Ausdehnung den eigentlichen Samen beiderseits um ein vielfaches übertreffen.

Pitcairnia Andréana Linden. - Besitzt statt des ausgebildeten Flügels nur eine häutige, kammartige Wucherung. Im Querschnitt (Fig. 6) zeigt die Schicht des äussern Integuments ziemlich starke Entwickelung und dunkelbraunen Zellinhalt. Das Gewebe des kammartigen Flügels besteht aus grossen, ovalen, starkwandigen Zellen, die fächerartig angeordnet sind. Die Samen sind bis $\frac{3}{4}$ mm lang und schwarzbraun gefärbt.

Pitcairnia undulata Scheidw. - Zeigt bereits schopfartige Verlängerung des Samenflügels nach beiden Seiten, die etwa je ein Drittel der Gesamtlänge ausmachen. Während bei P. xanthocalyx im Querschnitt die äusseren Zellen des Samenflügels verhältnismässig klein sind und sich durch ihren gleichmässigen Bau scharf von dem ungleich grösseren, unregelmässigen Parenchymgewebe des äusseren Flügels unterscheiden, bleiben bei P. undulata Aussen- und Innenzellen nahezu gleich gross. Aehnliche Verhältnisse zeige auch die Querschnitte der folgenden Arten:

Pitcairnia maidifolia Dcsne.- Bei dieser Art hat sich das äussere Integument an der Spitze und Basis ausserordentlich verlängert. Die Samen sind flach C-förmig gekrümmt, etwa $\frac{1}{2}$ cm lang, wobei die Flügelspitzen den 0,3 mm langen eigentlichen Samen je um das 3 - 4-fache übertreffen.

Pitcairnia pulverulenta R. et Pav. - Die Samen nebst Flügeln dieser Art besitzen flach S-förmige Krümmung und ähnliche Grössenverhältnisse wie die der vorigen Art.

Eng an die mit seht stark verlängertem Anhang des Samens versehene Pitcairnia-Arten schliessen sich in morphologischer Hinsicht die Samen der Gattung Glomeropitcirnia an.

Glomeropitcirnia penduliflora Mez zeigt in der Form der Samen die extremste Ausbildung des Pitcairnia-Typus. Das äussere Integument umhüllt den Samen und verlängert sich an Spitze und Basis zu sehr langen schopfartigen Anhängseln, sodass der ganze Same eine Länge von $1\frac{1}{2}$ bis 2 cm erreichen kann. Der basale Anhang ist in der Mitte geknickt und liegt dem Samen an. Nach der Aussaat streckt sich auch der basale Anhang und löst sich, gleich wie der Anhang an der Spitze ebenso wie dies bei den Tillansieae Regel ist, in einzelne Zellreihen auf. Es erscheint dies als erster Ansatz zur Bildung einer Haarkrone, eines falschen Pappus, ähnlich wie ihn die Tillandsieae besitzen und Glomeropitcairnia ist möglicherweise ein Uebergang zu den Gattungen dieser Gruppe, deren Samen weiter unten eingehender besprochen werden.

Die innere Struktur der Samenschale liess sich leider mit Sicherheit nicht feststellen, da das Material durch lange Lagerung und Insektenfrass verdorben war. Es scheinen jedoch im Bau der Testa ähnliche Verhältnisse vorzuherrschen, wie bei den Samen der Gattung Pitcairnia.

Brochhinia panniculata Schult. - Die überaus zarten, durchsichtigen Samen diesre Art haben morphologisch grosse Aehnlichkeit mit den Samen von Pitcairnia maidifolia. Der Querschnitt lässt in der Innentesta nur eine einzige Schicht zarter, mit braunem Farbstoff gefüllter Zellen erkennen. Das äussere Integument umgibt den Samen mit einer Lage im Querschnitt kreisrunder Zellen, die sich an beiden Seiten buckelartig erheben und das grosslumige Parenchym-Gewebe einschliessen.

Grösste Aehnlichkeit im äusseren Aufbau mit den hier bisher besprochenen Pitcairnieae zeigen von den Puyineae noch die Gattungen Lindmania und Deuterocohnia. Im Aufbau des äusseren Integuments, des Samenflügels sind grosse Abweichungen von den bisher besprochenen Typen nicht wahrzunehmen.

Deuterocohnia longipetala Mez.- Die Innentesta dieser Gattung weicht dagegen vom Typus von Pitcairnia erheblich ab. Sie besteht aus zwei Schichten. Die innere setzt sich aus streng rechteckigen, grossen, mit dunkelbraunem Farbstoff gefüllten Zellen zusammen. Die äussere weist flache, tafelförmige, eng aneianderstossende Zellen auf. Auffällig ist hierbei die grosse Aehnlichkeit des Querschnittes mit demjenigen von Vertretern der Tillandsieae, nämlich Guzmania und Vriesea. Zu ähnlichem Ergebnis kommt BUDNOWSKI (7) in seiner Untersuchung über die Septaldrüsen der Bromeliaceen. Auch hier haben die Septaldrüsen von Deuterocohnia und Vriesea morphologisch und anatomisch ähnliche

Entwickelung, spdass eine engere Verwandtschaft zwischen diesen beiden Vertretern zwe er verschiedener Gruppen wahrscheinlich wird.

Lindmania albicans Mez. - Die Samen erreichen eine Länge von bis 1 mm, sind sehr zart gebaut und besitzen eine einschichtige Innentesta aus ovalen Zellen ohne verdickte Membranen, mit schwarzbraunem Inhalt.

Die Gattungen Puya, Dyckia und Hechtia der Puyinae stellen die typischen Vertreter der erdbewohnenden Bromeliaceen dar. WITTMACK (10) schreibt von ihnen: „Man würde sich sehr irren, sollte man alle Bromeliaceen als epiphytisch annehmen. Zahlreiche Arten wohnen auf dem Erdboden oder auf Felsen. Dahin gehören besonders die Gattungen Ananas, Nidularium (teiweise), Pitcairnia (teilweise), Quesnelia, Puya, Hechtia, Dyckia, Brocchinia corylinoides und mehrere Arten von Tillandsia und Vriesea. Diese leben entweder einzeln und erheben sich dann oft zu einem stattlichen Stamm oder Blütenschaft wie Puya, Hechta, Dyckia, Quesnelia, oder sie wachsen heerdenweise beisammen wie viele Pitcirnia, oder bilden Dickichte oder Rasen und überdecken oft weite Flächen Landes wie Brocchinia cordylinoides in Guyana".

Die drei von mir genannten und untersuchten Gattungen zeichnen sich von der übrigen Bromeliaceen -Pitcirnieae aus durch die Umbildung des äusseren Integuments in typische breite Flügel. Diese verlängern sich nicht wie bei jenen über Spitze und Basis hinaus zu feinen Spitzen, sondern umgeben den Samen teilweise oder ganz in Form eines flachen, breiten Ringes.

Dyckia floribunda Griseb.- Die Samen (vergl. Fig. 2 a) sind seitlich zusammengedrückt, flach linsenförmig, etwa 0,4 cm breit und 0,5 mm dick, an der Basis schwach zugespitzt Das äussere Integument bildet den Samenflügel und umgibt den eiförmigen flachen Samen als breiter helmartiger Ring, der an einer Seite einen kurzen, schnabelförmigen Fortsatz trägt.

Ein durch die Mitte des Samens gelegter Querschnitt (Fig. 8) zeigt folgende Verhältnisse: Den scharf rechteckigen Querschnitt des eigentlichen Samens haftet das an der Rückenseite des Samens im Querschnitt rechteckige, an der Bauchseite dreieckige Gewebe des Flügels an. Wie bei den vorgenannten Gattungen aus dem äusseren Integument hervorgegangen, besteht es aus grossen, isodiametrischen Zellen mit relativ dünnen verkrkten Membranen. Sowohl der Bauch- wie der Rückenteil des Flügels schliessen je einen Strang von Gefässbündeln der Raphe in sich ein. Die flachen Seiten des Samens werden von dem äusseren Integument nur in Form einer dünnen, einzelligen Schicht überzogen. Diese Schicht verdickt sich in kurzen Abständen zu kleinen,3-eckigen Höckern, in deren Innerm man die sehr kleinen Zellumina erkennen kann. Die Innentesta des Samens besteht auch hier aus zwei Schichten, die jedoch keinerlei Verstärkungen oder Versteifungen der Membran aufweisen. Die ungleich viel grösseren, rechteckigen Zellen der inneren Schicht sind an den Seitenflächen des Samens breiter als hoch, an der Bauch- und Rückenfläche dagegen höher als breit. Sie führen dunkelbraun gefärbten Inhalt. Die sehr viel kleineren Zellen der äusseren Schicht haben an den Seitenflächen langgestreckt, flach rechteckige, an der Bauch- uad Rückenfläche kubische Gestalt.

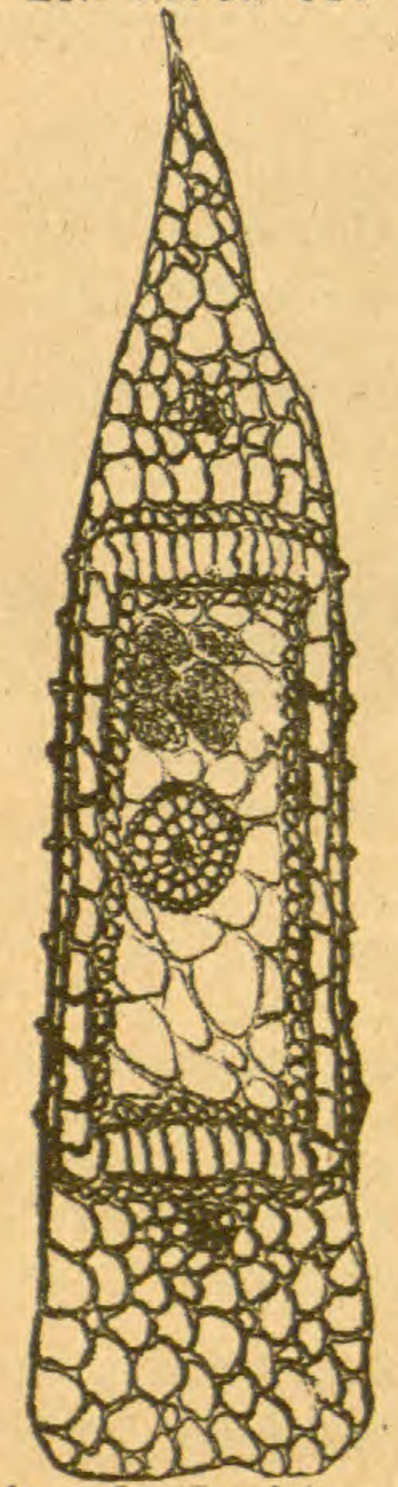

Fig. 8. Dyckia floribunda, Querschnitt.

Auf die wohl ausgebildete Aleuronschicht aus ovalen bis kubischen Zellen, welche die Testa im Innern völlig auskleidet, folgt das grosslumige Parenchym-Gewebe des Endosperms, dem die zahlreichen relativ sehr kleinen Stärkekörner eingelagert sind.

Der verhältnismässig recht grosse Embryo liegt central einer der Seitenflächen angelagert. Er nimmt etwa 0,5 - 0,6 der Länge des Samens ein und hat keulenförmige Gestalt mit verjüngter Spitze, die das kurze Saugorgan bildet. Eine Keimung konnte bei dem veralteten Material nicht erzielt werden.

Von der Gattung Puya, die drei Untergattungen aufweist, standen mir Samen Puya spathacea Mez, Subgen. Pitcairniopsis, zur Verfügung. Dieselben zeigen in ihrem ganzen Habitus grosse Aehnlichkeit mit den Samen von Pitcairnia, insbesondere fehlt die typische Ausbildung des Flügels, wie sie Dyckia aufweist. Dagegen ist das äussere Integument wie bei Pitcairnia über Spitze und

Basis hinaus ausgezogen. Die innere Samenschale hat die typische Gliederung in zwei Schichten, jedoch hat hier die innere Schicht nur wenig grössere Zellen als die äussere, deren Zellen ziemlich unregelmässig gebaut sind. Besondere Beachtung verdienen die grossen und vielfach aus 3 - 4 Teilkörnern zusammengesetzten Stärkekörner.

Die schönste Form der Ausbildung des äusseren Integuments in typische breite Flügel zeigen Vertreter der Untergattung Eupuya.

Puya boliviensis Bak.- Die flachen, dreieckigen, etwa 1 mm grossen Samen sind ringförmig von einem Flügel umgeben, der fast 1 - 1½ mm Breite erlangt und nur nach der Basis des Samens hin etwas schmäler wird. Der Querschnitt zeigt das Gewebe des Flügels in flach dreieckiger oder langgestreckter Form beiderseits dem ovalen Schnitt des eigentlichen Samens anhaften. Die äussere Schicht des Flügelgewebes setzt sich aus kleinen, runden oder ovalen Zellen zusammen, die sich auch als einzellige Schicht über den ganzen Samen ausdehnen, das Innere des Flügels dagegen wird aus sehr grossen, ungleichmässigen Zellen mit grossen Interzellularen gebildet. Die Innentesta oder eigentliche Samenschale zeigt bei typischer Zweischichtigkeit sehr regelmässig gebildete Zellen, von denen die der äussersten Schicht bei ovaler Form schwach verdickte Membranen aufweisen, während die grossen kubischen Zellen der Innenschicht Membranen ohne jede Wandverstärkung haben und mit braunem Farbstoff gefüllt sind. An den beiden Schmalseiten bildet die Samenschale kurze, höckerige Vorsprünge aus, die den Zellen des Flügels bessere Anheftungsmöglichkeit geben. Die Stärkekörner des Endosperms sind auch hier oft aus 3 - 4 Teilkörnern zusammengesetzt.

Hechtia pedicellata Wats. weicht in Form und Bau der Samen von den vorgenannten Gattungen ab. Der Flügel umgibt nicht ringförmig den ganzen Samen, sondern wird nur einseitig ausgebildet. Im Querschnitt erweisen sich die äusseren Zellen des Ausseninteguments als stark zusammengeschrumpft mit stark verdickten Membranen und sehr kleinen Lumina. Sie bilden in ihrer Gesammtheit eine gleichmässig dicke Haut, die den ganzen Samen loose faltig umgibt. Zwischen dieser Schicht und der Innentesta liegt das grosszellige Parenchym-Gewebe des Flügels, das an der Rückenseite des Samens grössere Mächtigkeit annimmt und das Gefässbündel der Raphe in sich einschliesst.

Die Innentesta besteht scheinbar nur aus einer Schicht rechteckiger Palissadenzellen, die keinerlei Verdickungsschichten aufweisen. Die Zellen der äusseren Schicht haben ihre Lumina gänzlich reduziert, sodass sie in ihrer Gesamtheit gleichfalls als dicke Haut der Palissadenschicht aufliegen. Die Stärkekörner sind einfach. Eine Keimung konnte nicht erzielt werden.

Von der Untergruppe der Naviinae standen mir Samen leider nicht zur Verfügung.

C. Tillandsieae.

Die Samen der Tillandsieae sind die einzigen, über welche bisher in der Literatur genauere Angaben vorliegen. Insbesondere hat Fritz MUELLER (11) über die Keimung der Tillandsieae und die Morphologie und Keimung der Samen der Gattung Catopsis geschrieben. HILDEBRAND (12) untersuchte die Beschaffenheit und Entwickelung der Samenhaare bei Guzmania tricolor. Angaben über die Morphologie und Anatomie der Samenschalen fehlen aber noch völlig.

Die Samen der Tillandieae zerfallen ihrer äusseren Gestalt nach in 2 Gruppen. Die erste und weitaus grössere umfasst die Gattungen Vriesea, Guzmania, Sodiroa, Thecophyllum und Tillandsia, die zweite enthält nur die einzige Gattung Catopsis. Die 1. Gruppe teilt sich wiederum in 2 Typen, die sich makroskopisch nur wenig, mikroskopisch durch einige spezielle Eigentümlichkeiten, anatomisch jedoch sehr scharf durch den charakteristischen Bau der Samenschale unterscheiden. Es sind dies die Typen Vriesea einerseits, Tillandsia anderseits. Zum Typus Vriesea sind nach dem Ergebnis meiner Untersuchungen noch zu rechnen die Gattungen Guzmania, Schlumbergeria und Sodiroa, dem Tillandsi -Typus folgt als Uebergangsglied Thecophyllum.

Beiden Typen gemeinsam ist die eigentümliche Ausbildung des falschen Pappus, der sich morphologisch und etwickelungsgeschichtlich streng von den Flughaaren der Gattung Catopsis unterscheidet.

Vriesea ensiformis Beer sei zunächst als Vertreter des Typus Vriesea, Subgen. Eu-Vriesea beschrieben. Typisch für Vriesea sowie für alle Vertreter der eben erwähnten ersten Gruppe der Tillandsieae ist die Umwandlung des äusseren Integuments in den Flugapparat. Am klarsten werden die Verhältnisse im Vergleich mit der oben (p. 38) beschriebenen Glomeropitcairnia. Dort bildete das äussere Integument, über Spitze und

Basis des spindelförmigen Samens hinausgehend, Anhängsel von beträchtlicher Länge, die schon einen deutlichen Unterschied zwischen Basal-Anhang und Spitzenschopf aufwiesen. Bei der Reife zerfielen sie in Stränge, die aus je einer Zellreihe bestanden und haarähnlichen Charakter hatten. Viresea und Tillandsia zeigen nun das äussere Integument aufs zweckmässigste umgewandelt als Flugapparat in Pappus-Form. Die Untergattung Eu-Vriesea bildet den Spitzenschopf nur wenig aus. Er hat meist nur die Gestalt einer kurzen, häutigen Haube, die der knopfartig verdickten Spitze des Samens aufsitzt. Das äussere Integument selbst besteht aus zwei Schichten. Die innere wird gebildet aus äusserst langgestreckten, haarartigen Zellen mit dünnen, verkorkten Membranen. Sie bleiben beim Zerfall des Integuments mit einem Ende fest am Samen haften und lösen sich erst jenseits der Basis in einzelne Stränge auf, deren einer das Gefässbündel der Raphe einschliesst. Am freien Ende hängt diese innere Schicht mit den Zellreihen der äusseren zusammen. Die äusseren Zellreihen lösen sich gänzlich vom Samen ab und bilden einen dichten Schirm von Flughaaren. Ob und wieweit Elemente des Funiculus sich an der Ausbildung des Flugorgans beteiligen, wie F. MUELLER und HILDEBRAND annehmen, lässt sich mikroskopisch nicht feststellen, da die Zellreihen im allgemeinen völlig gleichartig gebaut sind. Aus dieser Tatsache und aus dem Vergleich mit Glomeropticairnia, bei welcher der Funiculus sicher nicht an der Bildung des Anhangs beteiligt ist, scheint jedoch hervorzugehen, dass der Funiculus auch bei der Bildung der Anhänge der Tillandsieen nicht die wichtige Rolle spielt, die F. MUELLER und HILDEBRANDT ihm zuweisen. Die Haare der äusseren Schicht bestehen aus Zellketten, deren einzelne Glieder bei Vriesea zylindrische bis spindelförmige Gestalt haben. Die Membranen sind stets bedeutend stärker verdickt als die Membranen der innern Haarzellen. Die untersten, dem Ansatz des Funiculus am nächsten gelegenen, zeigen eine eigentümliche Einrichtung, die schon von HILDEBRAND (12) untersucht und von ihm wie folgt beschrieben wird:

„Besonders interessant ist nun die Einrichtung, welche sich bei den Haaren der gesamten Samenschöpfe zu ihrer Ausbreitung findet. An dem Basalteil zeigen die Zellen des inneren Stranges fast gar keine Verdickung, während von den Zellen des äusseren Stranges die 4 - 6 untersten jedes Haares stark verdickt sind, an ihrer Aussenwand ganz gleichmässig, an der Innenwand mit verschieden gestalteten Porenkanälchen. Diese Verdickungsschichten sind nun derartig, dass sie leicht und schnell austrocknen und sich daher stärker zusammenziehen als die Zellwände des an der Innenseite des Haares befindlichen Zellstranges, die Haare biegen sich daher bei einer Austrocknung nach aussen um. Beim Anfeuchten wenden sie sich dann wieder nach innen zurück, was nur dadurch erklärlich ist, dass die Wände des äusseren verdickten Zellstranges stärker Wasser aufnehmen als die des innern".

Nach dem freien Ende der Haare werden die Zellen länger und schlanker; sie haben keine Porenkanäle, sondern zeigen gleichmässig verdickte Memranen. Die 3 - 4 letzten Zellen am Ende jedes Haares sind dagegen mesit kurz und bilden eine hakenförmige Krümmung.

In der Frucht liegen die Samen dicht gedrängt büschelförmig nebeneinander. Die Haare des Basalanhanges haben sich noch nicht voneinander gelöst und bilden einen Stiel, an dessen Spitze des spindelförmige, braune Same sitzt. Springt die Kapsel auf, so breiten sich bei trockenem Wetter auch die Flughaare schirmförmig aus. Jeder Windstoss entführt einen Teil der Samen. „Frei in der Luft schwebend, kommt natürlich der schwerere Griff des Schirmes, der Same, nach unten".

Der Haarschirm dient jedoch nicht nur als Flugapparat, sondern er ist auch „zum Haften und zur dauernden Befestigung an fast glatten Flächen besonders geeignet". Bei feuchtem Wetter schmiegt sich das unregelmässige Gewirr zahlloser Fäden dicht den Zweigen der Bäume an und trocknet da später fest (11). Dies ist für die Samen und die Keimlinge von grosser Wichtigkeit, da letztere, wie später ausführlicher geschildert wird, keine Wurzelhaare bilden. F. MUELLER sah an dem ziemlich glatten Stamm einer Giniva (Cocos Romanzoffiana) junge Tillandsien mit mindestens einem halben Dutzend Blättern, die, noch ohne Luftwurzeln, nur durch die festgeklebten Haare gehalten wurden.

Die aus dem innern Integument gebildete Testa des langgestreckten, spindelförmigen Samens besteht aus zwei Schichten, die in ihrer Ausbildung, wie bereits erwähnt, den Samenschalen von Deuterocohnia überaus ähnlich sind. Einer Schicht von 25 mikr. Höhe und 40 mikr. Breite und mit einem bei der Untergattung Eu-Vriesea stets ungefärbten Inhalt ist eine Schicht platter, tafelförmiger Zellen aufgelagert deren Membranen erst bei intensiver Behandlung mit Kalilauge sichtbar werden und

für gewöhnlich, mit dunkelbraunem gallertigem Inhalt gefüllt, den Eindruck einer zusammenhängenden Haut hervorrufen. Sie erreicht die Dicke von 8 mikr.

Die Zellen der darauf folgenden Aleuronschicht sind meist kubisch geformt bei 20 mikr. Durchmesser. Die dem Parenchym-Gewebe des Endosperms eingelagerten Starkekörner sind stets einfach, kreisrund, mit deutlich ausgebildetem Zentrum und 4 - 6 mikr. Durchmesser.

Der Embryo liegt im Basalteil des Samens, diesen vollständig ausfüllend. Er ist stets sehr gross, nimmt vielfach mehr als ein Drittel des Samens ein und ist gleichmässig cylindrisch gebaut. Von einem sich pfriemenartig verjüngenden Saugorgan ist meist wenig zu entdecken. In etwa ein Drittel Höhe befindet sich die schwach entwickelte Plumula. Im übrigen ist der Embryo wenig differenziert. Der untere Teil der Samenschale hält kappenartig die Radicula umschlossen.

Eine Keimung habe ich selbst nicht gesehen. F. MUELLER schildert diejenige von Vriesea vitellina wie folgt:„Bei der Keimung ist das erste, was deren Beginn äusserlich verrät, die Trennung der Wurzelkappe (der oben erwähnten kappenartigen Umhüllung der Radicula) von dem Samen. Zunächst erscheint zwischen beiden ein weisser Ring, der aber bald breiter und dicker wird und ergrünt und sich als der aus dem Samen herauswachsende Teil des Keimblattes ausweist. Es entwickelt sich zu einer ziemlich kurzen Scheide, aus der das erste Laubblatt hervortritt. Die Hauptwurzel tritt niemals zu Tage, wenn ihr auch die Wurzelkappe meist so lose aufsitzt, dass sie sich leicht abzeihen lässt. Nebenwurzeln scheinen erst, nachdem schon mehrere Laubblatter gebildet sind, aufzutreten."

Von der Gattung Eu-Vriesea wurden von mir untersucht:

I. Genuinae: Vr. splendens Lem., Vr. rostrum-aquilae Mez, V. Duvaliana Morr., V. inflata Wawra, V. conferta Gaudich., V. scalaris Morr.

II. Xiphion: Vr. chrysostachys Morr., Vr. Claussenianа Mez, Vr. viminalis Morr.

Der Bau der Samenschalen aller dieser Arten ist durchweg der gleiche. Die Samen zeigen im allgemeinen nur Schwankungen in den Grössenverhältnissen, besonders des basalen Anhanges. Vriesea chrysostachys besitzt beispielsweise nur einen sehr kurzen Basalanhang, sodass der ganze Samne nur etwa 0,6 cm lang wird, während andere Arten z.B. Vriesea inflata, Samen besitzen, die mit Anhang eine Länge bis 2 cm erreichen. Die Zellen der äusseren Haare, die bei Vriesea ensiformis zylinder- bis spindelförmigen Bau besitzen, bilden bei manchen Arten z.B. Vr. chrysostachys am bberen Ende ein oder meist zwei papillenartige Zipfel aus, den den Basalteil der nächsten Zelle gabelartig umschliessen, sodass die einzelnen Teile des Haares wie die Glieder eines Schactelhalms ineinander geschachtelt erscheinen. Jedoch tritt diese Einrichtung bei der Untergattung Eu-Vriesea noch wenig hervor. Erst von Guzmania ab wird die Entwickelung dieser Gabeln deutlicher, um bei manchen Tillandsien ihren Höhepunkt zu erreichen.

Vriesea imperialis Morr. aus der Untergattung Alcantarea hat Samen, die sich besonders durch die im Vergleich mit den übrigen Vrieseen ausserordentliche Gröase auszeichnen. Der ziemlich dicke, spindelförmige Körper des Samens wird bis 0,7 cm lang. Der Spitzenschopf wird, abweichend von Eu-Vriesea, sehr lang (2 cm) und ist federbuschartig zerteilt. Der basale Anhang bleibt relativ kurz, auch reichen die Haarzellen der äusseren Schicht nicht bis zur Spitze des Samens, sondern nur bis zu seiner Basis, sodass bei angelegtem Haaren der eigentliche Samen nicht von ihnen bedeckt wird.

Der Querschnitt bietet im allgemeinen, nur in vergrössertem Masstab, dasselbe Bild wie die Samen der Eu-Vrieseen. Auf eine Schicht tafelförmiger, eng aneinander schliessender Zellen von 20 mikr. Dicke folgt eine Schicht rechteckiger, 70 - 80 mikr. hoher Zellen, die hier mit dunkelbraunem Farbstoff erfüllt sind. Die ausserordentliche Grösse dieser Zellen bedingt jedoch, um stabilere Verhältnisse zu schaffen, vielfach das Einschieben von Querwänden, wodurch diese Zellage den Eindruck der Zweischichtigkeit hervorruft. Endosperm und Embryo weichen von Eu-Vriesea nicht ab.

Von den 3 Untergattungen des Genus Guzmania standen mir nur Samen von Caraguata und Eu-Guzmania zur Verfügung.

Guzmania lingulata Mez.- Im Habitus und in anatomischer Hinsicht sind die Samen dieser Art denen von Eu-Vriesea sehr ähnlich. Sie unterscheiden sich von jenen meist nur durch den schlank spindelartigen Bau ohne knopfartig verdickte Spitze. Der Spitzenschopf ist fast gänzlich reduziert. Er besteht nur aus einem winzigen, gestielten, deckelartigen Häubchen, das der schlanken Spitze des Samens aufsitzt. Die Haare des

Flugschirms sind bäunlich gefärbt, während die Flughaare sonst gewöhnlich weiss und seidenglänzend sind. Die Zellen der äusseren Flughaare sind auch in der Regel bedeutend länger und zeigen stets am oberen Ende die vorhin beschriebene Gabelgestalt, jedoch noch mit relativ kurzen Zinken.

Im Querschnitt fällt besonders der dunkelbraune Inhalt der grossen, rechteckigen Zellen der innersten Schicht auf, da die meisten Vriesea-Arten ungefärbten Inhalt in diesen Zellen führen.

Guzmania crateriflora Mez besitzt ähnlich gebaute Samen, jedoch ist die äussere Schicht tafelförmiger Zellen der Testa im Verhältnis zur inneren etwas stärker entwickelt als bei G. lingulata.

Diese aufsteigend immer stärkere Ausbildung der äusseren Schicht auf Kosten der inneren können wir bei den Vertretern der Gattung Eu-Guzmania verfolgen.

Guzmania monostachya Rusby (Eu-Guzmania) und Guzmania acorifolia Mez (Schlumergeria) besitzen Samenschalen, deren innere Zellen nur noch halb so gross sind, wie die der äusseren Schicht. Die Zellen der letzteren quellen in Kalilauge stark auf. Sie sind würfelförmig und besitzen einen gelatinösen, hellbraun gefarbten, in Wasser unlöslichen Inhalt.

Sodiroa Andréana Wittm. - Die durch lange feuchte Lagerung verdorbenen Samen des einzigen mir zur Verfügung stehenden Vertreters dieser seltenen Gattung liessen eingehende anatomische Untersuchungen nicht zu. Morphologisch schliessen sie sich eng an Vriesea an.

Zur Gattung Tillandsia gehören die extremsten Epiphyten der ganzen Familie. Ebenso wie die Pflanzen auf's zweckmässigste für ihre epiphytsiche Lebensweise ausgestattet sind, zeigen auch die Samen die weitest gehenden Anpassungen an den Epiphytismus.

Die Samen der Gattung Tillandsia sind im allgemeinen noch schlanker gebaut als die bisher besprochenen. Der Spitzenschopf ist in vielen Fällen sehr lang, fein zerteilt und meist weiss seidenglänzend. Die Basis des Samens läuft in einen dünnen Fortsatz aus (Fig. 9), der an seinem Ende eine warzige Verdickung trägt. Dieser Fortsatz ist in seinem Innern hohl und stellt wahrscheinlich eine Kapillareinrichtung vor, die dem Embryo durch Aufsaugen von Tautröpfchen die zur Keimung notwendige Feuchtigkeit zuführt und festhält. Angestellte Versuche bestätigten diese Annahme vollkommen. Die von den Flughaaren befreiten Samen wurden mit dem Fortsatz in kleine Wassertröpfchen gebracht, die von der Kapillare augenblicklich begierig verschluckt wurden. Da die Tillandsia-Arten vielfach trockene Standorte bevorzugen, ist eine derartige Einrichtung für die Keimung von höchster Wichtigkeit.

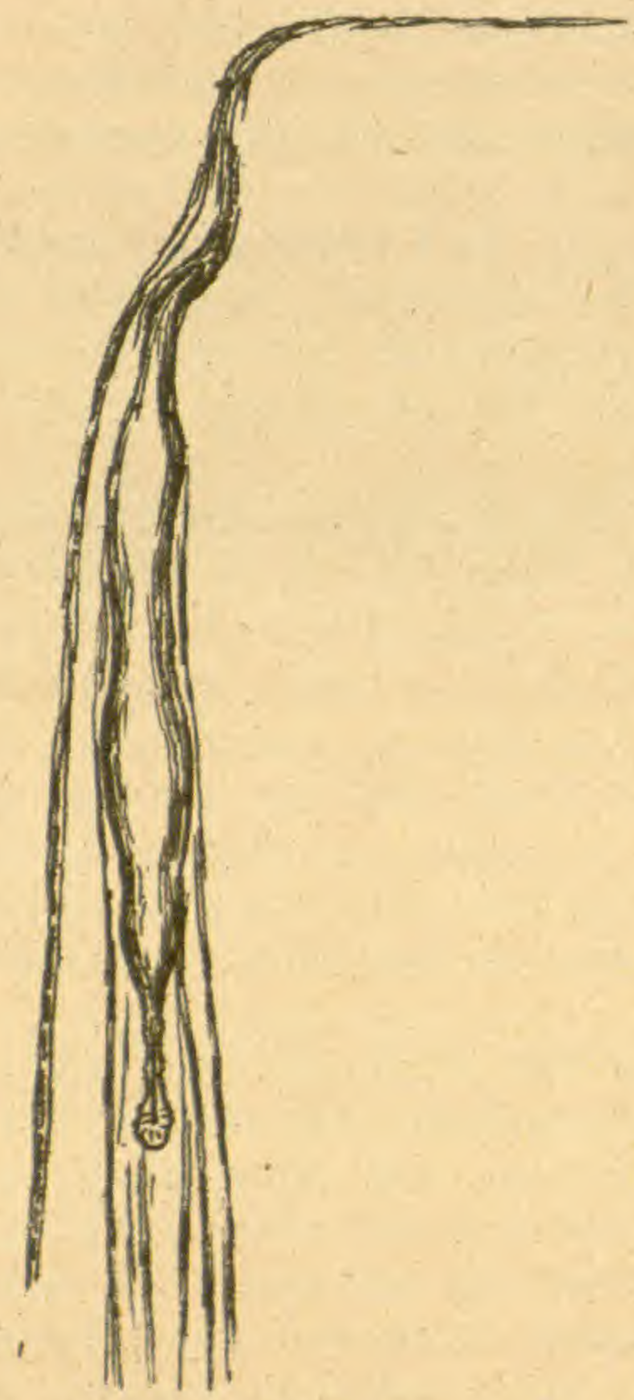

Fig. 9. Capillarorgan am Samen von Tillandsia.

Die äusseren Haare des basalen Anhanges setzen sich aus zahlreichen, ziemlich kurzen Zellengliedern zusammen. Die gabelförmigen Verlängerungen am oberen Teil dieser Zellen sind bei manchen Arten, z.B. Tillandsia cryptantha und zahlreichen Arten der Untergattung Platystachys sehr stark entwickelt, wodurch die Gliederung der Haare oft schon dem unbewaffneten Auge sichtbar wird. Andere Arten, wie z.B. Tillandsia bracteata, besitzen dagegen überhaupt keine gegabelten Zellenglieder. Nach dem freien Ende des Haares zu werden die Zellen kürzer, die Gabelung ist hier schwächer ausgebildet. Mitunter lösen sich diese Zellen mit dem oberen Ende vom Zentralstrang ab, sodass sie nur mit dem Basalende festsitzen und eigentümliche, klammerartige Einrichtungen darstellen, die den Haaren eine gute Anheftungsmöglichkeit gewähren. Eine noch bessere Haftvorrichtung besitzen die Tillandsien in den Haarenden. Diese laufen in zierliche ankerartige Doppelkrällchen aus, die trefflich geeignet sind, die reifen Samen an den geringsten Unebenheiten glatter Stämme oder Äste zu verankern, wo sie dann die günstigste Gelegenheit zur Weiterentwickelung finden. Diese Häkchen habe ich mit einer Ausnahme (Till. Leiboldiana) bei sämtlichen von mir

untersuchten Arten von Tillandsia (20) gefunden, dagegen niemals bei den Samen einer andern Gattung der Tillandsieae, sodass wir es hier wohl mit einer generischen Eigentümlichkeit zutun haben. Die Membranen der Zellen sind stark lichtbrechend, mitunter erscheinen sie durch hellere und dunklere Partien wie gestreift.

In Querschnitt weisen die Samen bei scharfem Unterschied von dem Vriesea-Typ doch nicht durchweg gleichen Bau auf. Es lassen sich deutlich drei Untergruppen des Typs Tillandsia differenzieren, jedoch sind die einzelnen Untergruppen augenscheinlich ziemlich regellos auf die systematischen Untergattungen verteilt. Es ist möglich, dass die Ausbildung der verschiedenen Typen der Samenschale hier durch klimatische Anpassung bedingt wird, jedoch fehlte mir die Gelegenheit, diese Verhältnisse näher zu prüfen. Auffallend ist der zarte Bau der Samenschale und die zierliche gitterartige Struktur der Zellen. Den relativ einfachsten Bau haben Arten der Untergattung Platystachys, deren Vertreter Tillandsia Basciculata darstellt.

Die Samen dieser Art haben den oben beschriebenen Bau mit sehr langem Spitzenschopf. Den einzelnen Zellengliedern der äusseren Haare fehlen, wie schon bemerkt, die gabelartigen Fortsätze. Der Querschnitt zeigt im Vergleich mit Vriesea folgende Unterschiede: Zunächst fehlt die für den Typ Vriesea so charakteristische äussere Schicht tafelförmiger Zellen vollständig. An ihrer Stelle befindet sich eine Schicht, deren Zellen unregelmässig vieleckige Gestalt besitzen, mit nur schwach verdickten Membranen und scheinbar ohne Inhalt. Die Membranen der Aussenseite je zweier Zellen stossen in stumpfem Winkel aneinander, sodass die Oberfläche der Samen im Querschnitt sägeartig höckerig gestaltet ist. In die Vertiefungen greifen dann die runden bis plattgedrückt ovalen Zellen der äusseren Integumente ein. Die innere Schicht, die bei Vriesea aus grossen, rechteckigen Zellen gebildet wurde, besteht hier aus kleinen, kettenartig aneinandergereihten, langgestreckt ovalen Zellen, die stets dunkelbraunen Inhalt führen. In der Form erinnern diese Zellen an die gleichfalls der innern Schicht angehörigen Zellen von Guzmania acorifolia.

Der zweite Untertypus, der durch Tillandsia tricolor vertreten wird, hat eine ähnlich gebaute innere Zellschicht. Die äussere Schicht dagegen besitzt sehr viel grössere Zellen als Tillandsia fasciculata. Es sind dies eigentümlich schlanke, palissadenartige Zellen, deren Membranen nach aussen hin zwei- bis mehrzackige, gabelartige Fortsätze ausbilden, in welche dann wieder, wie oben, die runden Zellen des äusseren Integuments eingelagert sind.

Den dritten Untertypus vertritt Tillandsia streptocarpa. Bei ähnlicher Ausbildung der innern schicht zeigen die palissadenartigen Zellen der äusseren, bei sehr starken Membranen, fast rein cylindrischen Bau mit nach aussen gerichteter spindelartig verjüngter Spitze. — In diese 3 Untertypen liessen sich die von mir Untersuchten zwanzig Tillandsia-Arten meist mühelos einreihen.

Gänzlich verschieden von diesen erwies sich der Bau der Samenschale von Tillandsia Leiboldiana. Auch BUDNOWSKI (7) weist auf die abweichende Form der Septaldrüsen vom Tillandsia-Typus hin und auf die Aehnlichkeit mit Vriesea. Morphologisch zeigen die Samen dieser Art allerdings fast rein der Formen der Tillandsia-Samen: langen Spitzenschopf, sehr schlanken Bau, lang auslaufende knöpfchenartige Basis, aber keine Doppelkrällchen an den Haarenden. Der Querschnitt dagegen zeigt fast völlig den Bau des Vriesea-Typs: Grosse recteckige Zellen der Innenschicht, tafelartig flache Zellen der Aussenschicht, die hier als Abweichung nur in kurzen Abständen nach aussen höckerige Verdickungen aufweist, die kleine Zellumina einschlissen. Es handelt sich demnach wohl um eine Uebergangsform.

F. Müller erwähnt (11) das Vorhandensein eines doppelten Flugschirms bei den Tillandsien. Er schreibt darüber: „Von den haarförmigen Zellreihen, in welche die äussere Samenhaut zerfällt, lösen sich die einen, wie bei Vriesea, von oben nach unten und bleiben hier am Ende des Samenstranges vereinigt, die andern von unten nach oben, wo sie (nicht immer in gleicher Höhe) am Samen sitzen bleiben. Es entsteht so ein oberer und ein unterer Schirm, die durch den Samenstrang verbunden bleiben. Bei einigen anderen Arten pflegt die Mitte des unteren Schirms in zwei oder mehrere Stücke zu zerfallen". -- Ich habe eine derartige Erscheinung bei den von mir untersuchten Arten, zu denen auch die von F. MUELLER erwähnte Till. streptocarpa gehörte, nicht beobachten können. Stets war der Flugschirm nur einfach, von der oben für Vriesea ensiformis beschriebenen Form. Wohl kam es vor, dass bei starker Austrocknung die Spitze des Schirms zerfiel oder einzelne Innenhaare zerrissen, dies bedeutet jedoch keine besen-

dere Eigentümlichkeit der Tillandsien, sondern kommt auch in andern Gattungen vor.

Der Embryo ist ziemlich gross, mitunter nimmt er mehr als die Hälfte des Sameninneren ein. Die Keimung verlauft bei den Tillandsien etwas abweichend von Vriesesund wird von F. MUELLER wie folgt beschrieben:

„Aeusserlich verrät sich bei Tillandsia schon nach 3 - 4 Tagen nach der Aussaat das erwachende Leben des Keimlings zuerst durch dessen allmählig immer deutlicher werdendes Ergrünen, dem sich bald auch ein merkliches Wachstum zugesellt. Durch dieses wird ihm natürlich die Samenhaut zu eng, aber sie wird nicht an einer bestimmten Stel. zerrissen; namentlich bleibt der Zusammenhang zwischen dem oberen, das Keimblatt, und dem unteren, das Würzelchen umschliessenden Teil stets ununterbrochen. Die Samenhaut wird um den wachsenden Keimling ringsum lockerer, ohne zu bersten, so war bei einem Samen von Till. pulchella, dessen Keimling im unterem Ende seinen Durchmesser mehrals verdreifacht, seinen Querschnitt also verzehnfacht hatte, die Samenhaut noch unversehr Schliesslich wird die gelockerte Samenhaut nicht von dem Keimblatt, sondern von dem ersten Laubblatt durchbrochen. dies erste Laubblatt tritt aus dem Samen hervor schon ausgerüstet mit Schüppchen, welche an die der späteren Blätter erinnern".

Die Gattung Thecophyllum nähert sich nach der äusseren Gestaltung der Samen zu urteilen, stark dem Vriesea-Typus. Insbesondere deutet hierauf der Mangel eines kräftig entwickelten Spitzenschopfes, die wie bei Vriesea knopfartig verdickte Spitze des Samens sowie das Fehlen der Ankerkralle an der Haarenden hin. Dagegen zeigt der Querschnitt von Thecophyllum Sintenisii deutlich den Tillandsia-Typ, und zwar zeigt die Samenschale ähnlichen Bau wie die Testa von Tillandsia fasciculata. -Leider standen mir von der Gattung Thecophyllum nur die Samen dieser einen Art zur Verfügung. Das obendrein noch schadhafte Herbarmaterial liess demnach ein endgiltiges Urteil über die Samen dieser Gattung nicht zu. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass Thecophyllum ein Bindglied zwischen dem Vriesea- und dem Tillandisa-Typus darstellt.

Die Gattung Catopsis besitzt im Bau der Früchte und Samen sp starke Eigentümlichkeiten, dass ich einen näheren Zusammenhang mit den anderen Gattungen der Tillandsieae nicht habe festellen können. Auch Uebergangsformen wurden nicht beobachtet, sodas eine Sonderstellung dieser Gattung innerhalb der Tillandsieae oder auch eine Abtrennung von dieser Gruppe geboten erscheint.

Ueber den Bau und die Keimung der Samen hat bereits F. MUELLER sehr eingehende Untersuchungen veröffentlicht, denen ich nur wenig hinzufügen kann. Er schreibt:

„Schon die Samenanlage ist ganz eigenartig. Statt des einfachen zapfen- oder schwanzförmigen Anhanges, den man häufig unter den Bromelieae, Pitcairnieae und Tillandsieae begegnet, trägt die Samenanlage bei Catopsis einen mächtigen Aufsatz, der schon unter ihr an Breite gleich, nach oben sich noch verbreitert und zu zerteilen beginnt. Der grosse Aufsatz der Samenanlage wächst in der jungen Frucht rasch aus zu einem Haarschopf von einer Länge, wie sie im Verhältnis zur Länge der Samen ausserhalb der Gattung Catopsis wohl nirgends sonst unter den Bromeliaceen vorkommt. Einen zweiten auffallenden Unterschied zwischen Catopsis und den übrigen Tillandsieen bietet die durch die Gestaltung der Frucht bedingte Lagerung des Haarschopfs. Bei Vriesea und Tillandsia wächst die Frucht zu einer langen, schmalen Kapsel aus, in welcher die späteren Haare des Fallschirms gerade ausgestreckt gleichlaufend nebeneinander liegen; in der kurzen, eiförmigen, zugespitzten Kapsel der Catopsis nutans können die Haarschöpfe (trotz der geringen Zahl von Samen im Fach) nur dadurch Platz finden, dass sie wiederholt (in der Regel 4 mal) in entgegengesetzte Richtung umbiegen. - Ausser seiner Länge ist der seidenartige Haarschopf vor dem aller übrigen Tillandsieen auch dadurch ausgezeichnet, dass jedes seiner zahllosen Haare am Ende einen schnabelförmigen, rückwärts gebogenen, scharfen Haken trägt. Abwärts setzt sich der Haarschopf unmittelbar fort in die äussere Samenhaut, die zwar nicht von selbst sich zerfasert und ablöst, wie bei Vriesea und Tillandsia, wohl aber leicht in schmalen Längsstreifen sich abziehen lässt".

Die zitierte Beschreibung lässt, bei aller Anschaulichkeit, doch nicht deutlich genug die grundlegenden Unterschiede zwischen dem Vriesea-Tillandsia- und dem Catopsis-Typus hervortreten. Bei jenen entstand, wie oben ausgeführt, der Flugapparat durch Zerfall des ganzen äusseren Integuments in einzelne Zellfäden, die dicke, kutikularisierte Membranen besassen. Der Flugapparat der Catopsis-Samen dagegen besteht aus echten, durch Auswachsen einzelner Zellen des äussern Integuments entstandenen Haaren mit nicht kutikularisierten, reinen Cellulose-Membranen. Daraus folgt, dass auch die

schnabelförmigen Haken am Ende dieser Haare entwickelungsgeschichtlich ganz verschieden sind von den ankerähnlichen Haken der Tillandsia-Haare, wenn sie auch der gleichen Funktion dienen. Ausser diesem Spitzenschopf bildet das äussere Integument noch einen dicken, an Ausdehnung dem eigentlichen Samen gleichkommenden Basalschopf aus. Dieser besteht aus zusammengeballten Zellfäden, die sowohl dem äusseren wie dem inneren Integument entspringen, aber im Gegensatz zu den Flughaaren verkorkte Membranen besitzen. Während jene leicht Feuchtigkeit aufnehmen und wieder abgeben können, und dadurch sich leicht an glatte Aeste anschmiegen und festkleben, schützen die cuticularisierten Haare des Basalschopfes den hier liegenden Embryo vor Austrocknung. Ueberdies besitzen sie ähnliche, wenn nicht noch stärkere Kapillarwirkung wie die basalen Fortsätze von Tillandsia.

Den übrigen Teil des Samens bekleidet das äussere Integument bei Catopsis nutans mit einer nur einzelligen Schicht. Die einzelnen Zellen bilden nach aussen kurze, papillenartige Fortsätze aus, die nach der Spitze und Basis zu immer länger werden und schliesslich in die Haare des Basal- oder Spitzenschopfes übergehen.

Noch stärkere Ausbildung erlangen diese Papillen bei den Samen von Catopsis fulgens, die dadurch eine rauhe höckerige Oberfläche erhalten. Die Flughaare des Spitzenschopfes besitzen hier ausser dem endständigen Haken stets noch der ganzen Länge nach kurze, stachelartige Fortsätze, die nach der Basis zu gedrängter stehen.

Catopsis Morreniana besitzt einen Basalschopf, der aus einzelnen nicht so dicht gedrängten Haaren zusammengesetzt ist. Der dem innern Integument angehörige Teil des Schopfes liegt in seinem Innern als dick zusammengeballte knopfartige Masse. Das innere Integument besteht, wie bei den meisten andern Arten, aus nur einer Schicht im Querschnitt quadratischer Zellen mit nur wenig verdickten Membranen und dunkelbraunem Inhalt. Die Kleberschicht, das Endosperm und der Embryo zeigen ähnliche Entwickelung wie bei Vriesea, insbesondere sind auch hier die Stärkekörner einfach und kreisrund.

Die sehr grossen Zellen der innern Testa von Catopsis Mosénii sind vielfach durch eingeschobene Querwände zur Erzielung grösserer Festigkeit geteilt.

Ueber die Verbreitung der Samen und deren Keimung macht F. MUELLER noch folgende interessante Mitteilungen: „Bei Catopsis erscheint zuerst ein seitlicher Spalt zwischen den am Ende noch vereinten Fruchtblättern und bevor noch die einzelnen sich etwas nach aussen biegenden Fächer öffnen, pflegt sich die äussere Fruchthaut mehr oder minder von der innern getrennt zu haben. Wie ein Bausch von feiner brauner Seide treten dann langsam die wohl nie sich vollkommen streckenden und voneinander lösenden Haarschöpfe hervor (an aufspringende Früchte der Baumwolle oder mehr noch an die der Ceiba Rivieri erinnernd, welche ähnlich gefärbte Seidenhaare enthalten). Der ganze lockere Bausch einer Frucht oder doch eines Faches dürfte wohl in der Regel ungetrennt vom Winde fortgeführt werden.

Catopsis nutans findet sich fast ausschliesslich an den äussersten dünnen Zweigen der Bäume. Solche jüngsten Zweige sind selten rauh und daher für das Haften an ihnen die scharfen Haken am Ende der Haarschöpfe besonders wertvoll. An solchen frei in die Luft ragenden Zweigen sind die Samen mehr als anderwärts der Austrocknung durch Wind und Sonne ausgesetzt; als Schutz dagegen mag die mehrfache, dicke, lockere Umhüllung gerade des Wurzelendes dienen, an welchem das Keimblatt hervorzutreten hat.

Die Keimung ist nicht wesentlich verschieden von derjenigen von Vriesea.

Gemeinsam ist allen Gruppen der Tillandsieae im Gegensatz zu den Bromelieen und Pitcairnieen, dass die Hauptwurzel nie zutage tritt, und dies darf wohl, ebenso wie die eigenartige Umhüllung des unteren Samenendes bei Catopsis, als eine erst während des Lebens auf Bäumen erworbene Anpassung betrachtet werden".

Literatur-Verweise.

(1) A. F. W. SCHIMPER, Pflanzengeographie, Jena 1898, p. 213 - 214. - (2) WITTROCK in Acta Hort. Berg. II. (Stockholm 1894) 6. p. 25. - (3) SCHIMPER, Die epiphytische Vegetation Amerikas (Jena 1888). - (4) R. LIESKE, Brasilianische Studien, Leipzig 1914, p. 9. - (5) ULE in Engl. Jahrb. XXX (1902) Beibl. p. 45. - (6) MEZ in DeCandolle, Monographiae Phanerogamarum (Paris 1896), Bromeliaceae. - (7) BUDNOWSKI in MEZ, Archiv, Ined. - (8) KLEBS in Unters. Inst. Tübingen I (1881 - 85) 585. - (9) WITTMACK in Engl.-Prantl, Nat. Pflanzenfam. II.4. (1888) 40. - (10) F. MUELLER in Ber. D. bot. Gesellsch. XIII (1895) p. 175. - (11) HILDEBRAND in Bot. Ztg. 1872, p. 257.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Szidat Lothar

Artikel/Article: Die Samen der Bromeliaceen in ihrer Anpassung an den Epiphytismus 29-46