Morphologische und biologische Bemerkungen.[1])

Von
K. Goebel.

Mit 12 Textfiguren.

5. Cryptocoryne, eine „lebendig gebärende" Aroidee.

In meinen „Pflanzenbiologischen Schilderungen"[2]) habe ich in der kurzen Skizze, welche einige Eigenthümlichkeiten der südasiatischen Strandvegetation behandelt, die mir bekannt gewordenen Beispiele lebendig gebärender Pflanzen besprochen und Untersuchungen darüber mitgetheilt. Dabei wurde auch auf zwei Monokotylen hingewiesen. Aber nur von einer derselben, von Crinum asiaticum, konnte die merkwürdige Samenentwickelung näher behandelt werden. „Die zweite hierhergehörige Pflanze ist eine Aroidee. Die Embryobildung der an sumpfigen Orten wachsenden Cryptocoryne ist bis jetzt nur aus Griffith's Schilderung bekannt.[3]) Leider gilt für diese, namentlich auch die Abbildungen, dasselbe wie für manche andere Angaben des verdienten Forschers, das nämlich, dass man dieselben nur verstehen kann, wenn man das betreffende Object selbst untersucht hat; bis jetzt vermag ich aus Griffith nur soviel zu entnehmen, dass die Samen innerhalb des Fruchtknotens keimen und einen weit fortentwickelten, mit zahlreichen Blättern versehenen Embryo besitzen. Wie es scheint, handelt es sich also auch hier um eine lebendig gebärende Pflanze, deren Entwickelungsgeschichte zu kennen erwünscht wäre."

Durch die grosse Freundlichkeit des Herrn Dr. King, Director des botanischen Gartens in Kalkutta, erhielt ich Alkoholmaterial von zwei Cryptocoryne-Arten, von Cr. ciliata und Cr. spiralis, welches mir gestattet, die Lücke, auf welche ich früher hinwies, wenigstens der Hauptsache nach auszufüllen, wenngleich nicht alle Entwickelungsstadien vertreten waren.

---

1) Die früheren unter diese Rubrik gehörigen Mittheilungen sind: 1. Der Aufbau von Utricularia, Flora 72. Bd. (1889) pag. 291; 2. Zur Biologie von Genlisea, 77. Bd. pag. 208; 3. Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser, 81. Bd. (Ergzbd. 1895) pag. 17; 4. Ueber Sporenausstreuung durch Regentropfen, 82. Bd. (1896) pag. 480.

2) I. Theil, Marburg 1889.

3) Griffith, Notulae ad plantas asiaticas (posthumous papers part III pag. 154 ff.). Icones plantarum asiat. pars. III plate 170, 171, 172.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0436-6

Die Cryptocoryne-Arten sind Wasser- resp. Sumpfpflanzen. Ihren Namen hat die Gattung bekanntlich daher, dass der sehr kleine Spadix in der Spatha dadurch besonders geborgen liegt, dass er an seiner blüthenleeren Spitze mit einer Wucherung der Spatha verwachsen ist.

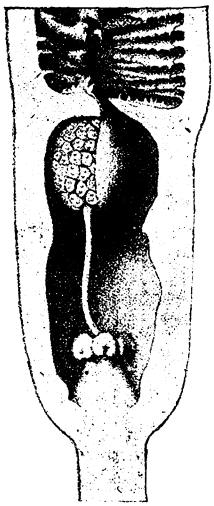

Fig. 1. Cryptocoryne spiralis. Halbirter unterer Theil der Spatha, 3mal vergr.

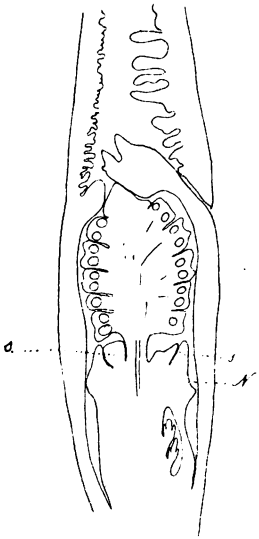

Fig. 2. Cryptocoryne spiralis. Längsschnitt durch eine junge Inflorescenz, vergr. s sterile Blüthen, N Narbe.

Diese ist nichts anderes als ein verlängerter eingeschlagener Randlappen, der sich an der Stelle entwickelt, wo der röhrige Theil der Spatha in den oberen übergeht (Fig. 1 u. 2). Oberhalb dieses Lappens findet sich bei C. spiralis noch eine ins Innere vorspringende Leiste, die nur eine verhälnissmässig kleine auf den Lappen zuführende Oeffnung frei lässt. Es ist dadurch der Kolben geschützt vor dem Eindringen von Schlamm, Wasser und von grösseren Thieren, und dieselbe Bedeutung hat wohl auch die spiralige Drehung der Spatha bei Cr. spiralis; kleine Fliegen und andere Thiere traf ich gelegentlich in dem Kesseltheile der Spatha an; andererseits wird dadurch auch die Pollenübertragung gesichert werden, auf die unten zurückzukommen ist.

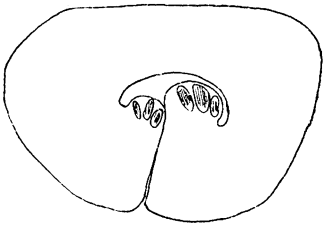

Fig. 3. Cryptocoryne spiralis. Spathaquerschnitt (stärker vergr. als Fig. 2). In den beiden durch den Schnitt getroffenen Wucherungen der Spatha sind die grossen Raphidenzellen angedeutet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0437-2

Bei Cr. spiralis finden sich im oberen Theile der Spatha zahlreiche faltenförmige Wucherungen, die reich an besonders grossen Raphiden sind (vgl. Fig. 3, die Oberfläche der Spatha ist hier mit Raphiden in reichstem Maasse versehen); bei Cr. ciliata sind diese Fortsätze mehr fadenförmig, wie der Speciesnamen besagt, und auf den Rand beschränkt.

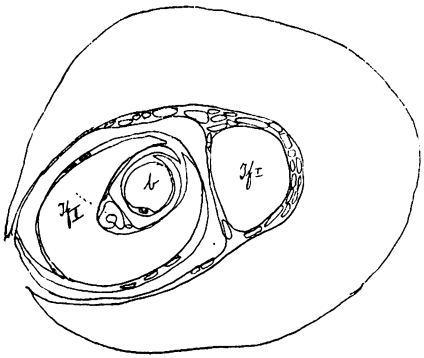

Fig. 4. Cryptocoryne ciliaris. Querschnitt durch die Knospe einer blühenden Pflanze. If_I, If_{II} Inflorescenzen, b Querschnitt durch den Stiel eines Laubblattes.

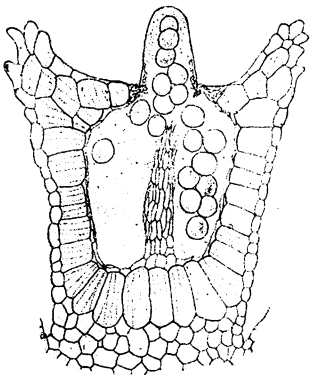

Fig. 5. Längsschnitt durch eine männliche Blüthe von Cryptocoryne ciliata.

Die Stellung der Inflorescenz ist eine axilläre, ihr zweikieliges[1]) Vorblatt ist bei Cr. spiralis ohne Gefässbündel, während diese bei C. ciliata in grösserer Zahl vorhanden sind; dass die Blüthenstände später vielfach nicht mehr vor der Mitte ihrer Deckblätter inserirt sind, beruht auf nachträglicher Verschiebung. Mit der eigenthümlichen eingerollten Knospenlage der Laubblätter hängt offenbar auch die bei Cr. ciliata beobachtete Ungleichheit der beiden Seiten des Blattes zusammen. An der Basis der Blätter und der Inflorescenz finden sich zahlreiche spitze Zellkörper, die „squamulae intravaginales". Auch hier lässt sich nachweisen, dass dieselben reichlich Schleim aussondern, obwohl sie an Orten stehen, wo der Schleim weder als Schutzmittel gegen Thiere (Stahl), noch zur Verhütung der Ansiedlung von Algen in Betracht kommen kann, offenbar steht vielmehr die Schleimbildung, wie ich früher hervorhob, mit dem Schutze gegen das Wasser in Beziehung. Am Ende der Laubblattanlagen finden sich übrigens Anhängsel, welche den Intravaginalschuppen gleichen, offenbar auch zur Secretion bestimmt sind und dann absterben. Die männlichen Blüthen bestehen je aus einem Staubblatt, das ursprünglich vier Pollenfächer

1) Eigentlich wohl auch hier aus zwei Blättern verwachsenes. Vgl. Fig. 4.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0438-8

besitzt.[1]) Sie besitzen einen sehr eigenthümlichen Bau. In den systematischen Werken wird Cryptocoryne ein „pollen vermiformis“ zugeschrieben (so z. B. bei Schott a. a. O., Hooker, flora indica). In Wirklichkeit sind die Pollenkörner bei Cr. ciliata annähernd kugelig, bei Cr. spiralis annähernd bohnenförmig. Jene Angabe kommt offenbar daher, dass, wie Griffith (a. a. O. pag. 136) angibt, die Antheren „exsert a cone of mucilage in which the grains of pollen are imbedded“. Seine Angabe über die Oeffnung der Antheren („apice lati dehiscentes“) ist freilich — wenigstens für die von mir untersuchten Stadien — nicht richtig. Ueber den beiden Antherenhälften findet sich ursprünglich je ein stumpfer, von zartwandigem, inhaltreichem Gewebe erfüllter Fortsatz. Dieses Gewebe unterscheidet sich deutlich von den peripherischen Zellen, die inhaltsärmer und etwas derbwandiger sind. An der Spitze des Fortsatzes scheint die Aussenwand der Zellen dicker. Unterhalb dieses Fortsatzes unterbleibt die Entwickelung des sonst stark entwickelten Endotheciums. Das Gewebe wird mit Ausnahme der Aussenwände aufgelöst (wahrscheinlich unter Schleimbildung) und es entsteht so ein mit den beiden Pollensäcken in Verbindung stehender Kanal, in den die Pollenkörner, in weicher schleimiger Masse eingebettet[2]), hineintreten, offenbar durch die Formänderungen, welche das Endothecium erfährt, veranlasst. Wenn nun ein Insekt in den kleinen Raum zwischen Spatha (resp. Spathafortsatz) und Spadix an die Antherenfortsätze stösst, so wird es durch Druck auf den mit Pollen erfüllten Oeffnungskanal leicht Pollen hervorpressen und sich mit demselben behaften. Es wäre natürlich wünschenswerth, dass der Bestäubungsvorgang an lebenden Blüthen genauer beobachtet würde, hier konnte nur auf den merkwürdigen Antherenbau hingewiesen werden.[3])

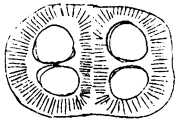

Fig. 5. Cryptocoryne spiralis. Querschnitt einer männlichen Blüthe. Endothecium durch Schraffirung angedeutet.

---

1) Wollte man annehmen, die männlichen Blüthen beständen aus zwei mit einander verwachsenen Staubblättern, so hätte jedes derselben nur zwei Pollensäcke; gelegentlich scheinen solche halbe Staubblätter an der Inflorescenz vorzukommen.

2) Der Schleim, der auf gefärbten Präparaten deutlich hervortritt, entstammt offenbar dem aus den aufgelösten Tapetenzellen entstandenen „Plasmodium“. Man sieht mit Schleim umgebene Pollenkörner namentlich auch in der Vertiefung aussen unterhalb des Antherenkanals liegen.

3) Die Spatha bietet in biologischer Beziehung manches, was aufzuklären bleibt. So das grosse Missverhältniss zwischen der Grösse derselben und der des

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0439-6

Der blüthenfreie fadenförmige Theil der Inflorescenz tritt erst relativ spät durch interkalare Streckung hervor. Unterhalb desselben befinden sich einige an ihrer Aussenseite zahlreiche Raphidenzellen bergende Zellkörper, die wohl als sterile männliche Blüthen zu betrachten sind. Weder an den männlichen, noch an den weiblichen Blüthen war auch an den frühesten Entwickelungsstadien eine Spur eines Deckblattes oder eines Perigons zu bemerken.

Im unteren Theile des Kolbens befinden sich die mit einander und mit der Kolbenoberfläche verwachsenen weiblichen Blüthen; der Querschnitt dieses Theiles gleicht täuschend dem eines mehrfächerigen Fruchtknotens, dessen Fächer eine Anzahl atroper Samenanlagen enthalten. In den untersuchten unbefruchteten Blüthen von Cr. ciliata und Cr. Fischeri war das äussere Integument, das später eine so auffallende Entwickelung erfährt, noch verhältnissmässig dünn. Der Embryosack ist speciell bei Cr. spiralis scheinbar ausgezeichnet durch seinen auffallend reichen Gehalt an Stärke; nach der Untersuchung dünner Mikrotomschnitte glaube ich aber annehmen zu sollen, dass die stärkeführenden Zellen nicht dem Embryosack angehören, sondern den Rest des Nucellus darstellen, dessen Zellen ihre Wände verquellen lassen und, wie der reiche Stärkegehalt wahrscheinlich macht, zur Ueberführung von Baustoffen in den Embryosack dienen.

Ein Längsschnitt durch das nächst ältere zur Beobachtung gelangte Stadium zeigt den Embryo schon in Gestalt eines kugeligen Zellkörpers entwickelt, er liegt oben in dem glashellen inhaltsarmen Endosperm. Das äussere Integument aber ist mächtig herangewachsen, es hat sich zu einem schwammigen, intercellularraumreichen Gewebe entwickelt; dieses ist dazu bestimmt, den Raum für die weitere Entwickelung des Embryo zu bieten, denn diese erfolgt nicht wie gewöhnlich im Embryosack, sondern im äusseren Integument. Es liefert dasselbe das „Verdrängungsgewebe“, eine Gewebeform, die auch sonst sich findet. Zunächst bei anderen lebendig gebärenden Pflanzen. Bei Bruguiera und Rhizophora findet es sich in dem dicken Blüthenstiel unmittelbar unterhalb des Fruchtknotens. (Vgl. die Abbildung Fig. 3 auf Tafel V in Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen bei X.) Aber auch bei anderen Pflanzen ist es in ganz ähnlicher Weise entwickelt; so bei Eugenia caryophyllata, bei welcher der reifende Samen nach Verdrängung dieses, auch hier unterhalb des

Spadix (Länge derselben in einem Falle bei Cr. ciliata 32 cm, des Spadix 2,5 cm u. a.). Wahrscheinlich steht die Länge der Spatha in Beziehung zur Tiefe des Wassers, in dem die Pflanze wächst.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0440-7

Fruchtknotens gelegenen Gewebes thatsächlich der Hauptsache nach im Blüthenstiel eingebettet liegt, der den grössten Theil der Fruchtwand liefert. In allen diesen Fällen handelt es sich um schwammige, leicht verdrängbare Gewebe, die dem Samen Platz für seine Ausdehnung geben. Dass bei Cryptocoryne dazu höchst eigenthümlicherweise das äussere Integument dazu verwendet wird, mag unter anderem damit zusammenhängen, dass in jedem Fruchtknotenfache (oder vielmehr jeder weiblichen Blüthe) sich mehrere, unter Umständen alle Samenanlagen zu Samen entwickeln, während bei den erwähnten Rhizophoreen und Eugenia nur ein einziger zur Ausbildung gelangt.

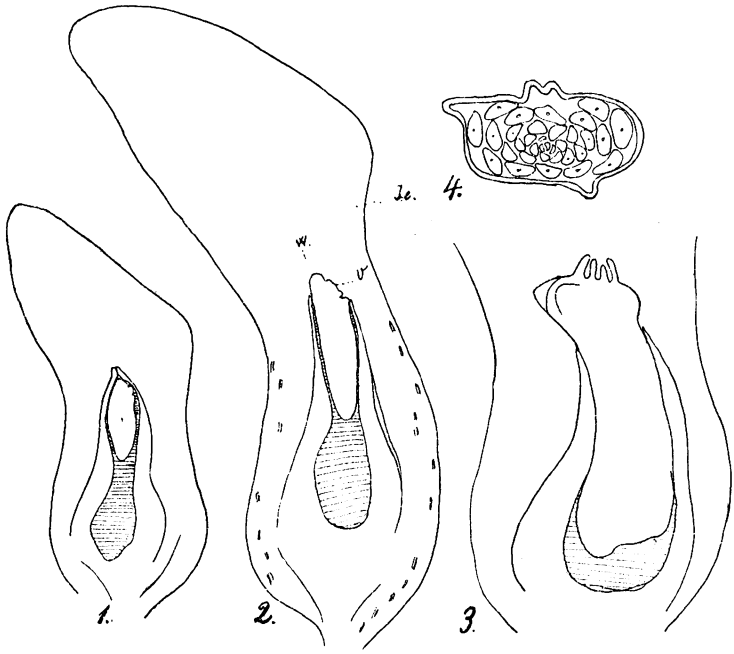

Fig. 7. Cryptocoryne ciliata. 1—3 Längsschnitte junger Samen verschiedener Entwickelung; bei 3 der obere Theil weggelassen. W Wurzelanlage, V Vegetationspunkt des Embryo, Je äusseres Integument. 4 Querschnitt durch einen (noch nicht reifen) Samen; der Schnitt ist durch die Knospe des Embryo gegangen.

Die Weiterentwickelung des Embryos von Cryptocoryne besteht nun darin, dass der Cotyledon zu einem Saugorgan heranwächst, welches das Endosperm allmählich aufzehrt, während der oberhalb des Cotyledons gelegene Theil des Empryo (hypocotyles Glied, Stammknospe und Wurzel) seine Weiterentwickelung ausserhalb des Embryosackes durchmacht, in dem von ihm allmählich verdrängtem äusseren Integument.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0441-3

Es mag hier sogleich hervorgehoben werden, dass der Cotyledon von einigen Autoren mit dem Endosperm verwechselt worden ist. So von Schott, welcher (Genera Aroidearum pag. 1) dem Samen ein „albumen copiosum“ zuschreibt, während thatsächlich der reife Samen kein Endosperm mehr enthält. Auch Hooker (Flora indica Vol. VI pag. 492) schildert die Samen als „oblong, albuminous; embryo axile“, wohl auf Grund desselben Missverständnisses. Das Endosperm spielt bei der Samenentwickelung vielmehr nur eine vorübergehende Rolle. Es ist auch nicht betheiligt bei dem Heraustreten des Embryo aus dem Endostom, vielmehr erfolgt dies durch das Wachsthum des Embryos selbst.

Fig. 7, 2 stellt einen Embryo dar, der das Endostom auseinandergedrängt hat, er befindet sich mit seinem oberen Theile schon ganz im äusseren Integument. Nun beginnt, während die Wurzel klein bleibt, eine mächtige Entwickelung der Stammknospe („Plumula“).

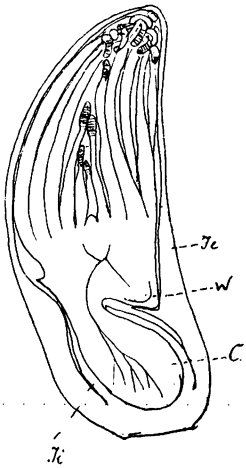

Fig. 8. Längsschnitt durch einen noch nicht fertigen Samen. Ji inneres, Je äusseres Integument, W Wurzel, C Cotyledon.

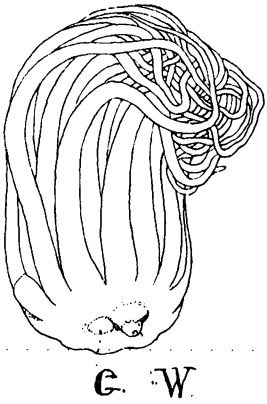

Fig. 9. Cr. ciliata. Von der Samenschale befreiter Embryo. W Wurzel, C Stelle, an der der Cotyledon abgebrochen ist.

Aus dem breiten flachen Vegetationspunkt sprossen eine grosse Anzahl von einfach gestalteten Primärblättern hervor, die von einem einzigen Leitbündel durchzogen sind. Sie wachsen innerhalb des äusseren Integuments heran, das Gewebe desselben verdrängend, mit Ausnahme der resistenteren äusseren Zellschicht; die Blätter sind dabei an ihrer Spitze vielfach eingebogen. Das hypocotyle Glied schwillt zu einem Knöllchen an, an dem seitlich als kleines Spitzchen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0442-9

die Hauptwurzel hervorragt (vergl. Fig. 8, 9). Die Primärblätter sind offenbar zu submerser Vegetation bestimmt. Sie entsprechen in ihrer einfachen Gliederung etwa den bandförmigen Primärblättern von Sagittaria und Alisma und tragen auf ihrer Unterseite nur wenige vereinzelte

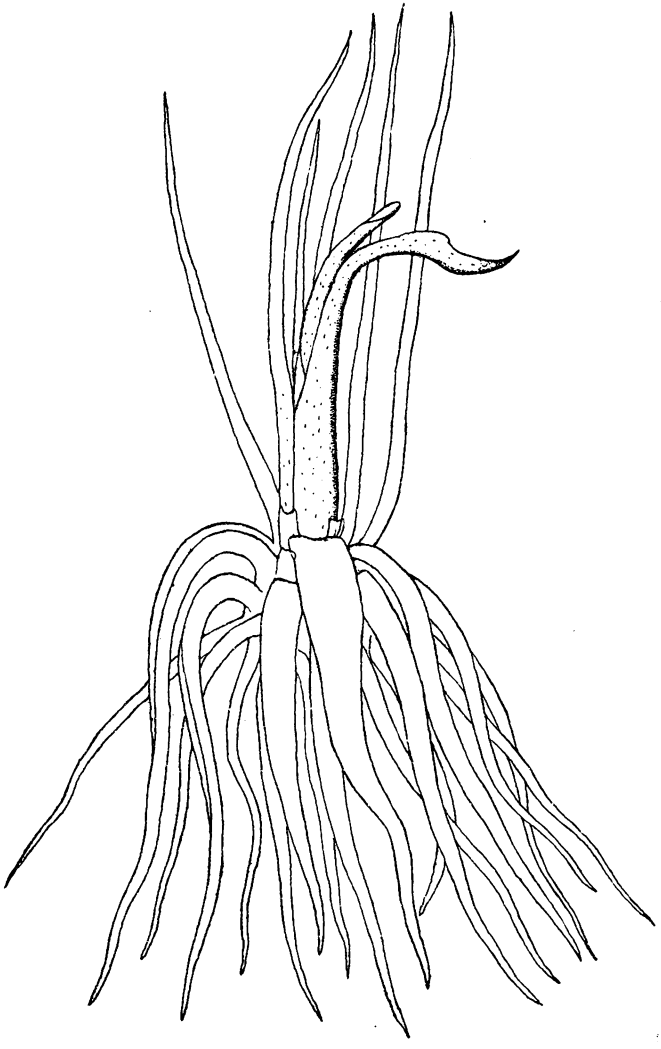

Fig. 10. Keimpflanze von Cryptocoryne ciliata. Vergr.

Spaltöffnungen, vielleicht Wasserspalten, wie sie ja einer Anzahl von Wasserpflanzen zukommen. Sie werden nach innen hin breiter. Noch innerhalb des Samens aber legt der Embryo auch einige Laubblätter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0443-4

an, die an ihrer derberen Consistenz und ihren eingerollten Spreitenanlagen ohne Weiteres deutlich hervortreten.

Der Cotyledon, welcher unterdessen das Endosperm ganz aufgezehrt hat, löst sich an seiner Anheftungsstelle, die eingeschnürt erscheint, leicht ab (Fig. 9). Der weit entwickelte Embryo ist nun nur noch von dem als dünne Haut erscheinenden Rest des äusseren Integumentes bedeckt. Diese wird durch die Streckung der Blätter natürlich leicht zerrissen, und der Embryo ist ohne Ruheperiode zur Weiterentwickelung bereit. Die Samen und jungen Pflanzen werden vermöge ihres Luftgehaltes ohne Zweifel schwimmen und an jedem Orte, an dem sie angetrieben werden, leicht und rasch sich einwurzeln, da sie in ihren Knöllchen bedeutende Stärkemengen aufgespeichert haben. Die Befreiung von der Samenschale kann offenbar auch innerhalb der verwesten Fruchtwand schon geschehen, aber auch wenn dies ausserhalb erfolgt, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass Cryptocoryne in der That sich den „lebendig gebärenden" Pflanzen direct anreiht.

Nach einer Angabe von Crüger habe ich dies früher auch für eine andere Aroïdee, die Gattung Montrichardia, vermuthet. Ich habe seither Gelegenheit gehabt, mich davon zu überzeugen, dass diese Vermuthung nicht richtig war. Montrichardia gehört zu den charakteristischen Bestandtheilen der Ufervegetation an den Rändern der Ströme des Tieflandes von Guyana, wo ich sie im Jahre 1890 in zahlreichen Exemplaren antraf. Sie ragen in Form grosser Stöcke weit über das Wasser hervor; sie zeichnen sich durch ihr schwammiges Gewebe aus. Die gelb gewordenen Früchte lösen sich vom Kolben ab; als „Beeren"

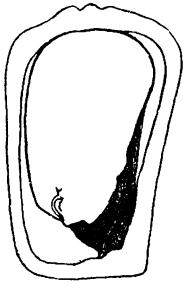

Fig. 11. Montrichardia arborescens, Frucht längs. Der grosse Embryo ist von einer grossentheils sehr dünnen Samenschale (die nur unten rechts stärker entwickelt und dunkel gefärbt ist) umgeben. Der Hohlraum zwischen Samen und Fruchtwand ist in der Natur nicht so gross wie in der nach einem Alkoholpräparat angefertigten Zeichnung.

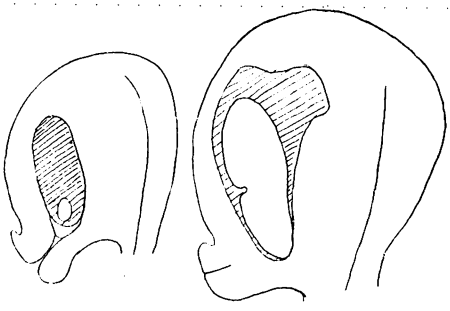

Fig. 12. Montrichardia arborescens. Junge Samen verschiedener Entwickelung längs.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0444-0

kann man sie wohl kaum bezeichnen, da sie eine mehr schwammige als fleischige Fruchthülle besitzen. Der sehr grosse Embryo ist von einer braunen, papierdünnen Samenschale umgeben. Die Früchte fallen normal in das Wasser, da die Montrichardiapflanze selbst schon mit ihrem unteren Theile im Wasser steht, und verbreiten sich schwimmend, wobei der Luftgehalt der Fruchthülle beiträgt; übrigens schwimmt auch noch der von derselben befreite Embryo. Die Samenanlagen von Montrichardia haben, wie die Figuren zeigen, ein einziges Integument, die Entwickelung des Samens bietet nichts, was eine eingehendere Beschreibung lohnen würde, hier sollte nur darauf hingewiesen werden, dass Montrichardia nicht vivipar ist.

Dass dies, entgegen der Angabe von Martius, auch für Laguncularia nicht zutrifft, habe ich schon in den „Schilderungen" gezeigt (I pag. 128). Laguncularia racemosa traf ich sowohl auf den westindischen Inseln, als auf dem Festlande in grosser Menge als Bestandtheil der Mangrovevegetation an.[1]) Die in grosser Menge aus dem Boden herauswachsenden „Athemwurzeln" dieser Pflanze sind ungemein auffallend. Die Früchte dieser Combretacee enthalten einen Samen mit grossem, grünem Embryo, der in einer sehr dünnen Samenschale liegt. Isolirt sinkt er unter, die schwammige Fruchtschale dient ihm also als Schwimmorgan. Die Früchte resp. Samen sind sofort keimfähig. Von drei noch nicht ganz reifen Früchten z. B., die ich am 2. Sept. 1890 in St. Thomas abgenommen und in süsses Wasser gelegt hatte, war eine am 4. Sept. untergesunken und keimte, indem das hypocotyle Glied die Fruchtwände nahe dem Kelche durchbohrte. Auch die Papilionacee Drepanocarpus lunulatus (vgl. betreffs des Vorkommens derselben das in den „Schilderungen" Angeführte) besitzt eine schwammige Fruchtschale und einen nur von einer dünnen Samenschale umhüllten chlorophyllhaltigen Embryo, der offenbar einer sofortigen Weiterentwickelung fähig ist. Das „Lebendiggebären" ist, wie ich früher darzulegen versucht habe, nur eine Steigerung des bei Bewohnern feuchter Standorte weitverbreiteten Verhaltens, dass die Keime ohne Ruheperiode sich weiterentwickeln, ein Verhalten, das ich auch jetzt noch als eine directe Wirkung der Standortsverhältnisse betrachte. Für Cryptocoryne am meisten eigenthümlich ist dabei die Rolle, welche das äussere Integument spielt.

1) Auf Curaçao z. B. wuchs Laguncularia im Schlamme, der etwa $^1/_2$ m hoch mit Seewasser bedeckt war; an den schlammigen Küsten von Guyana bildet sie mit Avicennia officinalis und Drepanocarpus lunulatus oft dichte Bestände, in welchen Tausende der spargelähnlichen Athemwurzeln über den Boden treten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0445-6

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 83

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen. 5. Cryptocoryne, eine „lebendig gebärende" Aroidee. 426-435