

Beitrag zur Kenntnis und systematischen Stellung der Gattung *Parnassia*.

Von

Dr. A. Eichinger, Halle a. S.

(Mit 21 Abbildungen im Text.)

Daß *Parnassia* oft zu den *Droseraceen* gestellt wurde, erklärt sich wohl zunächst dadurch, daß unsere *Parnassia palustris* mit den einheimischen *Drosera*-Arten mancherlei äußere Ähnlichkeit hat. Beiden ist gemeinsam eine Blattrosette, die dem Boden angeschmiegt ist, ein oder wenige Blütenschäfte, der Ort ihres Vorkommens auf Mooren und feuchten Wiesen, ihre Blütezeit in den Sommermonaten. Besonders dürften auch die Staminodien von *Parnassia* mit ihren kleinen hellglänzenden Drüsen an die Blätter von *Drosera* erinnern, die mit zahlreichen Tentakeln ausgerüstet sind, deren hellglänzende Köpfchen gewisse Ähnlichkeit mit den Drüsenköpfchen von *Parnassia* aufweisen. Dazu kommt, daß manchmal Blütenorgane von *Drosera* zu Gebilden umgewandelt sind, die mit Tentakeln ausgerüstet erscheinen, daß also drüsige Organe auch in den Blüten der *Droseraceen* vorkommen können. So berichtet Planchon über Monstrositäten in der Entwicklung der Karpelle. An Stelle der Ovula beobachtete er Gebilde, die, wie er an vielen Mittelformen nachweisen konnte, modifizierte Tentakeln waren.

Indes verbietet es schon ein oberflächlicher Vergleich der Drüsenköpfchen von *Parnassia* und *Drosera*, sie als Analoga zu bezeichnen und zu großes Gewicht auf ein etwaiges Vorkommen an gleichen Orten zu legen. Die Anatomie und vor allem die Funktion ist eine grundverschiedene. Hätte man endlich bei uns zuerst eine *Parnassia*-Art aus der Sektion *Nectarotrilobus* kennen gelernt, so wäre *Parnassia* vielleicht niemals zu den *Droseraceen* gestellt worden. Denn, wie später zu sehen ist, haben die *Parnassia*-Arten in ihrer größeren Anzahl Staminodien, die in ihrer Gestalt von denen unserer *Parnassia palustris* weit abweichen. Auch in anderer Beziehung ergeben sich mancherlei gewichtige Unterschiede, die eine Vereinigung von *Parnassia* mit den *Droseraceen* nicht zulassen.

Verfolgen wir zunächst die Keimungsgeschichte der Samen von *Drosera* und *Parnassia*. Die Keimung von *Drosera* ist untersucht von Goebel (11.) und Heinricher (12.). Am auffallendsten

ist das Fehlen einer eigentlichen Keimwurzel. Heinricher sagt darüber: „Der zunächst hervortretende Radikulartheil ist eigentlich keine Wurzel, sondern ein Gebilde, das man wohl am besten in die Kategorie der Protokorme einreihen wird. Es ist organographisch im wesentlichen ein Hypokotyl, physiologisch ein Haftorgan.“ Es funktioniert nur kurze Zeit und wird später durch Adventivwurzeln ersetzt. *Parnassia palustris* zeigt in der Samenkeimung keinerlei Absonderlichkeit. Die Samen, die sich in großer Menge in den Kapseln vorfinden, sind klein und äußerst leicht. Sie keimen, auf feuchtem Torf ausgesät, schnell in großer Prozentzahl noch im gleichen Herbst. Die zunächst ungestielten Kotyledonen (Fig. 1) treten sofort aus der Samenschale heraus, das Würzelchen wendet sich sofort nach unten. Die leere Samenhülle bleibt wohl manchmal an dem Sämling einige Zeit hängen, jedoch ist ein Aussaugeapparat irgend welcher Art nicht vorhanden. Dagegen wissen wir von *Drosera*, daß die Keimblätter wenigstens zum Teil im Samen stecken bleiben und mit ihren zu Saugapparaten umgewandelten Spitzen das Endosperm aufzehren. Besonders bei *Drosophyllum* und *Aldrovanda* verbleiben die Kotyledonen vollkommen im Samen, eine Erscheinung, die bei dikotylen Pflanzen relativ selten auftritt. Die ersten Laubblätter von *Parnassia palustris* erscheinen bald und unterscheiden sich ausgewachsen nicht erheblich von den späteren. Um den Vegetationspunkt herum steht eine Anzahl vielzelliger Haare, die wohl zum Schutze der jungen Anlagen dienen (Fig. 2). Das Würzelchen ist auf eine kleine Strecke hin mit langen Wurzelhärchen bedeckt und zeigt meist an dieser Stelle eine mäßige Schwellung.

Auf den anatomischen Bau der Vegetationsorgane möchte ich nicht eingehen. Denn weder *Parnassia* noch *Droseraceen* besitzen charakteristische Verhältnisse. Bei letzteren herrscht sogar eine große Mannigfaltigkeit bezüglich der Wuchsform der einzelnen Arten, der anatomischen Verhältnisse des Stengels usw. Allen eigentümlich scheint nur die geringe Differenzierung des Assimilationssystems zu sein. Ober- und Unterseite des Blattes sind oft nur wenig unterschieden,

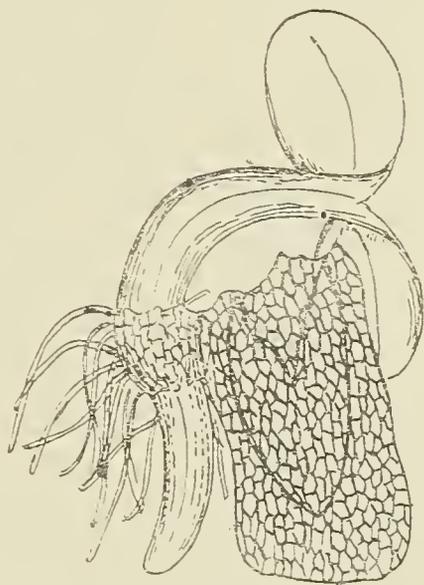


Fig. 1. *Parnassia palustris*, Keimpflanze.

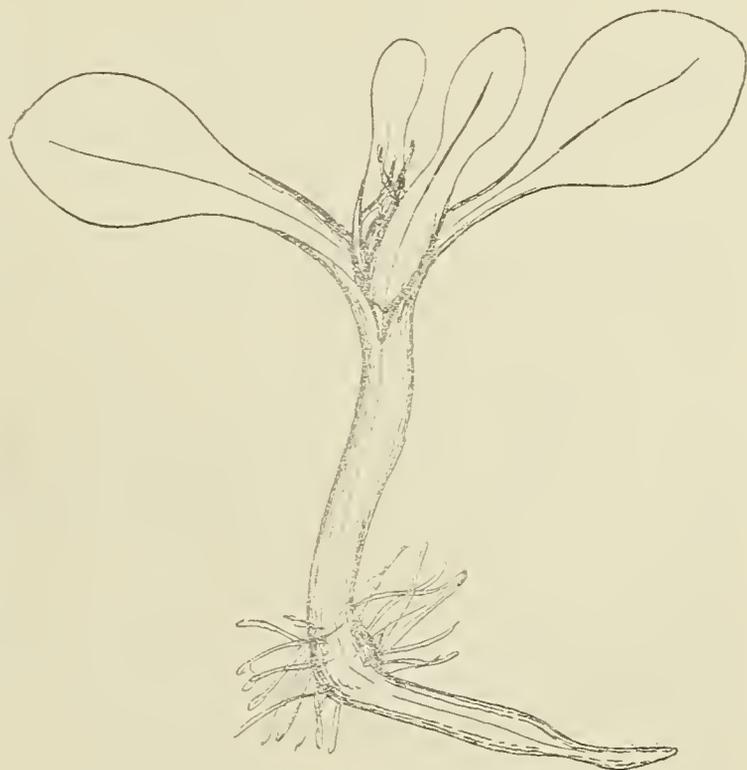


Fig. 2. *Parnassia palustris*, etwas ältere Keimpflanze.

ein typisches Palisadenparenchym ist nirgends vorhanden. Dagegen ist sehr merkwürdig die Tatsache, daß vielfach Chlorophyll in den Zellen der Oberhaut vorhanden ist.

Die *Parnassieen* sind ihrem äußeren Ansehen nach als wohlungrenzte Gattung aufzufassen, etwas fremdartig mutet nur die *Parnassia Nummularia* an, deren Blütenschäfte beblättert sind. Soviel ich an Herbarmaterial gesehen habe, besitzen alle ein kurzes Rhizom, aus dem Blätter und Blütenschäfte entspringen. Die dabei herrschenden morphologischen Verhältnisse sind von Eichler (9.) für *Parnassia palustris* eingehend beschrieben worden. Charakteristische anatomische Merkmale lassen sich nicht finden, die Schäfte zeigen einen Bau, wie er bei vielen krautigen Pflanzen vorkommt, hauptsächlich bemerkenswert durch einen ziemlich kräftigen Sklerenchymring, der die Stengel zug- und biegungsfest macht. Die Laubblätter zeigen ein meist gut ausgebildetes Assimilationsgewebe, am auffallendsten sind aber die Gerbstoffidoblasten, die sich in der Oberhaut der Blätter aller Arten massenweise finden und den getrockneten Blättern durch ihre braune Farbe ein gesprenkeltes Ansehen geben. Auf sie hat schon Engler (10.) hingewiesen. Sie kommen in gleicher Ausbildung auch bei *Saxifraga* Sect. *Cymbalaria*, bei *Lepuropetalon* und bei *Chrysosplenium* vor und dürften auf eine Verwandtschaft der genannten Pflanzen deuten. Überhaupt ist Gerbstoff bei den *Parnassieen* sehr verbreitet. Manche Arten sind getrocknet vollkommen braun in allen ihren Teilen. Im Stengel, im Staminodium findet man stets einzelne Zellen mit Gerbstoff gefüllt, oft in ganz beträchtlicher Menge.

Hier mag auch gleich eine Tatsache Erwähnung finden, die für die Biologie von *Parnassia palustris* interessant ist. Die Pflanze überwintert durch kurze Rhizome, die nicht tief im Boden stecken. Es enthält viel Stärke und außerdem einen Körper, der anscheinend festes Öl darstellt, er ist leicht löslich in Alkohol, Chloroform und färbt sich bei Einwirkung von Osmiumsäure bräunlich. Das Rhizom ist bedeckt von den braunen, verdorrten Blattscheiden. In den Blattachsen finden sich im Herbst hier und da kleine Knospen, die überwintern und im nächsten Jahre blühende Rosetten werden. Die äußersten Blätter einer solchen Knospe stellen Niederblätter dar, es sind ovale Blättchen, die nach unten sich scheidig verbreiten und meist durch reichlichen Gerbstoffgehalt braun gefärbt sind (Fig. 3). Vom Rande dieser Niederblätter entspringen auf beiden Seiten eine Anzahl langer mehrzelliger Trichome, deren Bau der Querschnitt 3a zeigt. Vergleicht man mit ihnen die weiter innen sitzenden Blätter, so findet man alle möglichen Übergänge vom Niederblatt bis zum Laubblatt. Es erscheinen Blättchen, deren unterer Teil noch scheidig ausgebildet ist und die auf beiden Seiten jene vorerwähnten Trichome tragen. Sonst ist das Blatt laubblattartig ausgebildet, es trägt einen gut entwickelten Blattstiel und Blattspreite (Fig. 4). Weiter nach innen zu verschwindet der Blattgrund mehr und mehr. Wie so oft, entspricht auch hier die Fläche des Niederblattes der beim Laubblatt wenig oder gar nicht ausgebildeten Blattscheide. Man

kann auch hier am typischen Niederblatt oft noch die Spreite als kleines Zipfelchen angedeutet finden.

Die Trichome sind oft mehrmals länger als das Blatt. Sie eilen ihm in der Entwicklung voraus, sterben bald ab und sind später erfüllt mit eisengrünendem Gerbstoff. Sie erfüllen nun die Zwischenräume zwischen den einzelnen Anlagen mit einem dichten braunen Filz, in dem sie sich hin- und herbiegen, ineinander verschlingen. Präpariert man einige Niederblätter ab, so bemerkt man, daß die jungen Anlagen in einer dicken Lage, bestehend aus Trichomen, eingepackt liegen. Dasselbe kann man auch sehr hübsch an Querschnitten der Knospe erkennen. Die Zwischenräume sind dicht ausgefüllt mit den Trichomen. Ihre Bedeutung erscheint ziemlich klar. Die Rhizome von *Parnassia* liegen nicht tief im Boden und sind der Kälte des Winters leicht ausgesetzt. Die trockenen, mit Gerbstoff erfüllten Trichome bilden aber sicherlich einen schlechten Wärmeleiter. Die jungen Blätter, von denen jedes durch eine Lage isoliert ist, sind dadurch vor Kälte, besonders aber vor der durch sie leicht bedingten Austrocknung sehr gut geschützt.

An austreibenden Knospen findet man die Trichome nur mehr selten, sie sind an den neu sich bildenden Blättern bis auf wenige reduziert. Auch dieser Umstand spricht dafür, daß sie vor allem bei der Überwinterung eine Rolle spielen.

Auch fällt ihre zu dieser Zeit geringere Länge auf. Eine Schleimabsonderung, an die man zunächst denken möchte, konnte nicht nachgewiesen werden. An der Keimpflanze zeigen sich einzelne dieser Haare um den Vegetationspunkt angeordnet, sie haben hier wohl die Aufgabe, ihn zu schützen. Ähnliche Gebilde trichomatischer Natur finden sich bei den *Saxifragaceen* bei *Chryso-splenium* (8.).

Mannigfaltig sind bei den *Droseraceen* die Gestaltungsverhältnisse der Niederblätter und ähnlicher Gebilde. Diels (6.) hat in seiner Monographie eine hübsche Übersicht gegeben. Bei einigen Arten finden sich ähnliche Erscheinungen wie bei *Parnassia*. *Drosera glanduligera* besitzt Niederblätter, die reduzierten Laubblättern entsprechen, der Blattgrund hat eine zarte häutige Erweiterung erfahren und ist in Cilien aufgelöst. Bei der Untergattung *Ergaleium* ist der hypogäische Teil mit Niederblättern besetzt, die erst an dem Lichtsproß sich weiter entwickeln. Bei *Polypeltes* finden sich allmähliche Übergänge vom Niederblatt bis zum Laubblatt. Jedoch sind diese Fälle selten, sie scheinen durch Reduktion der Stipulargebilde, die sonst bei den *Droseraceen* weit verbreitet sind, hervorgegangen zu sein. Die Stipulargebilde finden sich am Grunde der Laubblätter an der Oberseite als Nebenblätter, die gewimperte Ränder

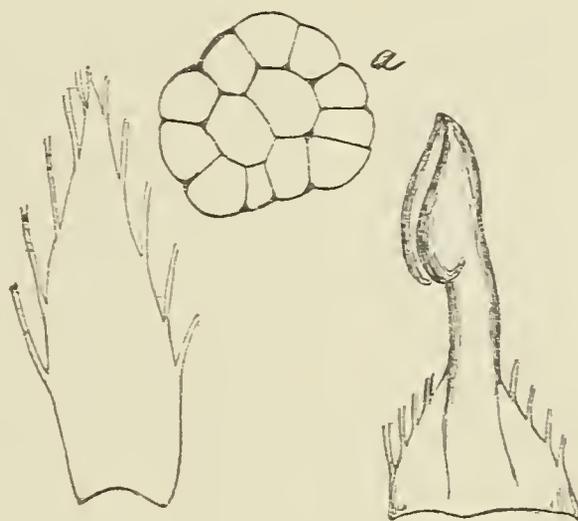


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 3. Niederblatt mit Trichomen.
a = Querschnitt durch ein
Trichom.

Fig. 4. Übergang vom Niederblatt
zum Laubblatt.

haben. Sie gehen wahrscheinlich aus einheitlicher Differenzierung einer ganzen Zone der Blattbasis hervor. Aus verschiedenen Gründen, die Diels näher erörtert, muß man annehmen, daß in verschiedenen Fällen diese Gebilde reduziert werden und dann aus korrelativen Gründen die Blattbasis der Laubblätter sich erweitert und so den Schutz der Knospe übernimmt, den sonst die Stipulargebilde besorgen. Wie dem auch sein mag, ein systematisches Merkmal scheint mir in der Ausbildung der Niederblätter nicht vorhanden zu sein, erfolgt sie doch, wie wir gesehen haben, auch innerhalb der Gattung *Drosera* selbst nach verschiedenen Seiten.

Die als Staminodien bezeichneten Gebilde von *Parnassia* sind von verschiedenen Autoren sehr verschieden gedeutet worden. Schleiden erklärt dieselben als Anhang der Korolle, Payer hält sie in ihrer Gesamtheit für einen Diskus. Man verwendete auch häufig die beliebten teratologischen Fälle, um das Organ morphologisch zu deuten. Buchenau (3.) fand ein Staminodium umgewandelt in ein Karpell. Der mittlere Teil hatte die Gestalt eines Fruchtblattes angenommen, jedoch war die Höhlung nach außen gekehrt. Oben war eine bräunlich gefärbte Narbe entwickelt. An der Innenwand waren grünlichweiße, aber sonst normale Samenanlagen in großer Anzahl aufgetreten. Der Rand des Karpells glich genau dem eines Staminodiums, er war häutig und mit zahlreichen Drüsen besetzt. Bennett (2.) hält die Staminodien für rudimentäre Petala. Als Staminodien könne man sie nicht auffassen, sonst müßte man schon eine Umbildung der Staminodien in Pollen tragende Staubblätter gefunden haben. Dieser Grund ist jedenfalls nicht stichhaltig. Gibt es doch sicher bei vielen Pflanzen Staminodien, deren Umwandlung in Staubblätter noch nie beobachtet worden ist. Trotzdem hat man an ihrem morphologischen Werte noch nie gezweifelt. Im übrigen hat Wettstein in den Ber. der deutschen bot. Ges. VIII. einen interessanten Fall berichtet. Er fand nämlich eine Blüte, in der die Staminodien zu Pollen tragenden Antheren entwickelt waren, und zwar dergestalt, daß der mittlere Strahl des Staminodiums geblieben war, während an Stelle der Strahlen rechts und links je ein Antherenfach vorhanden war. Daraus schließt Wettstein, daß von den Stieldrüsen des Staminodiums nicht jede einzelne ein durch Chorise entstandenes Staubgefäß darstellt, sondern daß das ganze Staminodium einem Staubgefäß gleiche: der mittlere Strahl entspreche dem Filament, die Gesamtzahl der Strahlen einer Seite je einem Antherenfache.

Drude (7.) allerdings scheint bei den Staminodien von *Parnassia* eine Chorise anzunehmen. Er sagt: „Nimmt man den Befund einer solchen Anatomie zu den Resultaten der Entwicklungsgeschichte hinzu, so läßt sich unter keiner Bedingung leugnen, daß die „Drüsenorgane“, da sie zum Androeceum gehören müssen, Staminobüscheln entsprechen, da deren Entwicklung und Anatomie genau ebenso ist mit dem alleinigen Unterschiede, daß sie auf der Spitze der Filamente Antheren ausbilden, während an deren Stelle in den *Parnassia*-Staminodien nur Drüsen auf Seten vorhanden sind.“ Nimmt man die Staminodien als Staminobüschel, so kann man an eine Verwandtschaft zu den *Hypericinen* denken.

Jedoch dürfte schon der grundverschiedene Habitus nicht dafür sprechen. Allerdings stimmen die Staminodien von *Parnassia* und die Staminalbüschel der *Hypericinen* entwicklungsgeschichtlich überein. Beide Gebilde entstehen aus einheitlicher Anlage. In beiden Fällen entwickelt sich die mittlere Drüse beziehungsweise Staubblatt zuerst, dann nach beiden Seiten absteigend die übrigen. Aus der Anatomie der Staminodien läßt sich jedenfalls nicht viel zu Gunsten von Drudes Ansicht schließen. Ein Querschnitt durch den unteren blattartigen Teil zeigt parenchymatisches Gewebe, in dem eine Anzahl Gruppen von etwas kleineren Zellen verteilt sind. Nach Drude sind dies zarte Fibrovasalstränge, und zwar sind nach ihm immer soviel als Drüsen vorhanden. Jeder läuft in je eine Sete ein, verliert sich aber namentlich in den seitlichen Seten allmählich und bildet wenigstens keine stark verdickten Gefäße mehr aus.

Gefäße irgend welcher Art konnte ich in dem Staminodium von *Parnassia palustris* nicht finden. Nur da, wo das Staminodium vom Blütenboden abgeht, findet sich ein Leitbündel mit einigen Gefäßen, das von dem Leitbündel abzweigt, welches das Blumenblatt versorgt. Es dürfte aber nicht zugänglich sein, daraus zu schließen, daß das Staminodium ein Anhängsel der Blumenkrone ist; denn die Korolle fällt ziemlich rasch ab, während die Staminodien noch erhalten sind, wenn die Kapsel schon reife Samen birgt. Auch entwicklungsgeschichtlich ergibt sich kein Anhaltspunkt, da die Staminodien als selbständige Anlagen auftreten. Das Gefäßbündel wird im Stiel des Staminodiums fortgesetzt durch einen Strang langgestreckter Zellen, der sich in verschiedene Stränge aufteilt. Das Staminodium zeigt dann allerdings im Querschnitt eine Anzahl englumiger Zellgruppen, jedoch sind nicht immer eine mit der Zahl der Strahlen korrespondierende Anzahl von Strängen vorhanden. Sie sind gebildet durch enge dünnwandige Zellen, die gewöhnlich etwas in die Länge gestreckt sind und spindelförmige Kerne führen. Die umliegenden Zellen sind etwas kollenchymatisch verdickt. Der mittlere Strahl läßt auch noch in seinem oberen Teile deutlich eine Gruppe englumiger Zellen erkennen, die seitlichen setzen sich meist aus gleichartigen Zellen zusammen (Fig. 5).

Die Drüsen sind des öfteren anatomisch untersucht worden (1. u. 14.). Sie bestehen aus parenchymatischem Gewebe, das von einer großzelligen Epidermis bedeckt ist.

Die Epidermiszellen sind besonders an der oberen Seite der Drüse langgestreckt und verursachen so die spitze kegelige Gestalt. Die sie umkleidende Cuticula ist ziemlich kräftig ausgebildet und gerieft. Eine Ähnlichkeit zwischen ihnen und Antheren auf frühen Stadien, wie Drude angibt, läßt sich wohl nicht gut herausfinden.

Der Inhalt der Drüsen ist nach Drude zuckerhaltig klebrig. Zucker konnte ich mikroskopisch nie nachweisen, auch auf meine

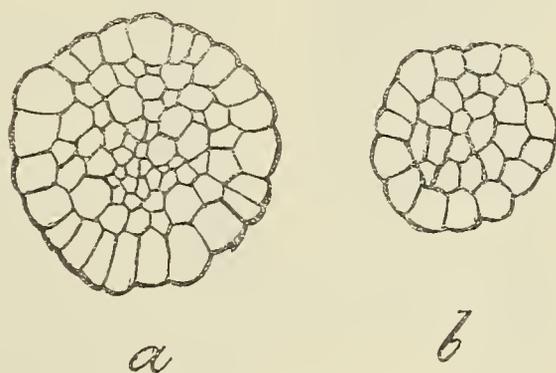


Fig. 5. *Parnassia palustris*.
a = Querschnitt des Mittelstrahles,
b = eines Seitenstrahles.

Zunge übt der Saft keinerlei Wirkung aus. Behrens (1.) hat erst die Stelle erkannt, an der Honig ausgeschieden wird. Das Sekret wird abgeschieden auf der Innenseite der etwas ausgehöhlten verbreiterten Fläche des Staminodiums. Die Sezernierung erfolgt durch Spaltöffnungen, die in großer Anzahl hier vorhanden sind. Betrachtet man eine *Parnassia*-Blüte besonders in der Frühe, so sieht man das Sekret in Form eines hellglänzenden Tropfens an den Staminodien sitzen. Schon mit der Zunge kann die Flüssigkeit als sehr deutlich zuckerhaltig erkannt werden. Die Nektarabgabe findet auch an trocken gehaltenen Kulturen statt. Besonders reichlich wird sie aber, wenn die Kulturen feucht gehalten und mit Glasglocken bedeckt werden. Alsdann rinnen die einzelnen Tropfen oft herab und werden einige Tage lang durch neu hervorquellende ersetzt. Der Apparat funktioniert jedoch nur einige Tage, nach der Befruchtung läßt sich auch an ganz feucht gehaltenen Kulturen keine Abscheidung mehr konstatieren. Die Drüsenköpfchen deutet man als Saftmale, die den Insekten den Weg zeigen sollen. Warum sie als Beispiel für Mimikry im Pflanzenreiche angesehen werden (5.), erscheint nicht ganz klar. Andere stellen sie als ein Gitter dar, über das die Insekten kriechen müssen, um zum Nektar zu gelangen. Dabei führen sie die Befruchtung aus. Jedenfalls muß man sagen, daß die gelben glänzenden Köpfchen auf dem weißen Grund wohl ein gutes Anlockungsmittel für die Insekten sind, da sie schon weithin auffallen.

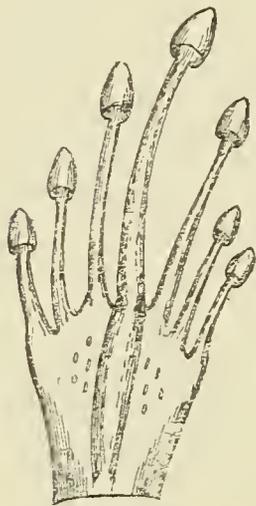


Fig. 6.
Staminodium von
Parnassia parviflora.

Interessant dürfte es sein, auch die Staminodien der anderen *Parnassia*-Arten zu untersuchen. Dabei stellt es sich heraus, daß der Typus, der durch unsere *Parnassia palustris* vertreten ist, nicht der häufigste ist. Zu ihm gehören noch: *Parnassia parviflora*, *Kotzebuei* und *californica*. Letztere Art wird von vielen nicht als eigene Art, sondern als Varietät von *Parnassia palustris* aufgefaßt.

Parnassia parviflora DC. Das Staminodium (Fig. 6) ist nicht so groß wie bei *P. palustris*, ungefähr 4—6 mm lang. Gewöhnlich findet man einen längeren Mittelstrahl und zwei bis drei Seitenstrahlen. Der Mittelstrahl verläuft in Gestalt eines Wulstes bis zum Grunde des Staminodiums. Die Seten tragen glänzende Drüsenköpfchen, die sehr spitz zulaufen. Die Epidermiszellen des Köpfchens sind stark in die Länge gezogen. Auf Querschnitten findet man wie bei *P. palustris* in dem sonst gleichartigen Parenchym einige Gruppen von engen Zellen, ohne daß man jedoch stets eine mit der Zahl der Seten korrespondierende Anzahl finden könnte. Die Funktion des Staminodiums scheint dieselbe wie bei *palustris* zu sein, denn auf der Innenseite finden sich links und rechts einige Spaltöffnungen, wie in der Figur angedeutet ist.

Parnassia Kotzebuei Cham. et Schlecht. Bei dieser kleinen Art ist das Staminodium sehr klein, meist 2—3 mm lang (Fig. 7). Der ziemlich breite obere Teil verengert sich nach unten in einen Stiel, der ungefähr ein Drittel des Staminodiums einnimmt. Die

Ansatzstellen der Seten liegen in einer Horizontallinie. Die Drüsen sind ziemlich kugelig und sitzen auf zierlichen dünnen Seten. Die kugelige Gestalt der Drüsen rührt davon her, daß die oberen Epidermiszellen sehr wenig verlängert und von den anderen Zellen nur gering durch Größe verschieden sind. Der mittlere Strahl verlängert sich nach unten in einen Wulst an der Innenseite, links und rechts in den so entstehenden flachen Mulden liegen wenige große Spaltöffnungen.

Parnassia californica (Gray) Greene. Das Staminodium ist zart, fast durchsichtig zu nennen. Der blattartige Teil ist fast gleich so lang als breit, ungefähr 2 mm. Die Seten entspringen von ihm in sehr großer Anzahl und sind ebenfalls sehr fein und zart. Die Drüsen sind kugelig und haben wenig vergrößerte Epidermiszellen. Die große Zahl der Seten ist vielleicht so zu erklären; daß Spaltung einer geringeren Zahl in viele Zwischenäste stattgefunden hat. Oft haben nämlich zwei bis fünf Seten eine gemeinsame Basis. Das Staminodium erhält dadurch ein zerschlitztes Aussehen. Ein Unterschied zwischen Mittel- und Seitenstrahlen gibt es nicht. Am blattartigen Teil des Staminodiums entstehen mitunter vollkommen regellos noch kleinere Strahlen, die sonst normal gebaut sind. Ein Mittelwulst ist nicht vorhanden. Der blattartige Teil ist auf der Innenseite bedeckt mit einer Menge Spaltöffnungen, die oft auch noch auf den Stielen zu finden sind. Der Bau des Staminodiums unterscheidet diese Art beträchtlich von *P. palustris*. Außerdem wird sie meist viel größer (über 40 cm hoch) und besitzt größere Blüten. Das Tragblatt, das ungefähr in der Mitte des Schaftes sitzt, ist auffallend klein. Die bisher aufgezählten Arten haben einen ziemlich einheitlichen Staminodientypus. Drude schließt sie in seiner Monographie zu der ersten Sektion *Nectarodroson* zusammen, die er folgendermaßen charakterisiert: Staminodien mit drei bis vielen am Ende drüsigen Borsten. Vier Placenten. Narben sitzend. Blumenblätter ganzrandig. Zu dieser Sektion rechnet er noch: *P. asarifolia*, *caroliniana* und *fimbriata*.

Parnassia asarifolia Vent. Das Staminodium (Fig. 8) ist dreizählig. Mittel- und Seitenstrahlen sind gleichlang. Die Länge beträgt ungefähr 7 mm, die Breite der Basis 2 mm. Der Querschnitt des unteren Teiles zeigt gleichartiges Parenchym, Gruppen von englumigen Zellen sind vorhanden, sie scheinen zu den Seten nicht in Beziehung zu stehen. Die Strahlen sind im unteren Teile flach ausgebreitet, nach oben zu schlagen sich beide

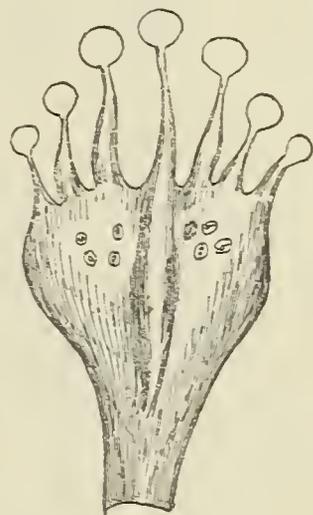


Fig. 7.
Staminodium von
Parnassia Kotzebuei.

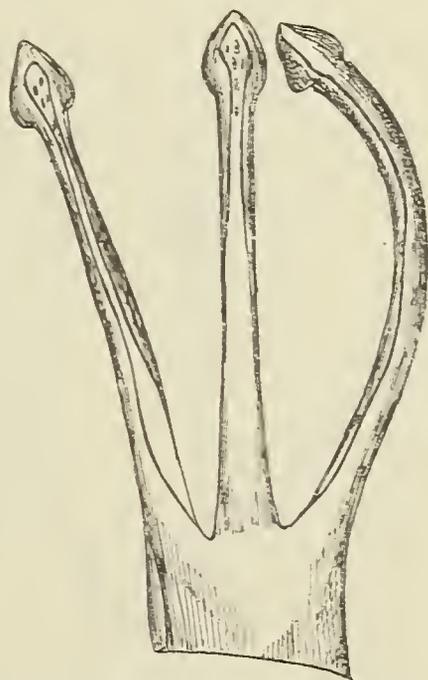


Fig. 8. Staminodium von
Parnassia asarifolia.

Ränder nach innen ein, so daß eine oft ziemlich geschlossene Rinne entsteht. Die Strahlen enden mit Drüsen von dreieckiger Gestalt, sie zeigen aber einen ganz anderen Bau als die vom *Palustris*-Typus.

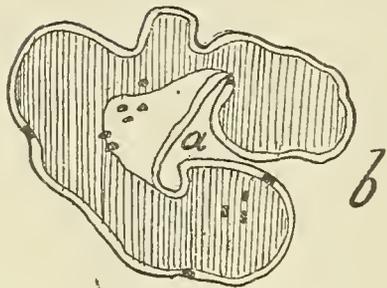
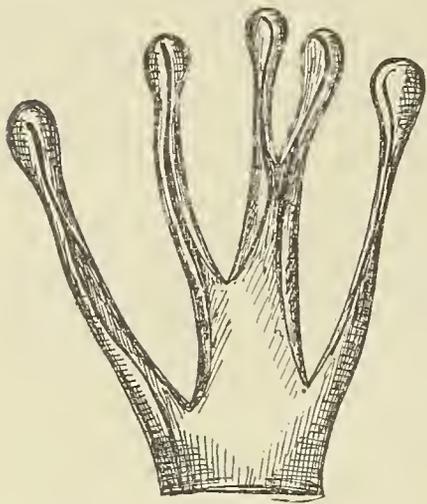


Fig. 9. Staminodium von *Parnassia caroliniana*.
b = Querschnitt durch ein Köpfchen.

Bau ist derselbe (Fig. 9b), auch hier fehlen Wasserspalten und Gerbstoffzellen nicht. Der Querschnitt durch den unteren Teil zeigt gleichartiges Parenchym, Stränge englumiger Zellen sind nicht vorhanden. Drude beschreibt die Staminodien folgendermaßen: „Setae 4 mm longae et fere aequales latae et filamentis similes;

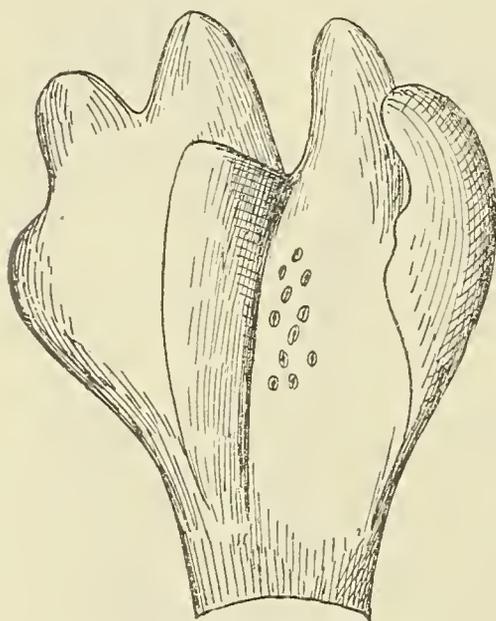


Fig. 10.

Fig. 10. Staminodium von *Parnassia fimbriata*.

Fig. 11. Staminodium von *Parnassia nivalis*.

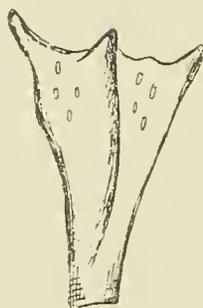


Fig. 11.

Langgestreckte Epidermiszellen sind nicht vorhanden. Ein Querschnitt (Fig. 9a) von *P. caroliniana* zeigt ein gleichmäßiges Parenchym, das, soweit es in der Zeichnung schraffiert ist, Chlorophyll enthält. An der Rinne (a) ist es wasserhell. Hier finden sich in der Epidermis einige große Wasserspalten. Diese werden wohl den Zweck haben, Nektar abzusondern. Der Nektar rinnt wahrscheinlich an der Innenseite herab bis an die Basis, wo er von Insekten leicht genommen werden kann. Spaltöffnungen finden sich sonst am ganzen Staminodium nicht, auffallend ist der reichliche Gehalt an Gerbstoffzellen, der dem trockenen Staminodium ein feingestricheltes Aussehen gibt.

Parnassia caroliniana Mich. Ganz ähnlich sind auch hier die Staminodien (Fig. 9). Meist sind sie dreiteilig, oft auch fünfteilig. Aus der Abbildung ergeben sich die geringen Differenzen von *P. asarifolia*. Die Rinne ist meist geschlossen, die Drüsenköpfchen mehr rundlich. Der anatomische

Bau ist derselbe (Fig. 9b), auch hier fehlen Wasserspalten und Gerbstoffzellen nicht. Der Querschnitt durch den unteren Teil zeigt gleichartiges Parenchym, Stränge englumiger Zellen sind nicht vorhanden. Drude beschreibt die Staminodien folgendermaßen: „Setae 4 mm longae et fere aequales latae et filamentis similes; glandulae sulco longitudinali bilobae, antheraeformae.“ Eine Ähnlichkeit der Strahlen mit Staubgefäßen ist aber doch nicht vorhanden, nicht einmal rein äußerlich. Besonders sieht man nicht ein, daß die Drüsenköpfchen Antheren gleichen, weil sie durch eine Furche zweilappig geworden sind. Anatomische und morphologische Anhaltspunkte sind jedenfalls nicht im geringsten vorhanden dafür, daß die Strahlen einzelnen Staubblättern entsprechen,

daß man es also mit Staminalbüscheln zu tun hätte.

Parnassia fimbriata Banks. Diese Art besitzt ein Staminodium, das von den bisherigen Typen abweicht (Fig. 10). Es ist ungefähr

3 mm lang und verbreitert sich aus einer stielartigen Basis nach oben. Die obere Breite ist annähernd gleich der Länge. Der obere Rand ist unregelmäßig eingebuchtet, so daß auf beiden Seiten drei bis vier fingerförmige Lappen entstehen, die aber an ihrem Ende keinerlei Andeutung von Drüsenköpfchen tragen. Von der mittleren Bucht zieht sich von oben nach unten auf der Innenseite ein sehr stark hervorstehender Wulst, der wohl dem Mittelstrahl der anderen Typen entsprechen dürfte. Er besteht aus gleichartigen Zellen. Ein Querschnitt des Staminodiums zeigt einige Gruppen englumiger Zellen. Links und rechts von dem Wulste finden sich Spaltöffnungen, die wohl auch einer Nektarabsonderung dienen. Ein Längsschnitt durch die Spitze der Seitenlappen zeigt ein gleichmäßiges Parenchym, eine Epidermis von etwas größeren Zellen und im Parenchym einige Zellen, die tracheidale Verdickungen aufweisen. Sonstige wasserleitende Elemente finden sich weder im Köpfchen noch im Stiel. Betrachtet man diese Arten, die Drude zu einer Sektion vereinigt, vergleichend, so muß man zu dem Resultat kommen, daß sie keine einheitliche natürliche Gruppe bilden, sofern man die Systematik der *Parnassieen* überhaupt nach den Staminodien auffaßt. Da aber die anderen Merkmale nicht so gut ausgeprägt sind, und die Staminodien, wie aus den wenigen Beispielen erhellt, recht gute und unterscheidende Merkmale liefern, so möchte ich empfehlen, bei einer neuen systematischen Gliederung dem Vorgange Drude's zu folgen und besonders die Staminodien als Einteilungsprinzip zu verwenden. Zu einer natürlichen Verwandtschaft schließen sich wohl bis jetzt zusammen: *P. palustris*, *californica*, *parviflora* und *Kotzebuei*, dann *P. asarifolia* und *caroliniana*, isoliert steht noch *P. fimbriata*. Zur letzteren Art kann man auch die kleine *P. nivalis* Engl. rechnen. Das Staminodium (Fig. 11) besitzt Ähnlichkeit mit dem von *P. fimbriata*, nur erscheint es noch mehr zurückgebildet. Die Zahl der Lappen ist schwankend, auch ihre Gestalt ist verschieden. Die Spitzen sind oft bräunlich gefärbt. Stets ist ein Mittelwulst vorhanden, der über das Staminodium etwas hinausragt. Links und rechts von ihm befinden sich einige Spaltöffnungen. Die Zahl der Ovarien ist drei, die Blumenblätter sind nicht gewimpert.

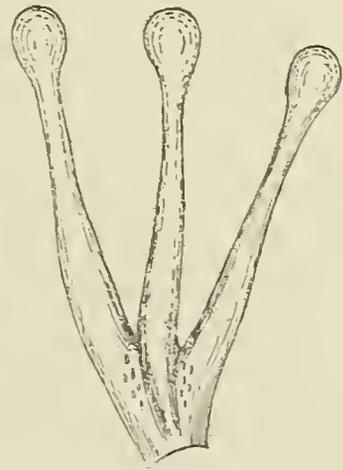


Fig. 12. Staminodium von *Parnassia foliosa*.

Die zweite Sektion Drude's, *Fimbripetalum*, die sich von der ersten durch die langgefranst Blumenblätter und den mehrblättrigen Blütenschaft unterscheidet, zeigt nur eine Art, die hübsche *P. foliosa*.

Parnassia foliosa Hook. et Thoms. Das Staminodium (Fig. 12) ist ungefähr 3 mm lang. Die Basis ist sehr schmal und verbreitert sich nach oben gleichmäßig. Die Aufteilung erfolgt in drei Seten und ist eine ziemlich tiefgehende. Der Querschnitt an der Basis zeigt eine ganze Anzahl von englumigen Zellgruppen. Diese Stränge setzen sich zu mehreren in die Seten hinein fort und vereinigen sich hart unter dem Köpfchen zu einem zentralen Strang.

Die Seten tragen kugelförmige Drüsen. Ein Längsschnitt zeigt ein gleichmäßiges Parenchym und eine Epidermis aus etwas größeren Zellen. Die mittlere Seta setzt sich nach unten fort in einen abgerundeten Wulst. Links und rechts finden sich auf der Innenseite Spaltöffnungen.

Es ist ganz augenfällig, daß diese Art nach ihrem Staminodium zu dem *Palustris*-Typus gehört. Es sind nur hier die Epidermiszellen nicht so langgestreckt. Ob man wegen des beblätterten Schaftes und der wimperigen Blumenkrone berechtigt ist, eine Sektion aus dieser Art zu machen, möchte ich dahinstellen. Jedenfalls hat auch *P. fimbriata* kurz gewimperte Blumenkrone.

Die meisten Arten von *Parnassia* gehören der Sektion *Nectarotrilobos* an. Sie ist charakterisiert durch Staminodien, die aus einem mehr oder minder langen Stiel in eine dreiteilige Spitze auslaufen, die Lappen haben keine Drüsen. Ovarien meist drei. Hierher gehören die „schwierigen“ Arten von *Parnassia*, von denen eine Anzahl zweifelhaft erscheint. Soviel ich gesehen habe, könnten sicher einige davon zusammengezogen werden, es dürfte sich bei einer neuen systematischen Bearbeitung vielleicht lohnen, auf die Form der Staminodien etwas mehr als Drude einzugehen, man wird wohl ganz schöne Unterscheidungsmerkmale finden. Nachstehend seien nur die Staminodien der Arten kurz beschrieben, die mir sicher bestimmt erscheinen.

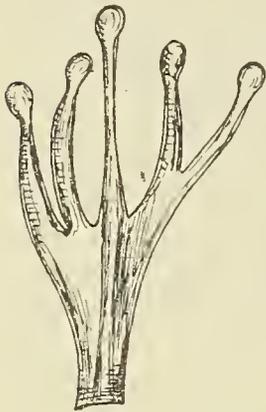


Fig. 13.
Staminodium von
Parnassia Wightiana.

Parnassia Wightiana Wall. Das Staminodium (Fig. 13) ist ungefähr 3 mm lang und meist fünfteilig. Von einem ziemlich langen Stiele gehen die Seten aus wie die fünf Finger einer Hand. Der Mittelstrahl setzt sich nach unten in einen Wulst fort, links und rechts von ihm finden sich einige Spaltöffnungen. Die Seten sind an ihrer Spitze knopfig angeschwollen, deuten also auf die Drüsenköpfchen von *P. palustris* hin. Die Epidermis besteht allerdings nur aus relativ kurzen Zellen. Die Zahl der Seten reduziert sich nicht selten auf vier oder drei, oftmals haben zwei seitliche Seten einen gemeinsamen Stiel und zeigen vielleicht an, daß die Vielzahl der Seten durch Spaltung entstanden ist. Wie mir scheint, dürfte sich empfehlen, diese Art nach ihren Staminodien zum *Palustris*-Typus zu rechnen. Von den anderen Arten scheinen mir folgende zusammen zugehören: *P. affinis* Hook. et Thams., *ovata* Ledeb., *subacaulis* Kar. et Kir. und *Turczaninowii* Ledeb., vielleicht können sie zu einer Art vereinigt werden. Weiter sind hierher zu rechnen: *P. nubicola* Wall., *viridiflora* Batal., *lutea* Batal., *pusilla* Wall., *Bornmülleri* Freyn., *mysorensis* Heyne u. a. Der Typus mag aus der Beschreibung der Staminodien einiger hervorgehen.

Parnassia viridiflora Batal. Das Staminodium (Fig. 14) ist seicht dreilappig eingeschnitten, aus schmalem stielartigen Grunde verbreitert es sich nach oben etwas. Die Seitenlappen sind etwas breiter als der Mittellappen. Auf der ganzen Innenseite des Staminodiums sind Spaltöffnungen verteilt. Ein Querschnitt durch das

Staminodium zeigt, daß hier im Gegensatz zu den früher beschriebenen Arten wasserleitende Elemente in Form von Gefäßen vorhanden sind. Diese durchlaufen es in drei Bündeln, die vor den Lappen endigen. Aus dieser Tatsache, zumal sie auch bei anderen Arten verwirklicht ist, läßt sich wohl mit Recht schließen, daß jene Gruppen englumiger Zellen, die man in dem Staminodium von *P. palustris* u. a. findet, reduzierten Gefäßbündeln entsprechen. Man würde aber entschieden zu weit gehen, jeden einzelnen Strahl nur aus diesem Grunde als reduziertes Staubgefäß und das Staminodium als Staminalbüschel anzusehen. Denn es ist ja allgemein bekannt, daß sich aus der Anatomie eines Organes nicht immer ein sicherer Schluß auf seinen morphologischen Wert ziehen läßt. Gerade die Zahl und Ausbildung der Gefäßbündel ist meist nicht beständig und richtet sich meist nur nach den physiologischen Leistungen, die ein Organ zu verrichten hat.

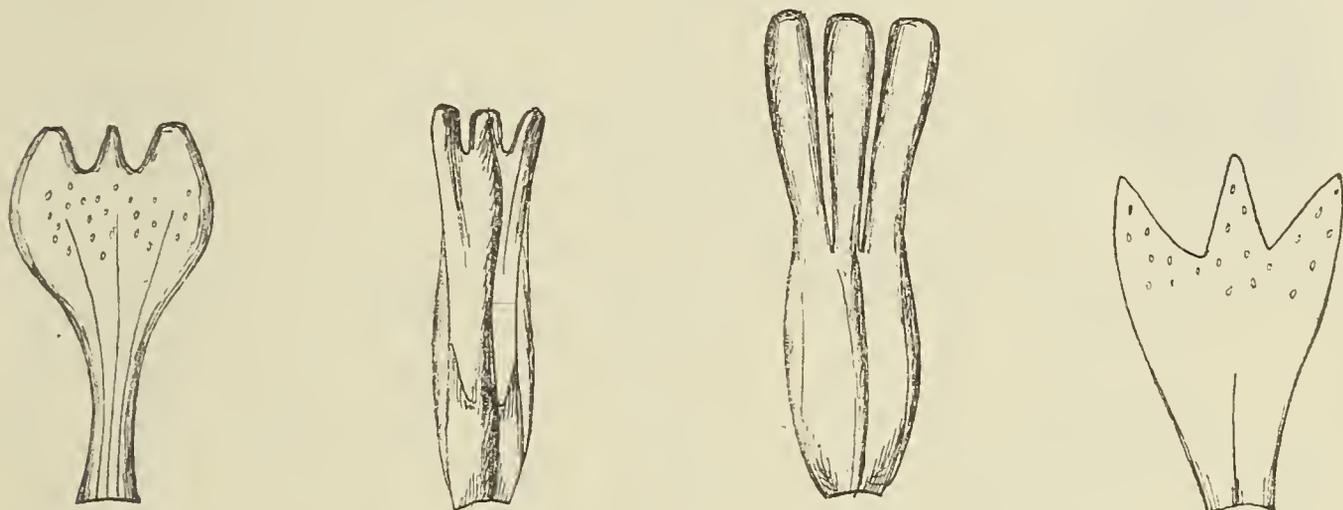


Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

- Fig. 14. Staminodium von *Parnassia viridiflora*.
 Fig. 15. Staminodium von *Parnassia Bornmülleri*.
 Fig. 16. Staminodium von *Parnassia setschuensis*.
 Fig. 17. Staminodium von *Parnassia pusilla*.

Die Formen der Staminodien in der Sektion bewegen sich in diesem Typus, der manche Variation zeigt. Eine Verschiedenheit gibt sich kund im Fehlen oder Vorhandensein von Gefäßbündel, eines Wulstes, in der Länge der Strahlen, in der Verteilung der Spaltöffnungen. Bei *P. Bornmülleri* (Fig. 15) z. B. läuft der Mittelstrahl in Gestalt eines Wulstes ziemlich weit herab, auch die Seitenstrahlen sind nach vorn wulstartig erhöht, an beiden Seiten liegen Spaltöffnungen, Gefäßbündel fehlen im Staminodium. Auffallend ist das Staminodium dadurch, daß der aus den Strahlen zusammengesetzte Teil sehr kurz ist. Bei *P. setschuensis* (Fig. 16) fehlt Wulst nicht ganz, Gefäßbündel sind nicht vorhanden, der untere breite Teil des Staminodiums ist gewöhnlich etwas mit seinen Rändern nach innen geschlagen und weist eine Anzahl von Spaltöffnungen auf.

Das Staminodium der zierlichen *P. pusilla* Wall. (Fig. 17) weist an seinem Grunde ein Leitgewebe auf, das sich nicht weit nach oben fortsetzt. Die spitz auslaufenden Strahlen sind auf der Innenseite bedeckt mit zahlreichen Spaltöffnungen. Inwiefern alle diese Merkmale bei der Gruppe konstant sind, könnte man nur

mit größerem Material feststellen, jedenfalls werden sich sicherlich manch brauchbare systematisch wertvolle Anhaltspunkte finden lassen.

Die vierte Sektion *Drudes*, *Saxifragastrum*, die nur die eine Art *P. tenella* Hook. et Thoms. hat, wird charakterisiert mit den Worten: „Staminodia stamina simulant, simplicia, glandulâ solitariâ magnâ terminata.“ Auf einem ziemlich dünnen Stiel sitzt ein großes Köpfchen, von dem Drude sagt: Glandula crenaturâ levi in partes duas (antheraeformes) dividitur, ceterum glandulis sectionis primae Nectarodrosion similis est. Nach meiner Untersuchung kann die Beschreibung nicht stimmen. Die Drüsen erscheinen unter dem Mikroskop nicht glatt wie bei der ersten Sektion, sondern ihre Oberfläche ist morchelartig eingefaltet (Fig. 18). In den so entstehenden Gruben findet sich je eine

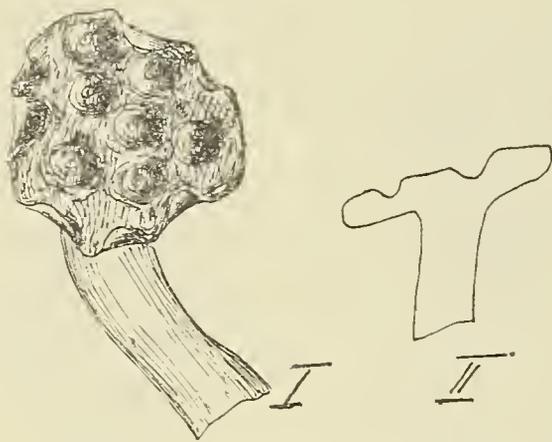


Fig. 18.
I. Staminodium von *Parnassia tenella*.
II. Dasselbe längs.

große Wasserspalte. Leider konnte ich den anatomischen Bau des Köpfchens nicht weiter verfolgen, da das Material, das mir zur Verfügung stand, nicht gut getrocknet und daher stark verschrumpft war. Die Drüsenköpfchen der Arten der ersten Sektion und die von *P. tenella* haben wohl nicht gleichen morphologischen Wert, vielmehr ist vielleicht anzunehmen, daß das Drüschchen von *P. tenella* dem Teil der übrigen Staminodien entspricht, die mit Wasserspalten ausgerüstet sind.

Wegen dieser abweichenden Ausbildung des Staminodiums empfiehlt es sich, die *P. tenella* einer eigenen Sektion zuzurechnen. Vielleicht wäre auch die neue *P. Faberi* hierher zu rechnen. Aus der im Herb. Mus. bot. Berol. vorhandenen Abbildung läßt sich leider nicht allzuviel entnehmen, auch sind die Staminodien so zart, daß ich über ihren Bau an dem getrockneten Material nicht klar wurde.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Staminodien in ihrer Ausbildung fünf verschiedene Typen einhalten, die manchmal ineinander übergehen. Der erste Typus ist der *Palustris*-Typus. Hierher gehören *P. palustris*, *parviflora*, *californica*, *Kotzebuei*, *foliosa* und füglich auch *Wightiana*, die oft Übergänge zum *Viridiflora*-Typus zeigt. Als zweiter Typus kommt in Betracht *P. asarifolia* und *Caroliniana*. Dann käme der *Fimbriata*-Typus, dem man *P. fimbriata* und *nivalis* zuteilen muß. Der *Tenella*-Typus weist nur die eine Art auf, vielleicht gehört auch *P. Faberi* hierher. Alle übrigen müßte man zum *Viridiflora*-Typus rechnen. Ob man auf den Bau der Staminodien allein eine systematische Gliederung vornehmen kann, lasse ich dahin gestellt.

Über die Funktion der Staminodien kann wohl kein Zweifel vorliegen. Wie bei *P. palustris* werden auch in den anderen Fällen die mit Spaltöffnungen versehenen Teile des Staminodiums die Funktion haben, Nektar auszusondern, wodurch Insekten angelockt werden, die die Bestäubung ausführen.

Daß *Parnassia* auf Insektenbefruchtung angewiesen ist, beweist schon der Umstand, daß wir es mit protandrischen Blüten zu tun haben, und zwar sind die Verhältnisse nicht nur bei *P. palustris* geklärt, sondern auch von Hooker und Thomson für die himalayischen Arten. Bekanntlich sind die Antheren im jugendlichen Zustande intrors, wie Figur 19 im Querschnitt zeigt. Zunächst liegen die Filamente dem Pistill eng an. In bestimmter Reihenfolge verlängern sich die einzelnen Filamente und biegen sich dann nach außen. Inzwischen sind die Antheren fast extrors geworden und geben ihren Pollen ab. Wie Figur 20 zeigt, die eine geöffnete Anthere im Querschnitt darstellt, werden die Antheren dadurch extrors, daß der innere Teil durch nachträgliche Vermehrung und Streckung seiner Zellen ganz erheblich verbreitert wird und so das innere Fach nach außen dreht.

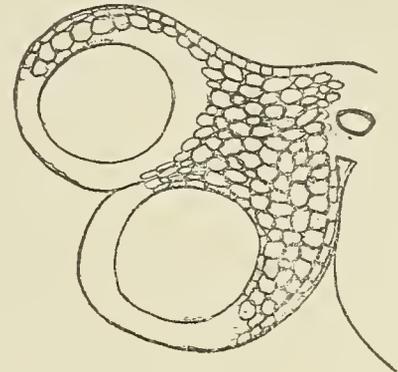


Fig. 19. *Parnassia palustris*.
Junge Anthere quer.

Bei den *Droseraceen* sind die Antheren stets extrors. Die meisten Arten sind durch Autogamie ausgezeichnet, bei vielen findet man nicht selten kleistogame Blüten. Daß auch Insektenbestäubung vorkommt, ist bei den auffallenden Schauapparaten, die manche tropische *Droseraceen* auszeichnen, sehr wahrscheinlich. Jedenfalls

finden sich aber nicht die für *Parnassia* geschilderten Bewegungserscheinungen der Antheren, die übrigens auch für *Saxifraga*-Arten charakteristisch sind. Das Andröceum der *Droseraceen* ist im übrigen recht gut dadurch ausgezeichnet, daß der Pollen stets zu Tetraden vereinigt ist. Bei *Drosera spathulata* fand ich die Tetraden schon in den Antheren massenhaft ausgekeimt, es waren fünf und mehr Pollenschläuche vorhanden. Die Pollenkörner von *Parnassia* sind klein rundlich und zeigen, regelmäßig angeordnet, vier Austrittsstellen für den Pollenschlauch, die durch Hervorwölbung der Exine bezeichnet sind.

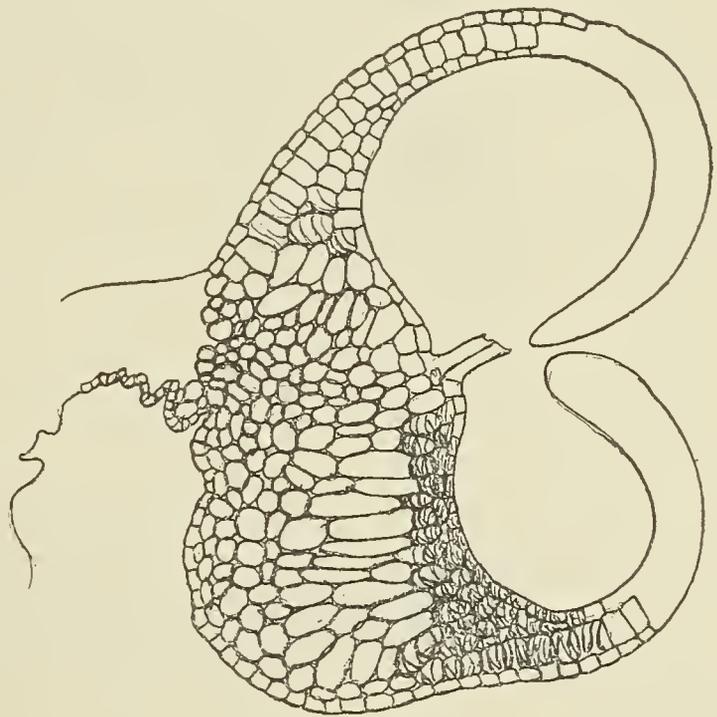


Fig. 20. *Parnassia palustris*.
Aufgesprungene Anthere quer.

Das Gynäceum von *Parnassia* ist vier- oder dreizählig, die in gleicher Anzahl vorhandenen Narben sind sitzend. Die Placentation ist eine typisch parietale, und zwar meist so, daß die Placenta sich von einer zunächst dünnen Trägerleiste nach beiden Seiten erweitert, so daß sie im Querschnitt in Gestalt eines T erscheint. Näher untersucht habe ich die Placenta von *Parnassia palustris* (Fig. 21). Sie besteht in der Hauptsache aus schwam-

migem Gewebe, das große Intercellularen aufweist und von zahlreichen kleinen Gefäßbündeln durchzogen wird, von diesen zweigen kleine Bündel zu den Samenanlagen ab. Vor dem Placentastiele liegen, im Halbkreis angeordnet, einige größere Gefäßbündel. Wie Figur 21 zeigt, ist die Placenta in der Mitte eingebuchtet, hier trägt sie keine Samenanlagen, auch findet sich da ein Festigungsgewebe. Interessant ist das Pollenleitungsgewebe, das über den verdickten Zellen liegt. Wenn die Befruchtung noch nicht stattgefunden hat, zeigt sich das Gewebe zusammengesetzt aus runden

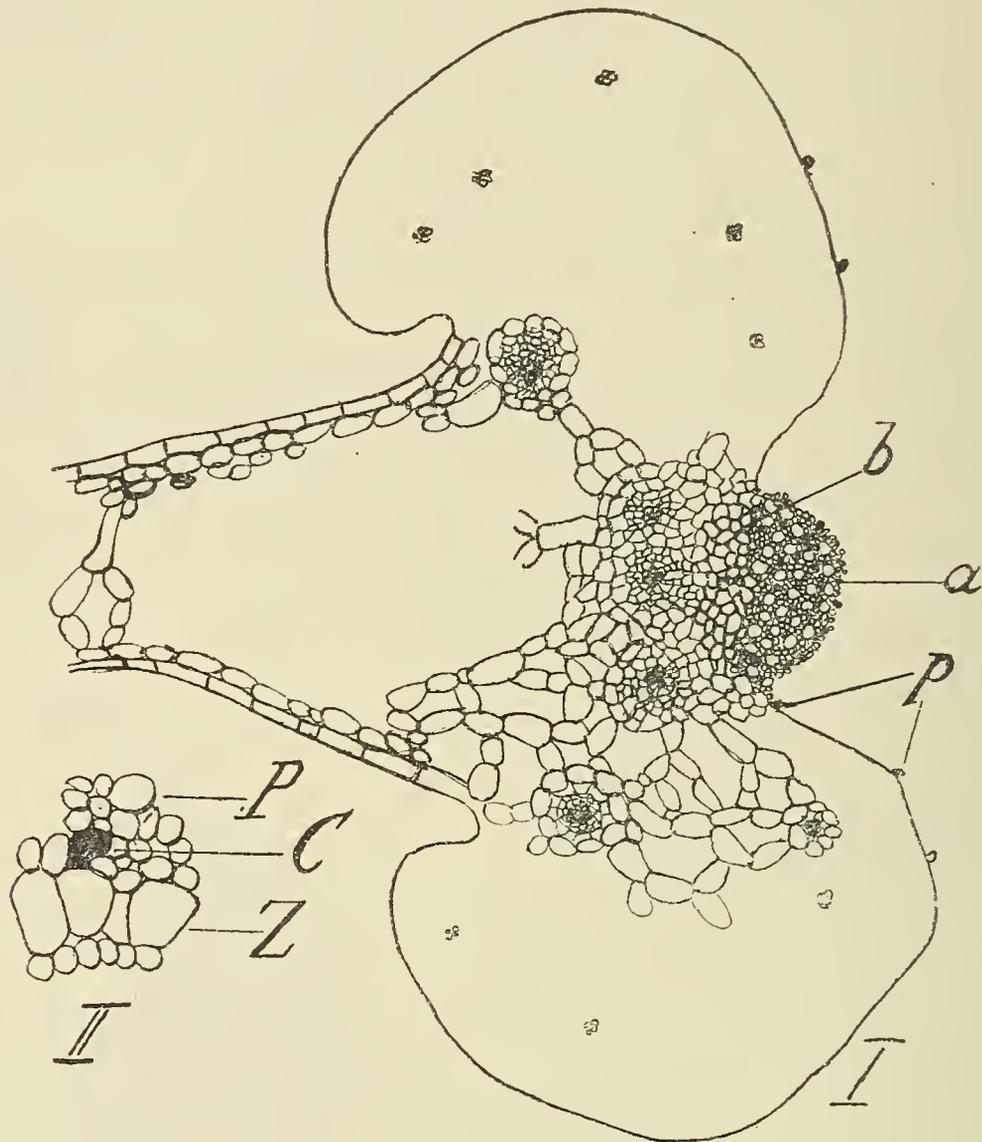


Fig. 21. *Parnassia palustris*.

I. Placenta quer: a = Pollenleitungsgewebe, b = Festigungsgewebe, P = Pollenschläuche.
 II. Ein Stück des Pollenleitungsgewebes, stärker vergr.: P = Pollenschläuche, C = Pollenschläuche mit Calluspfropf, Z = ursprüngliche Zellen.

Zellen, die etwas verdickte Zellwand haben und eng aneinanderschließen. Nach außen wird es abgegrenzt von einer Epidermis. Die Zellen sind sehr inhaltsreich. Untersucht man die Placenten, wenn bereits Befruchtung der Samenanlagen stattgefunden hat, so findet man an Stelle dieses einheitlichen Gewebes dreierlei Zellenformen. Zunächst größere weitlumige Zellen, dann solche mit runden engen und inhaltsleeren Zelllumen und solche, die letzteren an Größe gleichen, aber einen stark lichtbrechenden Inhalt führen. Chemische Reaktionen ergeben, daß dieser Inhalt Callose ist. Die letzteren neu aufgetretenen Zellen sind Pollenschläuche. Diese wachsen nach der Bestäubung durch die papillenreiche Narbe in enormen

Massen in jenem Gewebe herab, und zwar dringen sie zwischen den Zellen durch und wölben durch ihre große Masse das Gewebe nach außen vor. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die zunächst inhaltsreichen Zellen die Funktion haben, den Pollenschlauch auf seinem langen Wege zu ernähren. Die Verschiedenartigkeit des Inhalts der Pollenschläuche wird leicht verständlich, wenn man durch das Pollenleitungsgewebe einen Längsschnitt macht. Alsdann bemerkt man, daß die Pollenschläuche in gewissen Intervallen durch Calluspfröpfe ausgefüllt werden, die die bekannten Reaktionen in wunderschöner Weise geben. Vom Leitungsgewebe wachsen die Schläuche, an die Außenseite der Placenta gepreßt, nach allen Richtungen umher und gelangen so zu den zahlreichen Samenanlagen. Betrachtet man einen Schnitt von der Oberfläche der Placenta, so könnte man oft verführt werden, die Schläuche für ein reichlich wucherndes Pilzmycel zu halten. Da man auch das Eindringen des dicken Pollenschlauchendes in die Mikropyle der Samenknospen an Mikrotomschnitten oft schön verfolgen kann, so möchte ich *Parnassia palustris* als leicht zu erlangendes lehrreiches Beispiel für Pollenschläuche empfehlen.

Die von mir untersuchten *Drosera*-Arten haben ein derartiges Pollenleitungsgewebe nicht. Die Placentation ist auch eine parietale, die Placenten erheben sich aber über die Fruchtwand nicht, sondern werden durch eine leichte Anschwellung der Fruchtknotenwand gebildet. Die Pollenschläuche wachsen hier dicht an der Epidermis herab, die etwas verdickte Wände zeigt. Auch hier finden sich zahlreiche Calluspfröpfe.

Die Samenanlagen von *Parnassia palustris* entstehen an den Placenten als kleine gerade Höcker. Das Archespor liegt unter der ersten Zellreihe und gibt keine Schichtzellen nach oben ab. Wollte man diesem Moment systematische Bedeutung zumessen, so stünde es einer Vereinigung von *Parnassia* mit den *Saxifragaceen* im Wege. *Saxifraga*, *Ribes* und *Heucheria* wurden von Warming (16) und Vesque (15) untersucht. Bei diesen Pflanzen wie auch bei dem von mir untersuchten *Chrysosplenium* werden vom Archespor eine ganze Anzahl von Zellen nach oben abgegeben und dadurch wird der Embryosack tiefer in den Nucellus verlagert. Im Gegenteil finden sich bei *Parnassia* Verhältnisse, die in mancher Beziehung an eine sympetale Pflanze erinnern. Wenn die beiden Integumente, von denen das innere zuerst entsteht, bereits angedeutet sind, läßt sich das Archespor deutlich erkennen als große Zelle mit stark tingierbarem Inhalt. Bei der Tetradenteilung werden drei hintereinander liegende Zellen gebildet, von denen sich die oberste durch eine Längswand teilt. Die untere Zelle entwickelt sich zum Embryosack, die oberen werden zusammengedrückt und lassen sich noch einige Zeit als hellglänzende Kappe nachweisen. Nach den Figuren in „Chodat, Principes de Botanique“ tritt eine derartige Längsteilung nicht mehr ein. Für die systematische Beurteilung hat dieser Umstand jedoch keinerlei Wert. Wie bei vielen *Sympetalen* durchwächst nun der Embryosack sozusagen den einschichtigen Nucellus oben und wird schließlich fast seiner ganzen Ausdehnung nach von dem inneren Integument umschlossen. Bei den meisten *Sympetalen*

pflügt diese innerste Zellschicht meist eine charakteristische Form anzunehmen. Die Zellen strecken sich nämlich radial und führen viel Inhalt, man bezeichnet sie als Tapetum und schreibt ihnen ernährungs-physiologische Bedeutung zu. Bei unserer *Parnassia* kann man füglich von einem Tapetum nicht sprechen, die innersten Zellen des Integuments unterscheiden sich nicht allzusehr von den anderen. An eine Stellung von *Parnassia* unter die *Sympetalen* dürfte man wohl nicht ernsthaft denken, dagegen sprechen schon die zwei Integumente der Samenanlage und die typisch freiblättrige Blumenkrone.

Über die weitere Entwicklung der Samenanlage ist nicht viel Besonderes zu berichten. Allbekannt ist ja, daß das innere Integument, dem Embryosack fest anschließt, während das äußere besonders in der Chalazagegend große Intercellularen aufweist, die meist von einreihigen Stützleisten durchzogen sind. Sie finden sich auch im reifen Samen noch vorhanden. Die Vorgänge im Innern des Embryosackes bieten nichts Absonderliches. Synergiden und Antipoden werden wie gewöhnlich gebildet und verschwinden bald. Die Befruchtung erfolgt durch die Mikropyle, in die der dicke Pollenschlauch eindringt. Bekanntlich hat Chodat bei *Parnassia* Stadien gefunden, die an eine doppelte Befruchtung erinnern; man vergleiche hierzu die Zeichnungen in seinem vorerwähnten Lehrbuche. Die Endosperm bildung erfolgt nach dem gewöhnlichen centripetalen Typus, wie ich ihn auch für *Chrysosplenium* geschildert habe (8). Die Kerne rücken nach dem wandständigen Protoplasmasack und vermehren sich hier durch freie Teilung. Die Zahl der freien Kerne ist hier eine außerordentlich große; man könnte *Parnassia* als ausgezeichnetes Beispiel der freien Kernteilung im Endosperm benutzen, zumalen sich natürlich auch Kernteilungsfiguren in allen Stadien leicht finden lassen. Der Embryo ist hochgegliedert und verdrängt das Endosperm bis auf eine Zellschicht vollkommen. Das lange von einem Zentralstrang durchzogene Hypokotyl trägt zwei große Kotyledonen. Das Endosperm wird umgeben von einer braunen Zellhaut, die aus der innersten Zelllage des inneren Integumentes hervorgeht. Das Ganze wird eingehüllt von der Testa, die aber nicht fest anliegt, sondern wie ein Sack den Kern lose umkleidet. Sie geht aus der äußersten Schicht des äußeren Integumentes hervor und zeigt ziemlich stark verdickte Zellen. Die dazwischen liegenden Zellreihen sind unverdickt geblieben und meist in ihrer Struktur nicht mehr gut zu erkennen. Durch den Luftsack, den die Testa bildet, sind die Samen, die im Vergleich zu ihrem geringem Gewicht ein relativ großes Volumen haben, sehr gut befähigt, durch Wind und Wasser Verbreitung zu finden.

Aus der Samenentwicklung von *Drosera* sind folgende Punkte hervorzuheben. Die Anlagen bilden sich als kleine gerade Höcker. Das Archospor liegt unter der Epidermis und gibt nur eine Zelle nach oben ab, die sich durch eine Längswand teilt. Sehr charakteristisch ist der Teil des Nucellus, der nach der Chalazaseite liegt. Er setzt sich zusammen aus einer axilen Zellreihe und aus einer Hüllschicht. Erstere besteht aus kleinen länglichen Zellen, letztere aus großen radial gestreckten

Zellen. Man vergleiche die Zeichnung in Langs Arbeit über *Byblis* (Flora 1901). Nach demselben Autor bleiben diese Nucelluszellen nach der Befruchtung noch erhalten und spielen vielleicht die Rolle eines Nährgewebes. Der Embryosack ist im Verhältnis außerordentlich klein. In ihm spielen sich die Vorgänge wahrscheinlich nach dem gewöhnlichen Typus ab, wenigstens konnte die normale Anzahl von Kernen konstatiert werden, die in dem engen Raum beisammenliegen. Die Befruchtung erfolgt durch die Mikropyle. Die Endospermibildung verläuft nach dem centripetalen Typus wie bei *Parnassia*. Die Kerne sind etwas größer und spindelförmig, die Zahl der freien Kerne ist etwas geringer. Der reife Embryo ist bei allen *Droseraceen* klein, ihm fehlt immer das Hypokotyl vollkommen, ebenso sind die Kotyledonen meist nur eben angedeutet. Der ganze Embryo ist niemals in die Länge gestreckt, sondern breit rundlich. Besonders diese Tatsache und der merkwürdige Nucellus scheint mir bei der systematischen Beurteilung von *Parnassia* wichtig zu sein. Vor allem der runde kleine Embryo ist allen *Droseraceen* charakteristisch, eine Angliederung von *Parnassia* würde dies charakteristische Merkmal zerstören. Von den zwei Integumenten entsteht das innere zuerst. Die Testa zeigt in ihrem Bau verschiedene Typen, entweder liegt sie dem Samenkern dicht an oder sie ist von ihm gelockert und auf beiden Seiten darüber hinaus verlängert. Der letztere Typus erinnert an *Parnassia*, jedoch findet man auch bei anderen Familien derartige Verhältnisse, z. B. bei vielen *Saxifragaceen*, *Nepenthes* u. a. Bei letzterer ist die Testa ebenfalls nach beiden Seiten zu verlängert, bei *Parnassia* aber nur nach der Chalazaseite zu und niemals so stark wie bei *Drosera* und *Nepenthes*.

Nachstehend seien die Punkte noch einmal kurz zusammengefaßt, in denen sich *Parnassia* und die *Droseraceen* unterscheiden.

1. Keimung. *Parnassia* zeigt normale Keimung, Kotyledonen sind nicht zu einem Saugapparat umgestaltet. Die *Droseraceen* haben keine Primärwurzel, Kotyledonen haben mehr oder minder die Funktion eines Saugapparates.

2. Blattbau. Die Nervatur ist eine verschiedene. *Parnassia* besitzt typischen Blattbau, in der Epidermis Gerbstoffidioblasten, die *Droseraceen* haben kein typisches Assimilationsgewebe und oft Chlorophyll in der Epidermis, außerdem immer mehr oder minder modifizierte Drüsen.

3. Blüte. Alle Arten von *Parnassia* haben Staminodien, die *Droseraceen* nicht.

4. Befruchtungsvorgang. Er ist bei den *Parnassia*-Arten anscheinend gleichartig und hat kein Analogon bei den *Droseraceen*, dagegen bei *Saxifraga*.

5. Andröceum. *Parnassia* besitzt einfache kleine Pollenkörner, alle *Droseraceen* haben Tetraden.

6. Gynäceum. *Parnassia* hat gestielte Placenta, ein ausgeprägtes Pollenleitungsgewebe, der Nucellus ist kleinzellig und verschwindet bald, der Embryo ist gut ausgebildet und erfüllt den

fast endospermlosen Samen. *Drosera* wenigstens hat flache Placenta ohne Pollenleitungsgewebe, eigentümlich differenzierten Nucellus, allen *Droseraceen* kommt der kleine, rundliche, unvollständige Embryo und reichliches Endosperm zu.

Man kann also mit vollem Rechte sagen, daß die Angliederung von *Parnassia* an die *Droseraceen* die Einheitlichkeit dieser Familie vollkommen stören würde; ihre Hauptcharakteristik wäre verwischt. Ebenso spricht manches dagegen, wenn man die *Droseraceen* vom phylogenetischen Standpunkte aus betrachtet. Diels hat in seiner Monographie die Gründe zusammengefaßt, die dafür sprechen, daß alle *Droseraceen* mit Wasserformen enge Beziehungen haben und aus Wasserpflanzen hervorgegangen sind. Das Fehlen einer Primärwurzel, die mangelhafte Differenzierung des Assimilationsgewebes, die Stipulargebilde, die an die Intravaginalschuppen mancher Wasserpflanzen erinnern, die zahlreichen Sekretionsdrüsen, das allgemeine Vorkommen kleistogamer und autogamer Blüten, die hohe Regenerationsfähigkeit und das Auftreten vegetativer Knospen sind die wichtigsten Momente, die darauf hinweisen. Zudem besitzen wir noch eine Form, *Aldrovanda*, die ausschließlich dem Wasserleben angepaßt ist und in ihrer Blütenmorphologie primitive Verhältnisse zeigt. Bei *Parnassia* lassen sich derartige Beziehungen zu Wasserpflanzen nicht finden.

Sieht man sich nach einer für *Parnassia* passenden Stellung im System um, so muß man gestehen, daß sie bei den *Saxifrageen* immer noch am besten steht. Diese Familie ist in ihrer jetzigen Fassung ja derartig wenig einheitlich, daß *Parnassia* ihrer systematischen Charakteristik keinen Abbruch tut. Immerhin scheint mir gerade das Vorkommen von Gerbstoffidioblasten und der Bestäubungsvorgang in den Blüten die jetzige Stellung zu rechtfertigen.

Literatur.

1. Behrens, Die Nektarien der Blüten. (Flora. 1879. p. 310.)
2. Bennett, Note on the structure and affinities of *Parnassia palustris*. (Journ. of the Linn. Soc. of London. Vol. XI. p. 24.)
3. Buchenau, Blütenabnormitäten von *Parnassia palustris*. (Flora. 1857. p. 291.)
Buchenau, Teratolog. Beobachtungen. (Bot. Zeit. 1862. p. 307.)
4. Chodat, Principes de botanique. 1907.
5. Detto, Mimikry bei Pflanzen. (Natur und Schule. 1905. Heft 5.)
6. Diels, *Droseraceae*. (Englers Pflanzenreich. IV, 112.)
7. Drude, Über die Blütengestaltung und die Verwandtschaftsverhältnisse des Genus *Parnassia*. (Linnaea. XXXIX. 1875. p. 237.)
8. Eichinger, Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium*. (Mitt. der bayr. bot. Ges. 1907/08.)
9. Eichler, Blütendiagramme.

10. Engler, Über epidermale Schlauchzellen, beobachtet bei den *Saxifragen* der Sektion *Cymbalaria*. (Bot. Zeit. 1871.)
 11. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen.
 12. Heinricher, Zur Kenntnis von *Drosera*. (Zeitschr. Ferdinandeum, Innsbruck. XLVII.)
 13. Hooker and Thomson, Praecursores ad floram Indicam. (Journ. of the Proc. of the Linn. Soc. Vol. II. p. 77.)
 14. Martinet, Organes de sécrétion de végétaux. (Ann. d. scienc. nat. 1872.)
 15. Vesque, Sur le sac embryonnaire. (Ann. d. scienc. nat. 1878.)
 16. Warming, De l'ovule. (Ann. d. scienc. nat. 1878.)
 17. Wydler, Beiträge zur Morphologie einheimischer Gewächse. (Flora. 1857.)
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [BH_23_2](#)

Autor(en)/Author(s): Eichinger Alfons

Artikel/Article: [Beitrag zur Kenntnis und systematischen Stellung der Gattung Parnassia. 298-317](#)