Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen.

Von **J. Clark**, B. Sc.

Hierzu 31 Figuren im Text.

Einleitung.

Obgleich die Commelinaceen fast nur auf die Tropen beschränkt sind, gibt es nur wenige Leute, welche nicht wenigstens einige Arten davon kennen gelernt haben. Den Laien selbst dürften wohl Tradescantia fluminensis, Commelina bengalensis, Rhoeo discolor und Cochliostema bekannt sein. Es sind das Pflanzen von sehr verschiedener Wuchsform. Bei Nennung des ersten Namens denken wir an eine zierliche, kriechende Pflanze von dorsiventralem Bau, welche in Gewächshäusern allenthalben fast wie Unkraut wuchert. Bei Nennung des letzten Namens dagegen erinnern wir uns einer kräftigen Pflanze von radiärem Bau mit gestauchten Internodien, deren bis meterlange Blätter an der Basis oft 25 cm Breite erreichen. Es drängt sich uns unwillkürlich die Frage auf, auf welche Weise innerhalb einer und derselben Pflanzengruppe so verschiedenartige Pflanzenformen haben entstehen können.

Niemand wird Zweifel hegen, dafs diese verschiedenartigen Formen von gemeinsamem Grundtypus ihren Ursprung nahmen, und es schien besonders aussichtsvoll, innerhalb der extremen Typen nach Bindegliedern zu suchen durch vergleichendes Studium ihrer Vegetationsorgane und Reproduktionsorgane.

Die Anregung zu der gestellten Aufgabe verdanke ich Herrn Professor Dr. Goebel, unter dessen Leitung und liebenswürdiger Beihilfe ich während 18 Monaten im pflanzenphysiologischen Institut in München gearbeitet habe. Seiner gütigen Beihilfe ist in erster Linie das Resultat dieser Arbeit zuzuschreiben, und ich möchte ihm auch an dieser Stelle hierfür meinen herzlichsten Dank sagen.

München, den 6. Mai 1904.

Vegetationsorgane.

Symmetrieverhältnisse.

Ich stelle die Erörterung über die Symmetrieverhältnisse aus dem Grunde voran, weil sie sich im Verlaufe der Arbeit als von ganz besonders fundamentaler Bedeutung erwiesen haben und weil nach

Erörterung derselben an den Vegetationsorganen auch leichter ein Einblick sich gewinnen läfst in die merkwürdigen Veränderungen, welche uns bei den Inflorescenz- und Blütenverhältnissen begegnen.

In der Gruppe der Commelinaceen finden wir Hauptsprosse von radiärem, bilateralem und dorsiventralem Bau. Es ist oft schwer,

Fig. 1. Cochliostema mit radiärem Bau. (Nach einer Aufnahme von Prof. Dr. Gieseuhagen.)

innerhalb einer wohl umgrenzten Pflanzengruppe zu entscheiden, welche Glieder derselben primitive Formen und welches die höher entwickelten sind. Hier aber weisen die Tatsachen mit unfehlbarer Sicherheit darauf hin, dafs die radiäre Ausbildung des Sprosses

die ursprünglichere Form ist; sie mögen daher zuerst besprochen werden.

I. Radiäre Formen. Wir können dabei drei Typen unterscheiden:

A. Rein radiär gebaute Pflanzen ohne Seitensprosse. Hier läfst sich, wie in vielen Fällen bei radiären Formen, erkennen, dafs die Internodien sehr kurz sind, während die Blätter oft bedeutende Dimensionen erreichen, und es drängt sich uns unwillkürlich die Ansicht auf, dafs ein inniger Zusammenhang besteht zwischen Blattgröfse und Länge des Internodiums. Die epiphytisch lebende Cochliostema bietet hiefür wohl das beste Beispiel (Fig. 1).

B. Radiäre Hauptsprosse mit radiären Seitensprossen. Auch hier lassen sich die Beziehungen zwischen Internodienlänge und Blattgröfse erkennen. Wir finden einmal in Rhoeo discolor eine Pflanze mit kurzen Internodien und verhältnismäfsig langen ungestielten Blättern, während Tinantia fugax bei schmalen, gestielten Blättern längere und zarter gebaute Internodien erkennen läfst.

Fig. 2. Cyanotis Kewensis. Junge Pflanze mit radiärem Hauptsprofs und dorsiventralen Seitensprossen.

C. Radiäre Hauptsprosse mit dorsiventralen Seitensprossen. Es gehören zu diesem Typus die meisten Pflanzen aus den Gattungen Cyanotis (Fig. 2) und Callisia, doch finden sich auch unter den Tradescantieae u. a. Gattungen Vertreter dieses Typus. Wir müssen vorausschicken, dafs die radiären Sprosse von einigen unter diesen Pflanzen Blüten hervorbringen, welche in anderen Fällen nur auf den dorsiventralen Sprossen gefunden werden. Die Bedeutung, welche das Fehlen von Blüten auf Teilen der Pflanze, welche im gewöhnlichen Falle solche tragen, hat, wird uns klar werden, wenn wir einige Fälle genauer betrachten, wobei einerseits Blüten an beiden Sprofsarten hervorgebracht werden, andererseits die dorsiventrale bevorzugt ist.

Cyanotis cristata ist ein Beispiel für den ersten Fall. Unter normalen Verhältnissen ist die Pflanze 60—90 cm hoch, und die radiäre

Hauptachse verzweigt sich so, dafs die Internodien 5—8 cm lang sind. Die dorsiventralen Seitenzweige erreichen eine Länge von 20—30 cm. Gewöhnlich tragen alle Sprosse, radiäre sowohl wie dorsiventrale, endständige Inflorescenzen. Cyanotis Kewensis dagegen zeigt trotz seiner nahen Verwandtschaft einen gänzlich abweichenden Aufbau. Hier bleibt der Hauptsprofs kurz, er wird selten länger wie 5—8 cm. Dicht gedrängt stehen an ihm die Blätter in Spiralstellung, und ihre Divergenz ist ähnlich jener von Cyanotis cristata. Von dem kurzen Hauptsprofs zweigen zahlreiche dorsiventrale Seitensprosse ab, von bedeutend gröfserer Länge — 30—50 cm — und ausläuferartigem Aussehen, welche sich stellenweise an den Knoten bewurzeln. Diese Seitenzweige sind die Blüten tragenden. Nie konnte ich am Hauptsprofs solche vorfinden. Man sieht deutlich aus dieser Beschreibung, dafs zwischen der Länge des Hauptsprosses und jener des Seitensprosses eine gewisse Beziehung besteht. Bei Cyanotis cristata ist das Verhältnis der Länge des Hauptsprosses zu dem des Seitensprosses ungefähr 2 : 1, während es bei C. Kewensis 1 : 4 ist. Welche Verhältnisse diesen Unterschied in der Wuchsform bedingen, erscheint leicht einzusehen. Erstere Pflanze, C. cristata, lebt unter sehr günstigen Bedingungen, umgeben von üppiger Vegetation; die zweite, C. Kewensis, scheint auf weniger kräftigem, vor allem wasserärmeren Boden zu leben.

Die Bewurzelung der Seitenzweige mufs der Pflanze unter solchen Umständen von grofsem Nutzen sein. Da offenbar ein Antagonismus zwischen Reproduktion und Ernährung besteht, sowohl im Pflanzenreich wie im Tierreich, ist es augenscheinlich, dafs wir es hier mit einem Falle zu tun haben, in welchem die Seitensprosse einen ungewöhnlich hohen Grad der Entwicklung erreicht haben auf Kosten des Radiärsprosses, welcher gewissermafsen nur noch einen Mittelpunkt abgibt für die blütentragenden Seitensprosse. Es müfsten an dieser Stelle eigentlich die Fälle besprochen werden, in denen es zu einem völligen Verschwinden des radiären Hauptsprosses gekommen ist. Jedoch erscheint es angebracht vorerst noch einige andere Beziehungen zu erörtern, welche zwischen radiären Sprossen und dorsiventralen Seitensprossen teils allein durch den Vergleich sich ergeben, zum Teil aber auch auf experimentellem Wege gefunden wurden.

Es gibt nur wenig Übergangsformen zwischen unverzweigten und verzweigten Arten, und es stöfst daher die Beantwortung der Frage, wie die verzweigten Formen aus der anderen entstanden sind, auf bedeutende Schwierigkeiten. Leichter scheint die andere Frage zu

beantworten, wie dorsiventrale Sprosse von den radiären sich ableiten, denn es sind zwischen den beiden Extremen eine ganze Zahl von Übergangsformen vorhanden. Zudem erscheint es mehr als wahrscheinlich, dafs die Ursachen für die an den Seitenzweigen entstehenden Veränderungen dieselben sind wie diejenigen, welche die Verzweigung der radiären Hauptsprosse bedingten. Leicht wäre es hierüber eine Theorie sich zu bilden, aber besser ist es, Tatsachen für eine solche gleich ins Feld führen zu können, und diese werden uns geliefert durch Experiment und vergleichende Beobachtung.

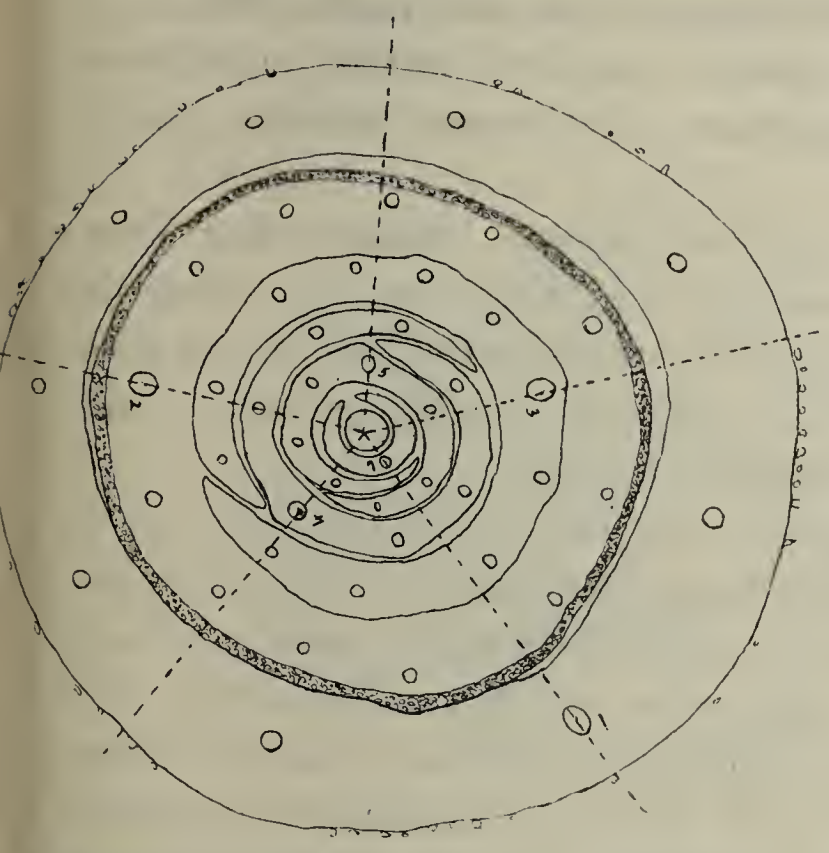


Fig. 3. Cyanotis cristata. Vegetationspunkt des Hauptsprosses. Q.-S.

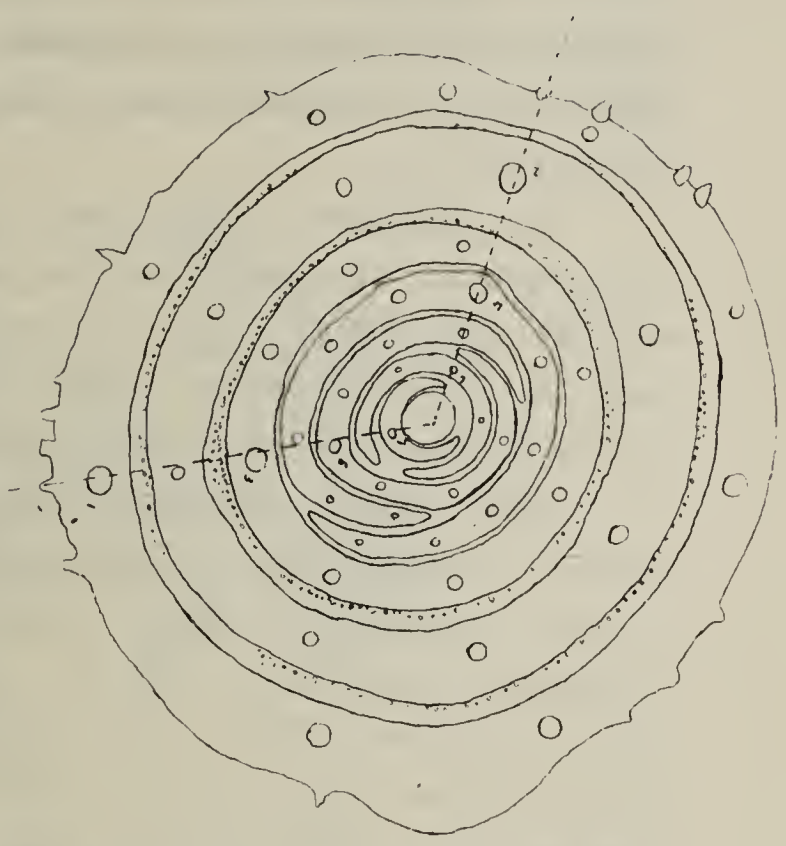


Fig. 4. Cyanotis cristata. Vegetationspunkt bes Seitensprosses. Q.-S.

Zur Beantwortung der Frage, auf welche Weise an orthotropen Hauptsprossen plagiotrope Seitensprosse aus radiären und dorsiventralen sich verändern, sind schon zahlreiche Versuche angestellt worden. In übersichtlicher Weise finden wir dieselben zusammengestellt in Goebels (1) „Organographie“, wo drei Typen sich angeführt finden, nach welchen bei der Bildung dorsiventraler Sprosse die Veränderung in der Blattstellung eintritt:

a) durch Änderung der Blattinsertion,
b) durch Drehung der Internodien oder der Blattbasis,
c) von vornherein im Vegetationspunkt.

Ein Blick auf die Figuren 3 und 4, welche Querschnitte durch Vegetationspunkte von einem radiären und einem dorsiventralen Sprofs von C. cristata darstellen, läfst erkennen, dafs die Veränderung ledig-

lich nach dem Typus 3 vor sich geht, d. h. die Anlage der Blätter des dorsiventralen Sprosses geschieht bereits am Vegetationspunkt in anderer Weise wie beim radiären Sprofs. Bei allen Commelinaceen, die ich untersuchte, habe ich die gleichen Verhältnisse beobachten können. Wenn äufsere Faktoren die Stellungsveränderung der Blätter bedingt hätten, müfste offenbar am Vegetationspunkt noch eine Spur der ursprünglichen Anordnung zu bemerken sein. Es war jedoch in keinem Falle auch nur eine Andeutung ursprünglich radiärer Anordnung am Sprofsgipfel der dorsiventralen Zweige bemerkbar. Es schien aussichtsvoll, den Vegetationspunkt durch irgend einen experimentellen Eingriff zu beeinflussen, und ich wählte zu den im folgenden zu besprechenden Experimenten Cyanotis cristata und C. Kewensis aus.

Im Oktober 1902 schnitt ich von beiden Pflanzen den Vegetationspunkt des radiären Hauptsprosses in der Weise ab, dafs der oberste achselständige Seitensprofs Gelegenheit hatte, sich in die Richtung des Hauptsprosses einzustellen und damit, wie ich hoffte, auch unter gleiche Wachstumsbedingungen gelangte.

Dafs hierbei kein ähnliches Resultat zu verzeichnen war, wie es Goebel (2) mit einem jungen Phyllanthus lathyroides erhielt oder wie es bei manchen Coniferen leicht zu beobachten ist, darf uns nicht wundernehmen, wenn wir, wie oben schon erörtert, voraussetzen, dafs wir es in diesen Fällen mit dorsiventralen Sprofsachsen zu tun haben, die nur eine durch äufsere Faktoren bewirkte Modifikation radiärer Sprosse sind, während im Falle Cyanotis auf keine Weise eine derartige Beziehung sich konstatieren läfst. Das Experiment wurde zu wiederholten Malen angestellt. Niemals aber ist es mir gelungen, die dorsiventralen Sprosse in radiäre zu verwandeln, trotzdem ich stets beobachten konnte, dafs sie sich aufrichteten und in die Richtung des Hauptsprosses sich einstellten. Cyanotis cristata und Kewensis verhielten sich hierbei vollständig gleich.

Bei einer zweiten, anderen Versuchsanstellung band ich einen der kräftigsten Seitensprosse senkrecht auf und entfernte alle Seitensprosse zweiter Ordnung, um auf diese Weise dem Vegetationspunkte desselben möglichst alle Nahrung zuzuführen. Trotz längerer Dauer (4—5 Wochen) der Versuchsanstellung, wobei die Pflanzen zum Teil im Gewächshaus sich befanden, während andere im Laboratorium auf dem Klinostaten gehalten wurden, um eine möglicht gleichmäfsige Beleuchtung zu erzielen, war in keinem der Fälle irgend eine Veränderung in der Blattstellung wahrzunehmen.

Doch war dabei zu beobachten, dafs die ursprünglich asymmetrische Blattgestalt der dorsiventralen Sprosse symmetrisch wurde, eine Tatsache, welche an anderer Stelle Erörterung finden möge.

Ein dritter Versuch, ähnlich dem obigen, ergab zuerst wenig befriedigende Resultate. Eine ganze Anzahl von Seitensprossen von C. Kewensis wurden etwa in 5 cm Entfernung vom Vegetationspunkt abgeschnitten, in guten, kräftigen Boden eingetopft und in feuchter Atmosphäre unter Glas gezogen. Leider, vielleicht auch glücklicherweise, zeigten die Kulturen schon nach wenigen Tagen (5—6) Blütenansätze und sie schienen für meine Zwecke wertlos, doch liefs ich sie, weniger aus Interesse als der Merkwürdigkeit halber, noch stehen. Sie kamen zur Blüte und machten Samen. Fünf

Fig. 5. Cyanotis Kewensis. Dorsiventraler blühender Steckling mit einem radiären Seitensprofs links.

oder sechs Wochen später, als ich dieselben zufällig wieder betrachtete, fiel mir ein radiärer Sprofs auf, welcher sich auf einer der Topfkulturen eingefunden hatte. Ich dachte zunächst, dafs ein Same ausgekeimt sei (es sind ja die Keimpflanzen radiär gebaut). Nähere Untersuchung aber zeigte, dafs der radiäre Sprofs als Seitenzweig an einem dorsiventralen sich gebildet hatte (Fig. 5). Es gibt drei Möglichkeiten der Erklärung für diese aufsergewöhnliche Umkehrung des üblichen Verhältnisses (dafs nämlich die dorsiventralen ihre Entstehung aus radiärer nehmen). Es mag dieselbe eine Folge sein des Wechsels von Boden und Atmosphäre, es kann dieselbe bedingt sein dadurch, dafs sich die Sprosse in blühbarem Zustande befanden, oder es konnte schliefslich bei der geringen Anzahl des Auftretens eine

völlig abnormale Erscheinung sein. Der Gedanke an letztere Möglichkeit aber konnte bald aufgegeben werden, als sich die Fälle derartiger Bildung mehrten. Schon nach ein paar Tagen zeigten sich weitere radiäre Sprosse als Seitensprosse der dorsiventralen eingepflanzten Zweige. In gleicher Zeit waren auf drei weiteren Kulturen eine Anzahl geteilter Blätter zu bemerken in der Blütenregion. Manche derselben waren bis zur Basis geteilt. An allen übrigen Kulturen waren lediglich dorsiventrale Sprosse zur Ausbildung gekommen. Dieser Befund der geteilten Blätter brachte mir keine Überraschung, weil ich schon früher vermutet hatte, dafs beim Übergang von der radiären Anordnung zur dorsiventralen eine Verwachsung stattfinden werde, während beim Übergang vom dorsiventralen zum radiären Bau eine Teilung eintreten müsse. Die drei Kulturen mit geteilten Blättern wurden nun unter den günstigsten Wachstumsbedingungen gezogen, und ich hoffte, dafs es mir gelingen würde aus den Rosetten mit geteilten Blättern völlig radiäre Sprosse zu erhalten. Dies aber war nicht der Fall. Eine von den Kulturen, welche besonders kräftig war, brachte vier Seitensprosse hervor, von denen drei radiär waren, einer aber dorsiventralen Bau zeigte. Drei der Seitensprosse nahmen ihren Ursprung aus Knoten in der Nähe des Vegetationspunktes, einer aber entsprang einem unterirdischen Knoten. Der dorsiventral gebaute Sprofs war von den drei oberirdischen der oberste und dem Vegetationspunkte nächste. Von den beiden übrigen Pflanzen brachte eine aus unterirdischen Knoten einen radiären Sprofs hervor, während die andere nach Bildung zahlreicher geteilter Blätter zugrunde ging. Bei C. cristata erhielt ich unter denselben Versuchsbedingungen ganz ähnliche Resultate. Es ist nötig zu bemerken, dafs die Kulturen von Cyanotis cristata in derselben Erdmischung eingepflanzt wurden, wie die Stammpflanze, so dafs also die Beeinflussung durch besondere Ernährungsverhältnisse ausgeschaltet war. Jeder Zweifel über die in diesem Falle die Dorsiventralität und den radiären Aufbau bewirkenden Faktoren wird durch die folgenden Beobachtungen ausgeschlossen.

Es werden im Münchener botanischen Garten jährlich zwei Töpfe von 25 cm Durchmesser mit Stecklingen von C. Kewensis gezogen. Die Stecklinge waren vom Gärtner den Mutterpflanzen zu verschiedenen Zeitpunkten entnommen, einmal als die Pflanzen in blühbarem Zustande sich befanden, und die anderen sechs Wochen später. Jeder Topf war mit sicher 30 Stecklingen besetzt, und in beiden Töpfen befanden sich diese unter gleichen Ernährungs- und anderen Be-

dingungen. Bei Betrachtung der Stecklingspflanzen im Herbste des Jahres ergab sich, dafs lediglich auf jenem Topfe, dessen Stecklinge von blühbaren Pflanzen geschnitten waren, radiäre Sprosse (ca. 7) sich entwickelt hatten, während solche auf dem anderen Topfe mit Stecklingen von Pflanzen im nichtblühbaren Zustande vollständig fehlten. Wenngleich der Prozentsatz an radiären Sprossen ein verhältnismäfsig geringer war, so ist doch der Unterschied zwischen den beiden Töpfen so deutlich gewesen, dafs der Schlufs nicht unberechtigt ist, dafs die Blütezeit von Cyanotis für die Bildung radiärer Sprosse auf dorsiventralen besonders günstig ist.

Wenn auch die eben beschriebenen Beobachtungen nicht genügen um das Zustandekommen von radiären in dorsiventralen Sprossen hinreichend zu erklären, so wird es doch vorteilhaft sein, sie mit anderen ähnlichen Beobachtungen an weiteren Pflanzen zu vergleichen, um dann später noch weitere Beobachtungen an Commelinaceen hinzuzufügen. Aus der Summe aller dieser Beobachtungen dürfte dann vielleicht ein Schlufs sich ziehen lassen darüber, welche Faktoren dorsiventralen und radiären Bau bedingen. Ich habe schon früher die auch von anderer Seite vorgebrachte Vermutung ausgesprochen, dafs zwischen Wachstum und Reproduktion ein gewisser Antagonismus besteht, während hier das Experiment gerade ein widersprechendes Resultat ergibt, indem an den im Reproduktionszustande befindlichen Zweigen das Wachstum gefördert ist und daselbst radiäre Sprosse, die normalerweise nur an Stellen kräftigster Ernährung entstehen, sich bilden. Obiger Vermutung entsprechend liefse sich erwarten, dafs entweder die Bildung von Seitensprossen ganz unterbleibt oder die entstandenen Sprosse dorsiventralen Bau zeigen würden. In der Tat findet man diese Bildung an unverletzten Pflanzen nicht vor. Sie tritt, soweit ich beobachtet habe, nur ein an abgeschnittenen und in frischem Boden wieder eingesetzten Zweigen.

Die Bedeutung dieses Eingriffs läfst sich schwer ermessen, weil wir über die Wachstumsverhältniste blühbarer Stecklinge zu wenig Erfahrung haben. Es lassen sich die von mir gemachten Beobachtungen am ehesten vergleichen mit jenen, welche Goebel beschrieben hat unter dem Titel: „Künstliche Hervorrufung von Jugendformen an Pflanzen“. In dieser Arbeit zeigt Goebel, dafs die Pflanze auf manche künstliche äufsere Eingriffe mit Änderung der Organgestaltung antwortet. Es sei hier nur an die Jugendformen von Cypressen erinnert. Bei C. Kewensis ist die radiäre Form die Jugendform, und sei es nun, dafs das Auftreten von radiären Sprossen an dorsiventralen

das Resultat der Verpflanzung unter besonders günstigen Verhältnissen ist, oder nur eine Folge des blühbaren Zustandes der Zweige, jedenfalls mufs in ihm eine Rückkehr zur Jugendform erblickt werden.

Die interessanten Resultate der zufällig gemachten Beobachtung dürfen unsere Aufmerksamkeit jedoch nicht ablenken von der wirklichen Aufgabe, welche wir uns gestellt, nämlich der direkten Umwandlung eines dorsiventralen Sprosses in einen radiären. Ich hoffte, dafs jüngere Pflanzen eine gröfsere Plastizität zeigen würden, und wandte deshalb folgende Methode an:

Im April 1903 säte ich in Zeitintervallen von 2—3 Tagen Samen von C. cristata aus und erhielt in kurzer Zeit eine gröfsere Zahl von radiären Keimpflanzen verschiedenen Alters.

Die Vegetationspunkte einiger derselben wurden schon nach Bildung des ersten sichtbaren Knotens weggeschnitten. In anderen Fällen liefs ich die Pflanzen gröfser werden, so dafs mehrere sichtbare Knoten zur Entwicklung kamen. Es wurden z. B. drei Knoten stehen gelassen, so dafs also der Seitensprofs des dritten Knotens von unten gerechnet die Möglichkeit hatte, sich in die Richtung des Hauptsprosses einzustellen. Wieder in anderen Fällen wurde der Vegetationspunkt erst über dem vierten oder fünften Knoten entfernt. Der Zweck dieser Manipulation war, die Periode stärksten Wachstums zu ermitteln. Eine weitere Partie der so behandelten Pflanzen wurde auf den Klinostaten gebracht, um den eventuellen Einfluſs ungleich starker Beleuchtung auszuschalten. Trotzdem ich die Pflanzen mehrere Wochen in Kultur hatte, war irgend ein Übergang vom dorsiventralen zum radiären Bau bei den sich entwickelnden Seitensprossen nicht zu beobachten, obgleich sie sich aufrichteten und in die Stellung des Hauptsprosses einrückten. Nach diesen Versuchen erscheint es aussichtslos, bei Cyanotis einen dorsiventralen Seitensprofs in einen radiären direkt umzuwandeln, obgleich wir beide Sprofsarten auseinander sich entwickeln sehen.

Das Glück fügte es, dafs Prof. Goebel gerade in diesem Zeitpunkte einen radiären jungen Sprofs von C. Somalensis brachte, welcher nach mehrwöchentlicher Kultur drei Seitensprosse hervorbrachte, welche sämtlich sehr bald eine Tendenz zu radiärem Bau beobachten liefsen. Es traten noch zwei weitere Seitensprosse auf, bei denen aber diese Erscheinung nicht mehr zutage trat, und es schien, als ob dies mit einer allmählichen Verringerung der Nährstoffe im Zusammenhang stehe. Es wurden deshalb die ersten drei Seitensprosse abgeschnitten und in neuen Boden gebracht.

Der weitere Entwicklungsgang sämtlicher Seitensprosse gestaltete sich sehr interessant. Von den dreien, welche Tendenz zum radiären Bau gezeigt hatten, behielten zwei diese Wuchsform bei, während der dritte eine etwas abweichende Entwicklung zeigte (Fig. 6). Es war nämlich hierbei das achte Blatt, das zur Ausbildung kam, von aufsergewöhnlicher Breite und war aufserdem deutlich asymmetrisch. Ich hatte den Eindruck, als ob diese Verbreiterung und Asymmetrie mit einer Verwachsung zweier in kurzer Aufeinanderfolge am Vegetationspunkt entstandener Blätter sich erklären liefse.

Fig. 6. Cyanotis somalensis. Abnormales Blatt (Verwachsung zweier Blätter).

Fig. 7. Cyanotis somalensis. Dorsiventraler Seitensprofs, durch Zucht auf dem Klinostaten radiär geworden.

Ich wünschte mich zu vergewissern, ob nicht der Gedanke, der sich mir bei Beobachtung der geteilten Blätter von C. Kewensis und cristata aufgedrängt hatte, durch diesen neuen Fund zur Wirklichkeit werde. Es konnte ja kein Zweifel mehr bleiben über die Ursache der Dorsiventralität, wenn das nächstentstehende Blatt wiederum asymmetrische Ausbildung zeigte und seine Stellung eine derartige war, dafs der Sprofs dadurch dorsiventral wurde.

Allein diese Hoffnung erfüllte sich nicht, sondern das nächste neunte Blatt entstand direkt über dem vorhergegangenen und war symmetrisch. Der Sprofs behielt den radiären Bau bei.

Mit den beiden von Anfang an dorsiventralen Seitensprossen der ursprünglichen Pflanze wurden bessere ausschlaggebende Resultate erzielt.

Einer derselben wurde auf der Stammpflanze gelassen, der andere abgeschnitten, in frischen Boden eingesetzt und, nachdem er sich bewurzelt, auf den Klinostaten gebracht. Von diesem Zeitpunkt an erschienen an diesem Sprofs die Blätter in radiärer Anordnung (Fig. 7).

Der auf der Pflanze verbliebene Sprofs behielt einige Zeit noch seinen dorsiventralen Bau bei, änderte denselben aber nach Verlauf mehrerer Wochen in den radiären Bau um. Dabei richtete sich der Stengel auf, wobei noch die Frage unentschieden blieb, ob der radiäre Bau Bedingung oder Ursache für die Aufrichtung gewesen ist.

Schon die Tatsache, dafs die drei ältesten Sprosse von Anfang an radiär waren, obgleich sie keine aufgerichtete Stellung annahmen, hätte genügt mich zu überzeugen, dafs die Aufrichtung nicht die Ursache sein konnte.

Ferner läfst sich leicht beobachten, dafs, wenn die Pflanze das Bestreben hat (wenn der Ausdruck erlaubt ist), eine gröfsere Anzahl von Blättern zu bilden, die Internodien bei dorsiventralen Sprossen viel länger sind wie beim radiären Bau. Man kann dies in der Weise erklären, dafs die Reduktion der Internodiengröfse bedingt wird durch die Vergröfserung der Blattzahl oder dafs sie Veranlassung ist für die Stellungsänderung der Blätter. Jedenfalls besteht zwischen beiden eine Beziehung, welche an anderer Stelle genauere Erörterung finden soll.

Folgendes aber mufs gleich hier hervorgehoben werden:

1. ohne jeden künstlichen Eingriff sind an Commelinaceen Änderungen der Wuchsformen zu beobachten vom dorsiventralen Bau zum radiären, was wir sonst, soweit mir bekannt, nur durch künstliche Eingriffe zu erzielen imstande sind;
2. dafs auf derselben Pflanze Sprosse sich finden, die von Anfang an radiär, andere, die von Anfang an dorsiventral gebaut sind, was zeigt, dafs die Ursache der Veränderung in inneren Umständen der Pflanze zu suchen ist.

II. Dorsiventrale Formen. Es wurde schon früher erörtert, dafs bei den Gattungen Cyanotis und Callisia der radiäre Hauptsprofs in einigen Fällen sehr reduziert wird und keine Blüten hervorbringt, weil die Seitensprosse, die dorsiventral sind, sich ungewöhnlich stark entwickelt haben. In diesen Fällen ist der Haupt-

sprofs ein rudimentäres, lediglich von früheren Formen ererbtes Organ geworden, welches seine Funktion aufgegeben hat. In der Gruppe der Commelinaceen ist dieser Reduktionsprozefs noch weiter vorgeschritten, so dafs wir eine ganze Anzahl von Arten finden, wo ein radiärer Sprofs überhaupt nicht mehr zur Ausbildung kommt (Fig. 8). Manche derselben sind kriechende Formen, welche sich

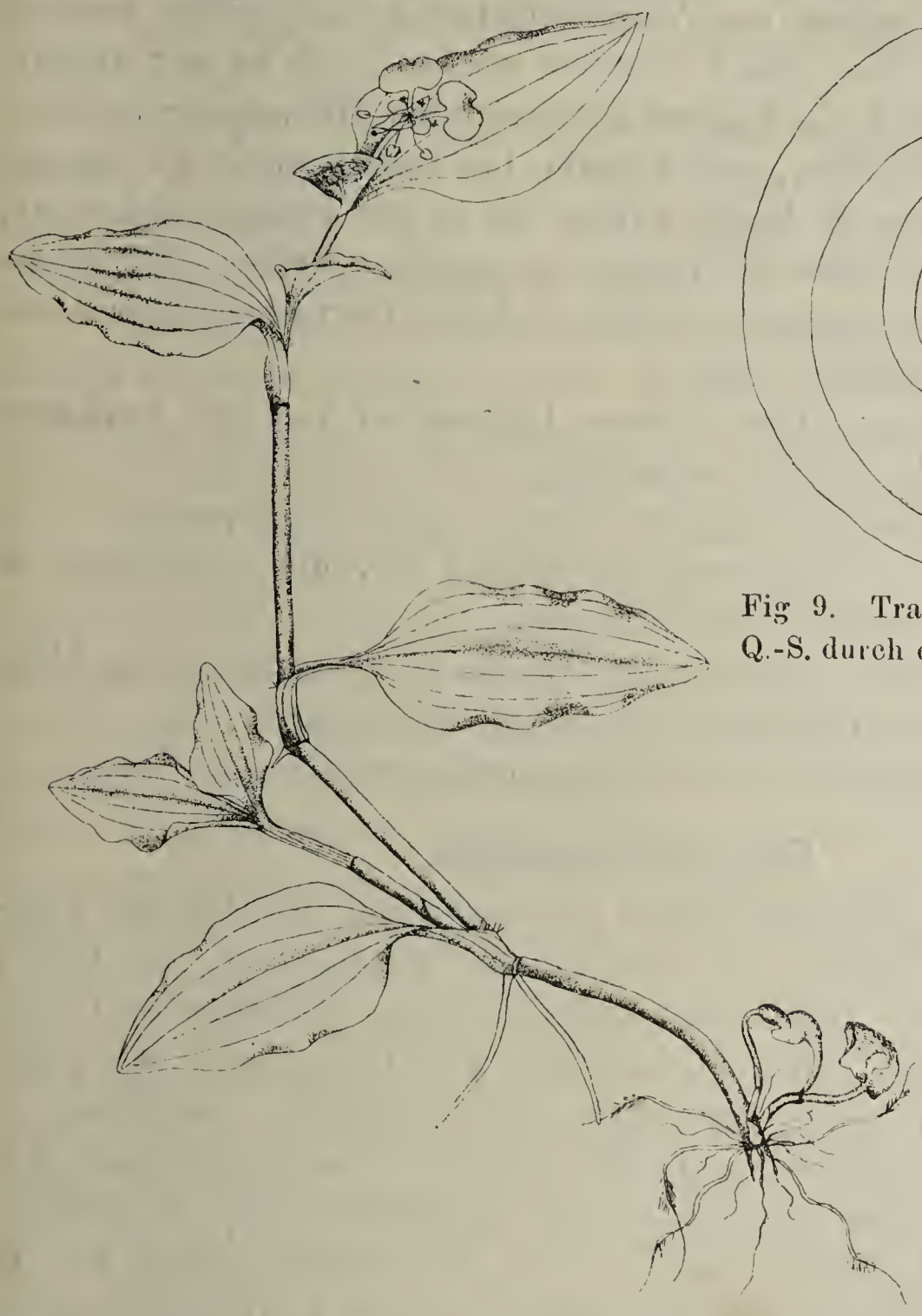


Fig. 8. Commelina bengalensis. Dorsiventral gebaute Pflanze mit hypogäischen Blüten.

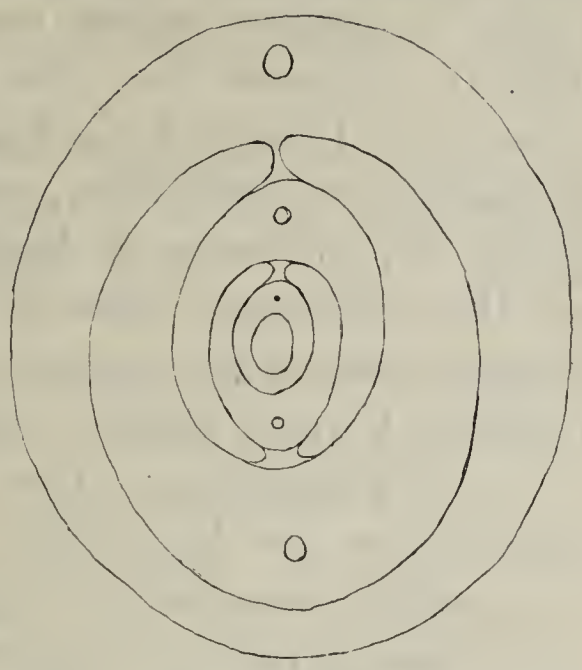


Fig 9. Tradescantia navicularis. Q.-S. durch den Vegetationspunkt.

jedoch unter Umständen aufrichten können. In solchen kriechenden Formen ist die Dorsiventralität sehr deutlich ausgeprägt und es ist mit derselben stets auch eine asymmetrische Gestaltung der Blätter verbunden, was jedoch später zu besprechen ist. Bei den aufgerichteten Formen, wie Tradescantia virginica, finden wir bilaterale

Sprosse mit zweizeiligen Blättern. Wir können uns diese Anordnung leicht entstanden denken durch Annahme einer Drehung, welche die ursprünglich in einem Winkel von 120° an dem im dorsiventralen Sprofs sitzenden Blätter ausgeführt haben. Während bei Tradescantia virginica die Blattanordnung niemals völlig zweizeilig wird, wobei ja die Divergenz 180° betragen müfste, wird diese Stellung bei Tradescantia navicularis schon am Vegetationspunkt fast völlig erreicht (Fig. 9). Es mufs hier gleich erwähnt werden, dafs es mir niemals gelang, den Übergang einer dieser dorsiventralen Formen zur radiären Ausbildung zu beobachen, selbst nicht bei Keimlingen. Es scheint gerade so, als wenn in diesen Fällen die in der Pflanze wirkenden, auf Hervorbringung radiärer Formen abzielenden Kräfte völlig überwunden seien durch andere, welche auf die Hervorbringung dorsiventraler Formen gerichtet sind.

Bei Betrachtung dieser Formen können wir vier gut markierte Stufenfolgen der Ausbildung erkennen:

1. radiäre unveränderte Sprosse (Haupt- oder Seitensprosse);
2. dorsiventrale Seitensprosse von Anfang an, die aber leicht in radiäre verwandelt werden können;
3. dorsiventrale Seitensprosse, die nur zu gewissen Zeiten (im blühbaren Zustand) in radiäre sich überführen lassen;
4. dorsiventrale Sprosse, die unveränderlich sind.

Reproduktionsorgane.

Der gleichen Mannigfaltigkeit der Ausbildung wie bei den Vegetationsorganen begegnen wir auch bei der Betrachtung von Blüten und Inflorescenzen. Den besten Beleg für diese bedeutenden Unterschiede gibt uns ein Vergleich der Blüte von Tradescantia mit jener von Cochliostema. Ende des Jahres 1868 ungefähr, erschienen in den gröfseren botanischen und gärtnerischen Zeitungen[1]) lange Abhandlungen über eine auf der Pariser Ausstellung neu eingeführte merkwürdige und schöne Pflanze. Der Beschreibung nach war es ein Epiphyt aus Ecuador, dessen Blüten eine so merkwürdige Ausbildung besafsen, dafs Botaniker lange im Zweifel waren, an welcher Stelle des Systems die Pflanze unterzubringen sei. Nach der einen Beschreibung sollte die Pflanze neun, nach anderer sechs und nach wieder anderer gar nur drei Staubblätter enthalten. Eine Einsicht in die Entwicklungsgeschichte der Blüte veranlafste Lemaire und Masters, die Pflanze bei den Commelinaceen unterzubringen.

1) „Wochenschrift“, „Gardeners Chronicle“, „Revue Horticole“ usw.

Um mich mit den Blütenverhältnissen vertraut zu machen, begann ich damit die Entwicklungsgeschichte der Inflorescenz und Einzelblüten der Commelinaceen im allgemeinen und von Cochliostema im besonderen zu studieren.

Inflorescenzen.

Wie bei den Vegetationsorganen, so läfst sich auch bezüglich der Reproduktionsorgane erkennen, dafs die ursprünglichen Formen radiär gebaut gewesen sind.

Am besten wird dies dadurch illustriert, dafs wir häufig mit radiärer Ausbildung der vegetativen Organe auch einen radiären Bau der Inflorescenzen Hand in Hand gehen sehen, so bei Palisota, Dichorisandra, Cochliostema und anderen.

Die Zahl, der die Inflorescenzen zusammensetzenden Teilinflorescenzen schwankt zwischen weiten Grenzen. Während z. B. Palisota, Aneilema, Polyspatha oft deren 30—40 zeigen, begegnen wir bei der Gattung Commelina wie Tradescantia selten mehr als zweien. Es gibt sich in dieser Tatsache die Tendenz zu einer Reduktion der Teilinflorescenzen kund, und es springt dies noch deutlicher ins Auge, wenn wir uns vergegenwärtigen, dafs von den 26 Genera der Commelinaceen (Clarkes) 22 zu jenen gehören, bei denen wir, mit nur wenigen Ausnahmen, nur eine geringe Zahl von Teilinflorescenz antreffen. Bei den Tradescantiaarten ist das Vorhandensein von nur zwei Teilinflorescenzen ein so konstantes Verhältnis, dafs es als Gattungsmerkmal verwertbar ist. Es sind hier auch die Knoten, aus denen dieselben ihren Ursprung nehmen, so nahe an einander gerückt, dafs ein Internodium kaum mehr zu bemerken ist. Die Tragblätter sind sehr stark entwickelt und werden durch die Stauchung des Internodiums so ineinander eingeschachtelt, dafs sie zusammen eine tassenförmige Umhüllung für die beiden Inflorescenzen bilden (Fig. 10), welche es erlaubt, eine Menge von Wasser aufzufangen. Auf kräftig ernährten Sprossen von Tradescantia virginica traf ich ab und zu auch drei Teilinflorescenzen an und es ist besonders interessant, dafs diese dritte Inflorescenz sich zu den beiden normaler Weise angelegten immer so einstellt, dafs die Anordnung der drei eine fast radiäre wird.

Bemerkenswert scheint mir die Tatsache, dafs wir in der Gattung Commelina gewöhnlich nur einer einzigen Inflorescenz begegnen. Es machen von dieser Regel nur wenige eine Ausnahme, z. B. Commelina robusta mit sechs oder sieben Inflorescenzen, sie bilden dadurch gewissermafsen einen Übergang zu der Gattung Polyspatha.

Diese einzige Inflorescenz der Commelinaceen zeigt nun aber eine eigentümliche Erscheinung. Wir sehen in dem einen oder anderen Entwicklungsstadium eine Verzweigung eintreten, die jedoch deshalb auffällt, weil der Seitenzweig nicht durch ein Tragblatt gestützt wird und weil der Seitenzweig scheinbar wie ein Adventivsprofs unterhalb der Blütenregion der ursprünglichen Inflorescenz entspringt. Manchmal sind die beiden Äste der Verzweigung gleich stark entwickelt und dann sehen wir meist die Blüten des oberen Hauptzweiges männliche Blüten tragen, während jene des Seitentriebes herma-

Fig. 10. Rhoeo discolor. Inflorescenz mit tassenförmiger Umhüllung.

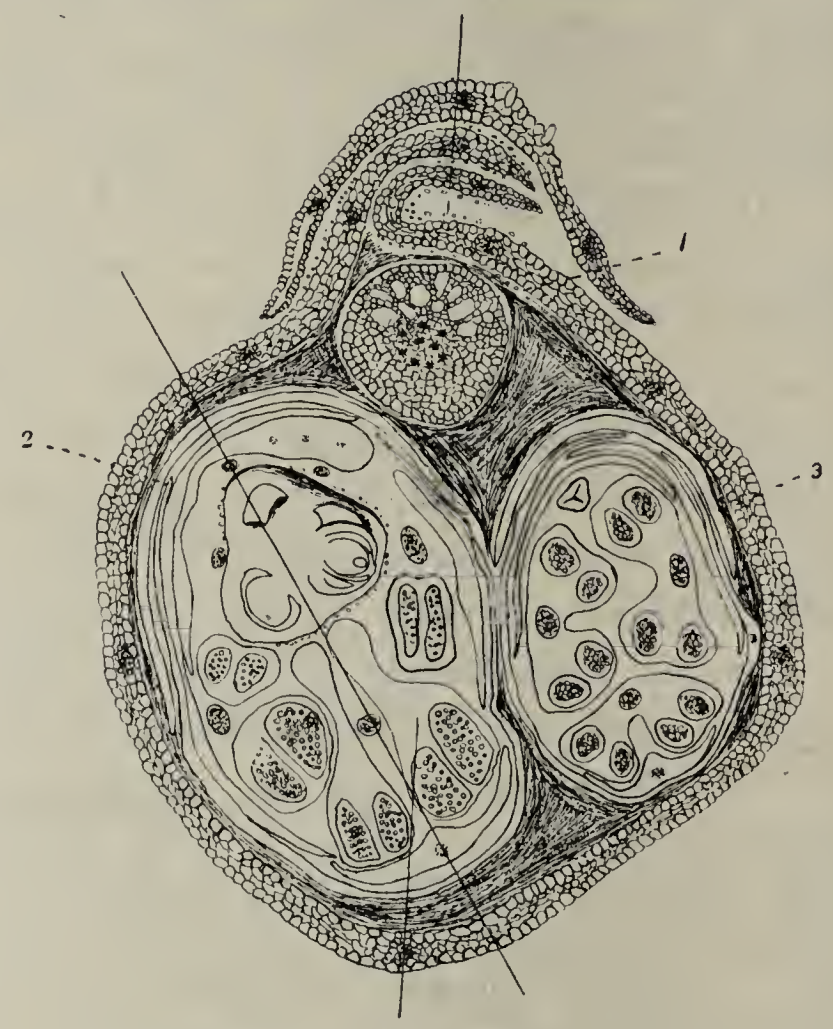


Fig. 11. Commelina bengalensis. Q.-S. der Inflorescenz zeigt eingeschlossen in Schleimmassen: 1. den Q.-S. des Blütenstiels mit zahlreichen Intercellularräumen, 2. die exzentrische Lage des Fruchtknotens, 3. die drei Staubblätter einer an der Spitze getroffenen dritten Blüte.

phrodite Blüten hervorbringen. Die Blütezeit ist eine verschiedene, insofern als die männlichen gewöhnlich verblüht sind, wenn gerade die hermaphroditen sich öffnen. Bei einigen Commelinaarten trägt der obere Teil der Inflorescenz nur Blüten, bei anderen werden auch diese weniger wohl angelegt, aber nicht mehr zur Entwicklung gebracht und schliefslich wird der obere Teil völlig reduziert, während zugleich auch der unterhalb der Verzweigungsstelle befindliche Teil der Hauptinflorescenzachse schwindet und der Seiten-

zweig besonders kräftig entwickelt wird. Wie bei Tradescantia aus den beiden Tragblättern eine schüsselförmige Umhüllung gebildet wird, so formt sich bei Commelina das vorhandene Hochblatt durch Einschlagen der Blattränder oder durch Verwachsung derselben zu einer Hülle um, welche neben einer Menge Wasser auch viel Schleim enthält. (Fig. 11.)

Über die Entstehung dieses Schleimes finden sich verschiedene Angaben in der Literatur vor, von welchen nur jene von Breitenbach erwähnt sei, der im Kosmos 1885 die oben beschriebene rudimentäre Inflorescenz beschreibt und sie als das jene Schleimabsonderung bewerkstelligende Organ deutet. Es wird jedoch dieser Schleim abgesondert von Drüsenhaaren, welche die Innenseite der Tragblätter sowie Kelchblattes und vor allem den Fruchtknoten der Blüte in grofser Menge bedecken.

Anordnung der Blüten.

Der Blütenstand der Commelinaceen ist, ähnlich dem der Borragineen und Hydrophyllaceen, dorsiventral gebaut und zeigt eine Einrollung. Solche Blütenstände sind nach Goebels Ansicht abzuleiten von Wickeln und nachdem ich von einer ganzen Reihe solcher Inflorescenz die Entwicklungsgeschichte verfolgt habe, kann ich nicht umhin mich dieser Ansicht anzuschliessen.

Das, was uns hauptsächlich interessiert, ist die Tatsache, dafs sie dorsiventralen Bau zeigen. Die Blüten stehen in zwei alternierenden Reihen auf der Oberseite und die Tragblätter befinden sich, wenn sie zur Ausbildung kommen, auf den Flanken.

Die in der Jugend ganz eingekrümmte Achse richtet sich allmählich auf in der Weise, dafs immer an der Stelle stärkster Krümmung eine entfaltete Blüte sich befindet. In dieser Stellung befindet sie sich zugleich in der Richtung der Hauptachse der Inflorescenz. Aber gleich nach der Befruchtung biegt sie aus dieser Stellung in eine zu ihrer ursprünglichen Lage entgegengesetzte um. An manchen der echten Commelinaceen ist diese Tatsache sehr leicht zu verfolgen. In C. bengalensis z. B. ist die Inflorescenzachse so gekrümmt, dafs die Blütenknospen in den innerhalb der Bracteen befindlichen Schleim eintauchen, die befruchtungsfähigen Blüten ragen gerade aus diesen Schleim hervor, biegen dann über, so dafs die jungen Früchte wiederum in den Schleim auf der andern Seite der Achse eintauchen.

Blüte.

Die Blüten der primitiven Commelinaceen bauen sich, wie die der meisten Monocotyledonen, aus fünf dreizähligen Organkreisen auf, eine radiäre Anordnung, welche eine symmetrische Zerlegung durch drei Ebenen gestattet. Die meisten Arten der Gattungen Pollia, Forrestia, Tradescantia, Cyanotis und anderer kleinerer, weniger wichtiger Gattungen zeigen diese radiäre Ausbildung in gröfster Vollkommenheit. Einige wenige machen jedoch eine Ausnahme, insofern in ihnen sich die Tendenz bemerkbar macht zu einer Reduktion im Androeceum, welche stets jene drei Staubblätter betrifft, die nach der Aufsenseite der im Zickzack angelegten Inflorescenz gewendet sind (wie weiter unten noch genauer auseinander gesetzt werden wird).

Weiter vorgeschritten ist die Reduktion bereits bei Tinantia. Bei Tinantia fugax z. B. sind in den drei von der Reduktion betroffenen Staubblättern die Pollensäcke nur schlecht ausgebildet und bringen nur wenige und kleinere Pollenkörner hervor. (Müller, Kosmos 12.) Die Filamente derselben sind mit Haaren dicht besetzt, während die der gewöhnlichen Staubblätter kahl sind.

Diese Rückbildung in der Hälfte der Staubblätter ist auch für die gröfsere Gattung Commelina ein konstantes Merkmal und führt hier häufig zu einem vollständigen Schwinden der Pollensäcke. Dagegen finden wir an jedem der rudimentären Staubblätter vier flügelartige Auswüchse, welche hochgelb gefärbt sind und mit den violetten oder blauen Blumenblättern kontrastierend wohl einen Schauapparat zur Anlockung der Insekten darstellen. Um diese eben skizzierten Verhältnisse dem Leser deutlicher noch vor Augen zu führen, kann ich nichts besseres tun als auf die diagrammatische Darstellung Eichlers von Commelina coelestis zu verweisen, welche auch in Goebels Organographie pag. 112 wiedergegeben ist.

Eine sehr exakte Darstellung der verschiedenen Blütenformen ist in Clarkes Monographie der Commelinaceen gegeben, weshalb ich auf eine weitere detaillierte Beschreibung der fertigen Blüte nicht eingehen will.

Blütenentwicklung.

Auch die Blütenentwicklung hat bereits eine sehr ausführliche Darstellung erfahren durch Schumann. Es geht aus dieser Darstellung hervor, dafs die Reihenfolge des Erscheinens der verschiedenen Glieder der Blüten nicht konstant ist. Einige besonders bemerkenswerte Beobachtungen, die ich machen konnte, sollen jedoch hervorgehoben werden.

Konstant ist die Reihenfolge des Erscheinens der Kelchblätter. Das erste unpaar erscheinende Kelchblatt ist besonders grofs und wohlentwickelt. Dasselbe erscheint immer vom Vegetationspunkt der Inflorescenz abgekehrt. Die beiden paarigen erscheinen auf der dem Vegetationspunkt zugekehrten Seite, und zwar treten sie nacheinander auf und das zuletzt erscheinende ist das dem Vegetationspunkt am meisten genäherte. Es ergibt sich bei Vergleichung des Vegetationspunktes (Fig. 12) und des Diagramms von Eichler ein kleiner Unterschied, insofern als in Eichlers Diagramm die Blüten zu sehr gedreht erscheinen. Auch die Erscheinungsfolge der Kronblätter ist eine konstante. Dieselben sind in der Mehrzahl der Fälle nicht verwachsen. Einige Fälle aber mit nur wenigen Ausnahmen finden wir besonders in den Gattungen Cyanotis, Zebrina und Weldenia, wo dieselben am Grunde miteinander verwachsen sind.

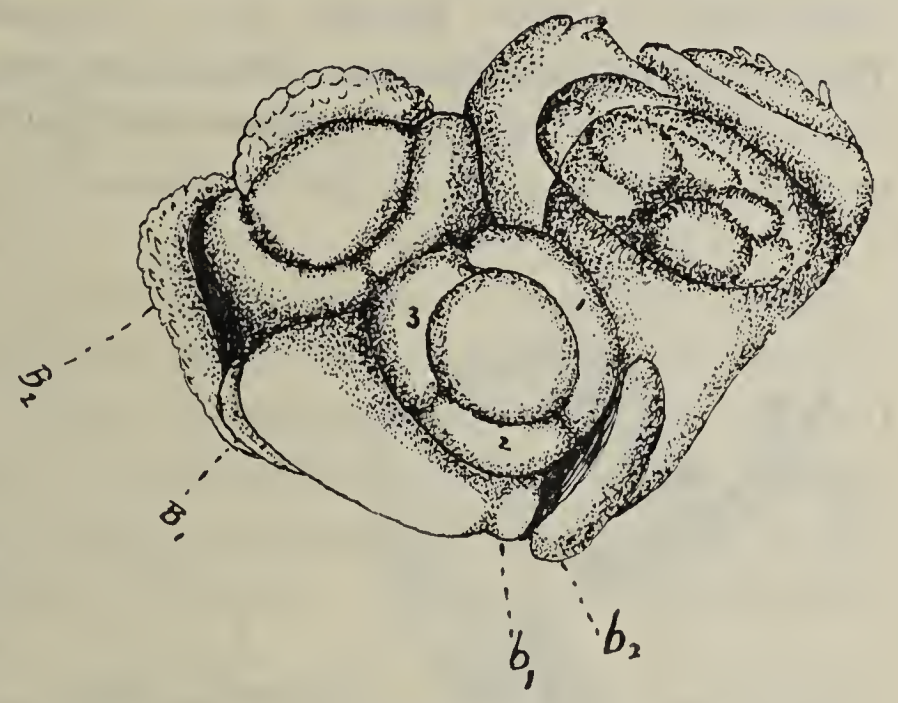


Fig. 12. Tinantia fugax. b_1, b_2, B_1, B_2 Deckblätter der Blüten. In der jüngsten Blüte sind die Kelchblätter nach d. Reihenfolge ihres Auftretens beziffert.

Gewöhnlich sind die Kronblätter gleich gestaltet, bei einigen Commelinaarten jedoch findet sich eine starke Reduktion des unpaaren Kronblattes. Wie nach dem schon Vorausgeschickten zu erwarten, finden wir beim Androeceum bezüglich der Reihenfolge des Erscheinens und definitiven Ausbildung die gröfsten Unterschiede.

Manchmal erscheint der äufsere Kreis zuerst entwickelt, dann der innere, in anderen Fällen ist es umgekehrt.

Was die Ausbildung der Staubblätter betrifft, so wird bei Tinantia eine Differenz in derselben erst auf einem spätern Stadium der Entwicklung bemerkbar. Bei Commelina beginnt die ungleichartige Ausbildung zu Staubblatt und Staminodien schon auf weit früherem Stadium und führt zu weit auffälligeren Resultaten. Die Differenz beruht nicht allein in der Ausbildung von drei Staminodien und drei Staubblättern, sondern es sind auch die Staubblätter selbst ungleichartig ausgebildet. Das mittlere, dem unpaaren Kronblatt vorgelagerte, dem inneren Kreise angehörige Staubblatt ist gewöhnlich

äufserlich schon durch auffallende Gröfse ausgezeichnet und ist offenbar abnormal gebildet. Diese Unterschiede sind schon auf sehr jungen Entwicklungsstadien von Commelina zu bemerken. Jene Glieder des Androeceums, welche zu Staminodien sich ausbilden, bleiben sehr frühzeitig im Wachstum zurück. Von den drei anderen sehen wir

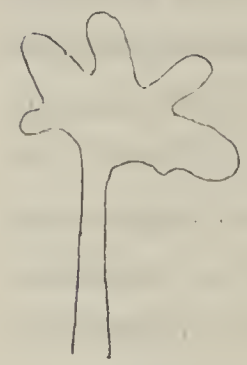


Fig. 13.

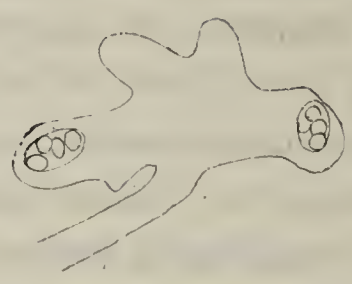


Fig. 14.

Fig. 15.

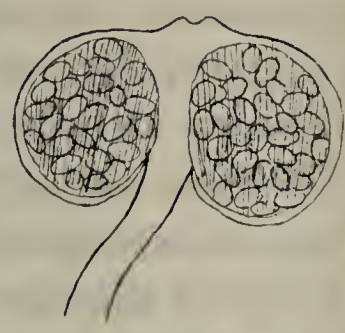


Fig. 16.

Fig. 13, 14 u. 15. Commelina graminiflora. Entwicklungsstadien eines Staminodiums.
Fig. 16. Commelina graminiflora. Staubblatt.

Fig. 17. Commelina coelestis. Staminodium.

Fig. 18. Commelina sellowiana. Staminodium.

Fig. 19. Commelina obliqua. Mittleres abnormales Staubblatt mit eingerollten Pollensäcken.

fast zu gleicher Zeit das mittlere im Wachstum gefördert. Wenn in den Staubblättern bereits die Pollensäcke ausgebildet sind, finden sich in den Staminodien nur ganz schwache Andeutungen derselben und selbst diese fehlen häufig. Die Reste der Pollensäcke machen mit dem verhältnismäfsig breiten Konnektiv in den jungen Stadien den gröfsten Teil der staminodialen Anlage aus. Kurz darauf jedoch sehen wir am Konnektiv bald zwei, bald vier Auswüchse auftreten (wie Fig. 13, 14, 15 und 16 zeigen). Diese vergröfsern sich allmählich, aber bedeutend, während das Wachstum der Pollensäcke frühzeitig

eingestellt wird und diese daher nur als unscheinbare Anhänge am fertigen Staminodium zu sehen sind. Die flügelartigen Auswüchse bilden später mit diesen Resten einen etwa H-förmigen Schauapparat. (Fig. 17 und 18.)

Die in den rudimentären Pollensäcken befindlichen Pollenkörner sind sehr klein und scheinen nicht keimungsfähig. Die flügelförmigen Bildungen sind lediglich Auswüchse des Konnektivs, nicht, wie ich anfänglich vermutete, umgewandelte Pollensäcke, wovon ich mich durch viele Schnitte überzeugen konnte.

Es mufs nun noch einiges über das abnormale Staubblatt der Commelinablüten gesagt werden, welches, wie schon früher erwähnt, auf ganz jungen Stadien im Wachstum als das am meisten geförderte erscheint. In manchen Fällen ist auch an den reifen Stadien der Unterschied sehr auffällig gegenüber den beiden andern fertilen Staubblättern. Der Unterschied liegt oft weniger in der stärkeren Ausbildung des Konnektiv und Filament als in der ungewöhnlich starken Entwicklung der Pollensäcke.

Besonders schön ist diese Tatsache bei Commelina obliqua (Fig. 19) zu bemerken, welche mir Dr. Prain in Kalkutta in liebenswürdiger Weise beschaffte. Die Auswüchse des Konnektivs, welche hier zu beobachten sind, sind den Auswüchsen der Staminodien homolog zu setzen. Die eigentümliche Einrollung der Pollensäcke ist in noch vollkommener Ausbildung bei dem gleich zu besprechenden Cochliostema zu beobachten.

Es läfst sich in Worten schwer ein Bild von der eigenartigen Blüte von Cochliostema entwerfen. Wer aber den Aufbau der Blüte von Commelina sich einmal eingeprägt hat, für den ist es nicht so schwer im Blütenplane von Cochliostema sich zurecht zu finden. Kelch- und Kronblätter zeigen nur wenig Bemerkenswertes. Ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte aber ist es schwer, die Formen, welche uns im Androeceum begegnen, zu deuten, und man versteht es leicht, wie es möglich war, dafs den Systematikern die Unterbringung der Pflanze im System so grofse Schwierigkeiten bereitet hat. Es unterliegt keinem Zweifel, dafs die Bestimmung Lemaires und Masters sehr richtig gewesen ist. Auch die anatomischen Befunde, wie Gestalt der Haare, die charakteristischen Stomata, ferner die Entwicklung des Samens lassen die Zugehörigkeit zu den Commelinaceen als ganz feststehend erscheinen. Schon in sehr frühen Stadien der Entwicklung läfst sich an den Gliedern des Androeceums eine deutliche Differenzierung erkennen. Jene Glieder,

welche den Staubblättern von Commelina homolog sind, sind bedeutend kleiner wie die übrigen, welche den Staminodien entsprechen (Fig. 20). Auch unter ihnen ist das mittlere kleiner wie die beiden seitlichen. Aber nicht nur bezüglich der Stellung besteht zwischen den Staminodien von Commelina und Cochliostema ein Unterschied, auch die Ausbildung selbst ist verschieden. Pollensäcke werden überhaupt nicht mehr angelegt, das Konnektiv fehlt, und infolgedessen fehlen auch die flügelartigen Auswüchse. Nur das Filament ist vorhanden und mit einzelreihigen Haaren, wie sie auch von Tradescantia bekannt sind, dicht besetzt.

Aus gleich zu erwähnenden Gründen ist das mittlere Staminodium schon in jungen Stadien ganz rudimentär ausgebildet und auf

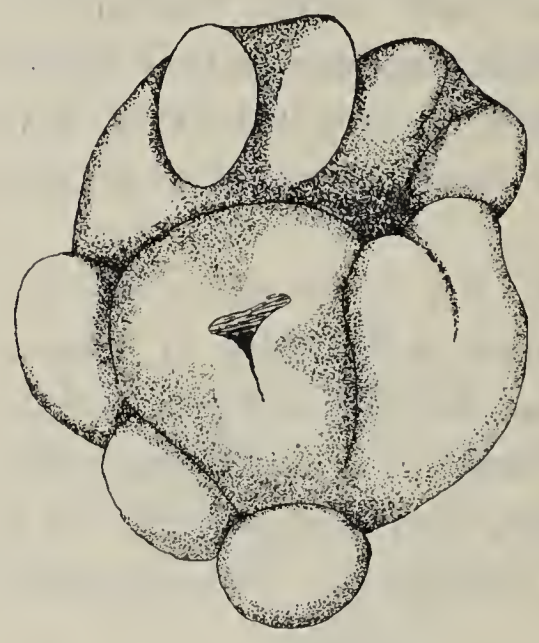


Fig. 20. Cochliostema. Blütenentwicklung, Staubblätter und Staminodienanlage.

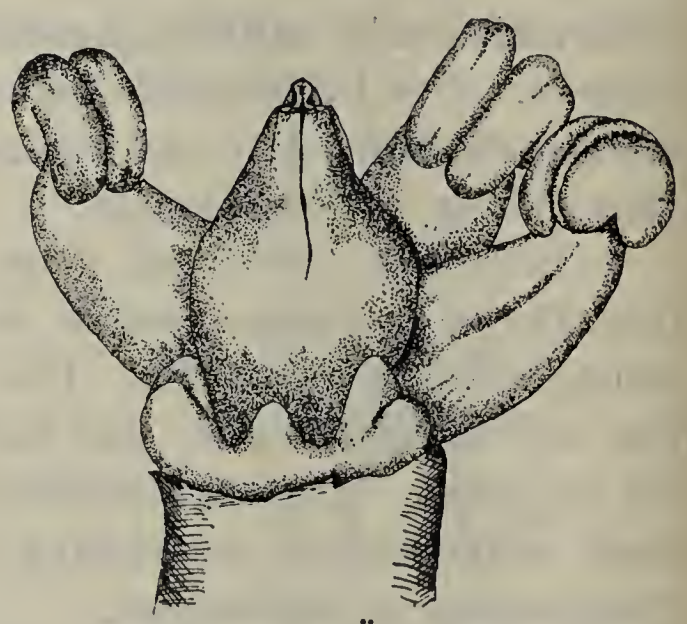
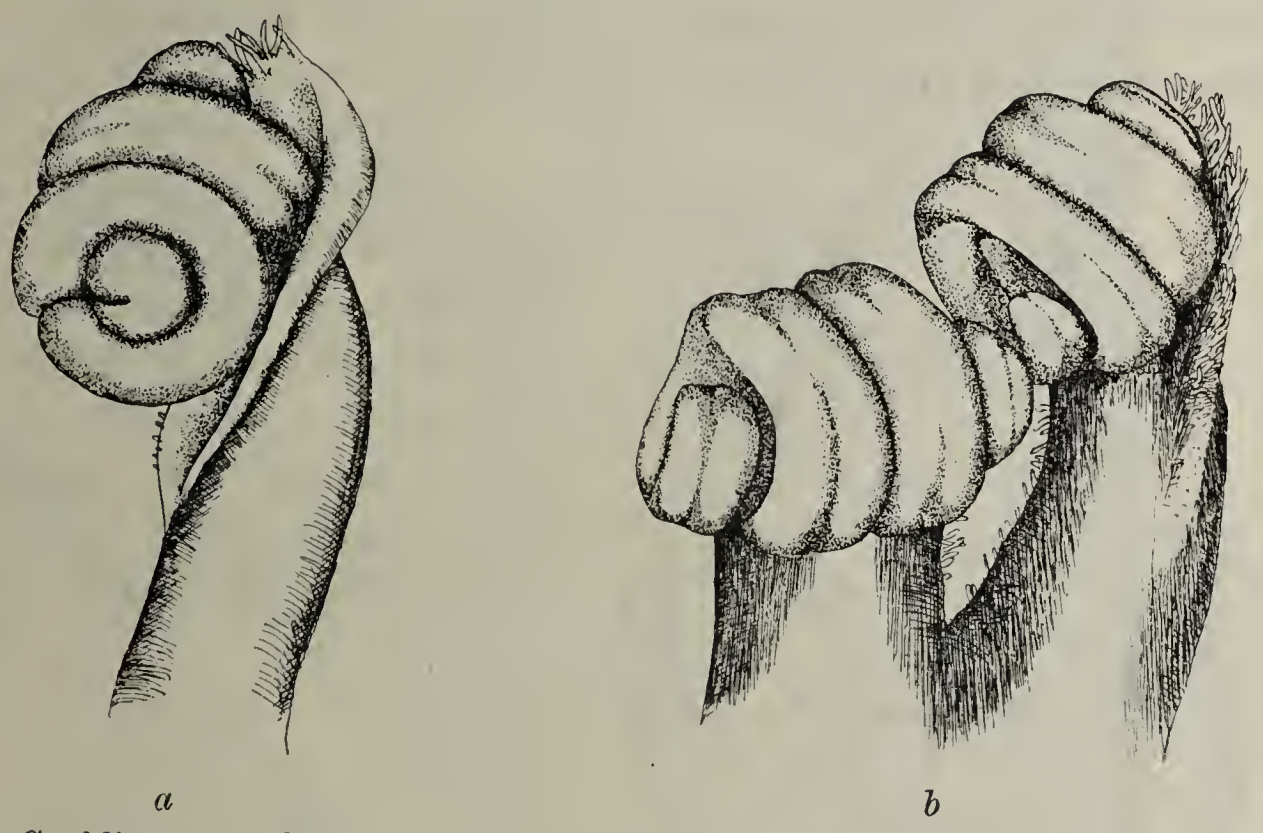


Fig. 21. Cochliostema. Ältere Blüte, Staubblätter, Wachstum gegenüber dem Staminodium gefördert.

späteren gar nicht mehr zu bemerken. Die drei Staubblätter, von deren eigentümlichen Gestalt der Gattungsname herzuleiten ist, zeigen eine Ausbildung, wie sie das mittlere Staubblatt von Commelina besitzt, nur sind die Eigentümlichkeiten desselben noch viel schärfer ausgeprägt (Fig. 21). Die Pollensäcke haben hier solche grofse Dimensionen erreicht, dafs sie gewissermafsen gezwungen sind, Korkzieherartig sich einzurollen. Wir finden an jedem Staubblatt je eine von rechts nach links und eine von links nach rechts eingerollte Anthere.

Die mächtige Ausbildung der Staubblätter hat eine Verschiebung des Fruchtknotens in der Richtung gegen das mittlere Staminodium zur Folge. Letzteres wird sehr frühzeitig an der Weiterentwicklung gehemmt und vollständig unterdrückt. Aber die Eigentümlichkeiten

der Staubblattbildung sind damit noch nicht erschöpft. In der geöffneten Blüte sieht man von dem beschriebenen Verhältnis zunächst nichts, da die eingerollten Pollensäcke von einer eigentümlichen Hülle maskiert werden. Diese Hülle, welche die drei Staubblätter umgibt, ist geeignet — dadurch, dafs sie in zwei Fortsätze nach oben ausgezogen erscheint —, das Bild eines Fruchtknotens mit zwei Griffeln vorzutäuschen. Beifolgende Abbildung wird wohl am besten die Verhältnisse klarlegen; aus derselben ist ersichtlich, dafs die Achse der Windungen, welche die Pollensäcke beschreiben, beim mittleren Staubblatt wagrecht ist, also zur Filamentachse senkrecht



a *b*

Fig. 22. Cochliostema. Staubblätter. *a* Staubblatt; Seitenansicht, welche dem mittleren Staubblatt zugekehrt ist. *b* Mittleres und seitliches Staubblatt, von vorn gesehen.

steht, während sie bei den seitlichen Staubblättern fast senkrecht ist, also beinahe parallel verläuft zur Achse des Filaments. Zur Erreichung dieser Stellung müssen natürlich die Filamente der seitlichen Staubblätter nach dem mittleren hin sich einkrümmen. An den Biegungsstellen der beiden Filamente (Fig. 22) entstehen haarartige Zellreihen, welche bald an der Basis miteinander verwachsen und so zu einer hautigen Scheide werden, welche später auch nach dem Grunde des Staubblattes zu sich ausbreitet, nach oben zu aber in röhrenartige Fortsätze sich verengert (Fig. 23 und 24). An der Basis des mittleren Staubblattes entsteht ein Büschel langer, gelb gefärbter Haare, welche in ihrer Gesamtheit leicht für ein weiteres Staminodium gelten können [1]).

1) Weiteres über die Blüten von Cochliostema siehe Masters „Journal of Linn. Society XIII“ (5) und „Gardeners' Chronicle 1868“ (6).

Es erscheint verlockend, für diese eigentümlichen Gestaltungsverhältnisse eine teleologische Erklärung zu versuchen. Da ich jedoch die Pflanze an ihrem natürlichen Standort nicht beobachten konnte, ist es wohl besser davon Abstand zu nehmen, zumal gewisse Korrelationen in der Gröfse der Pollensäcke der verschiedenen Glieder des Androeceums mir zeigten, dafs auch eine andere, mehr mechanische Erklärung zulässig ist. Unter den Commelinablüten sieht man, dafs, sobald die Pollensäcke in den Staminodien rückgebildet werden, immer damit eine Vergröfserung der Pollensäcke in den Staubblättern Hand in Hand geht. Diese Tatsache läfst sich beobachten bei den Tradescantieen und den Tinantieen, sie tritt noch deutlicher hervor bei Commelineen und kommt am schärfsten zum Ausdruck bei Cochliostema.

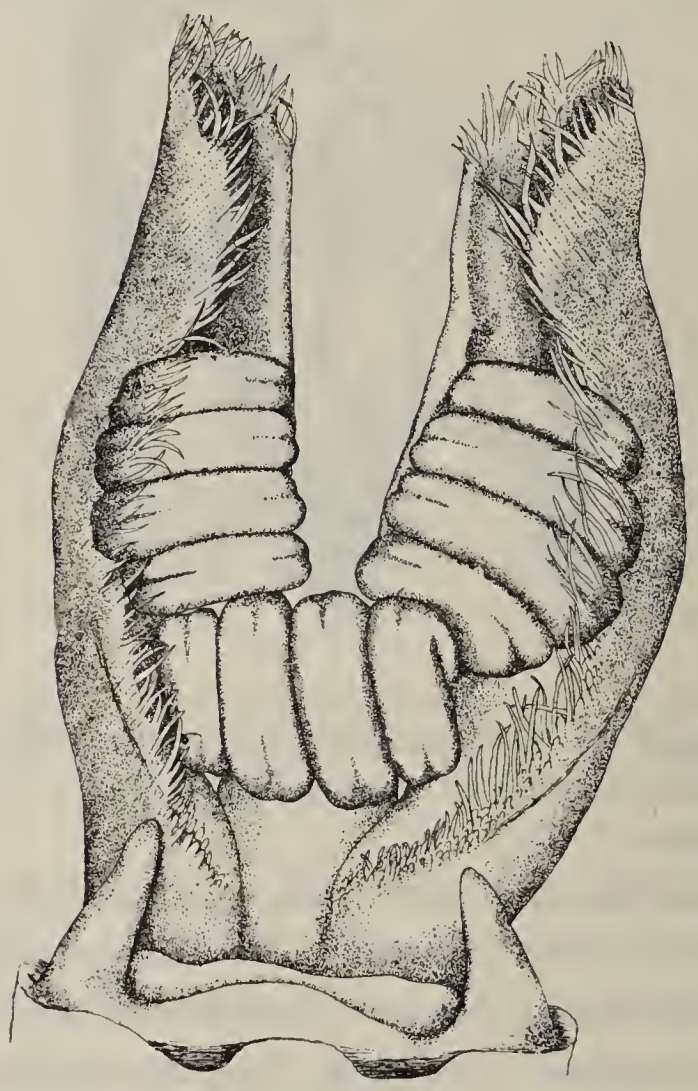


Fig. 23. Cochliostema. Androeceum einer fast ganz ausgewachsenen Blüte. Vorn drei Staminodien, wovon das mittlere sehr rudimentär ist, zu sehen. Rückwärts die drei Antheren, die beiden seitlichen von einer Hülle umgeben.

Zur Zeit, in welcher die Pollensäcke angelegt werden, mufs die junge Blüte eine Verschiebung an der Inflorescenzachse erleiden, um Platz für die noch jüngeren Blüten zu schaffen. Diese Verschiebung wird erreicht auf verschiedene durch Gröfse der Blüte und den vorhandenen Raum bedingte Weise.

Fig. 24. Q.-S. einer etwas älteren Blüte, welcher die exzentrische Lage des Fruchtknotens zeigt. Cf. Fig. 26.

Selbstbestäubung ist bei den Commelinaceen häufig. Manche Formen bringen im Gewächshaus ohne künstliche Befruchtung Samen hervor, und es ist daher wohl anzunehmen, dafs die natürliche Zucht-

wahl bei den Commelinaceen nicht die Rolle spielte wie bei vielen anderen Pflanzen.

Weiter bringen viele Commelinaceen im Gewächshaus nur wenige Blüten hervor, und es spricht nichts dafür, dafs unter natürlichen Verhältnissen die Anzahl der Blüten eine gröfsere sei. Dagegen können diese Pflanzen leicht durch Stecklinge vermehrt werden,

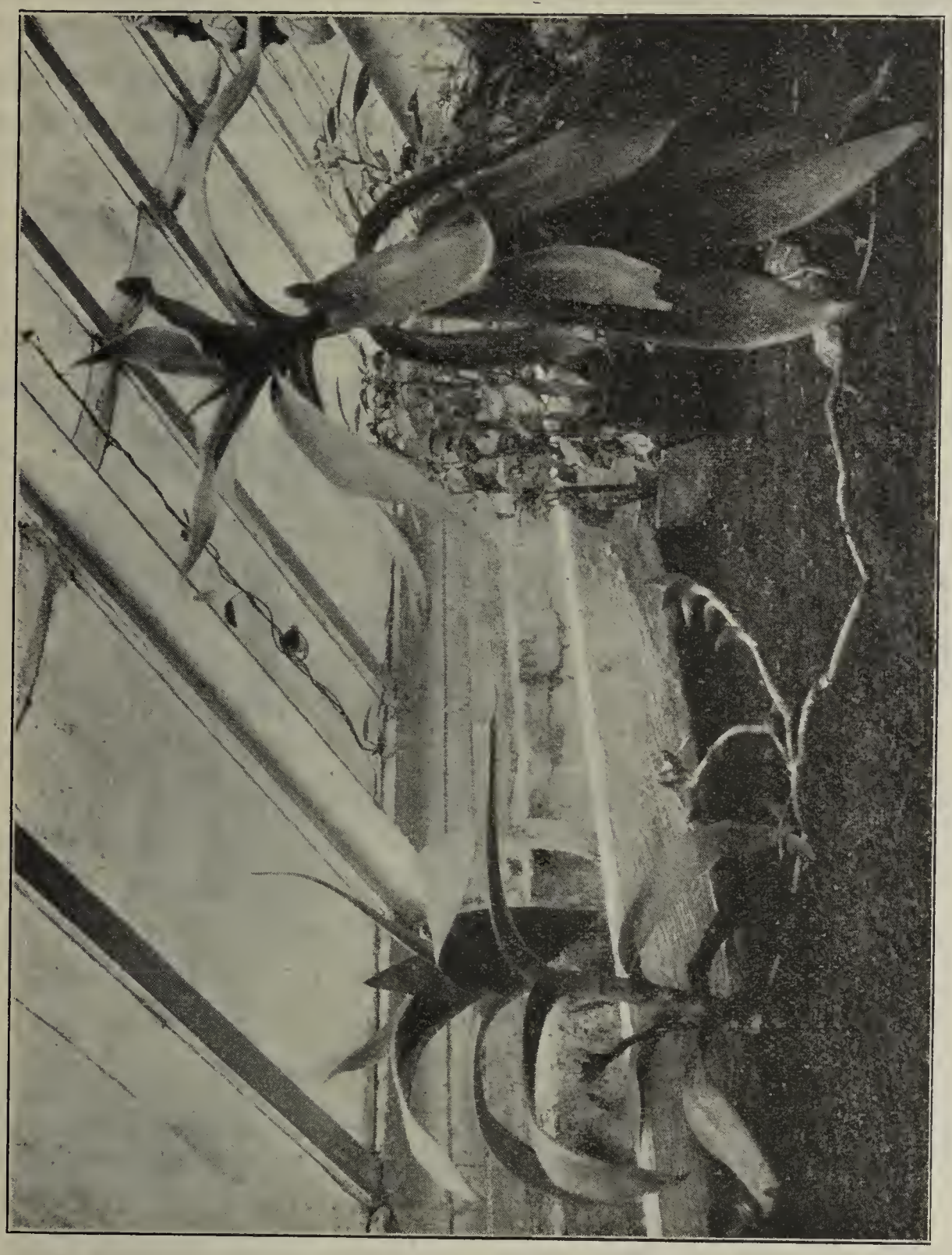


Fig. 25. Campelia zanonia. Alte Pflanze mit langem dorsiventralem Seitensprosse. (Aufgenommen von Herrn Garteninspektor Bernhard Othmer, München.)

zumal sie eine grofse Menge von Seitensprossen bilden. Um z. B. einen Pflanzenteppich aus Commelinaceen im Gewächshaus herzustellen genügt es, einige nur wenige Internodien lange Zweige von Callisea repens oder Tradescantia fluminensis auf den Boden des Gewächshauses auszustreuen. Möglicherweise findet das seltene Auf-

treten von Blüten seine Erklärung eben dadurch, dafs während langen Zeitraums die Pflanze nur auf vegetativem Wege vermehrt wurde, doch steht dieser Erwägung die Tatsache entgegen, dafs Callisia repens, welche fast nie zur Blüte kommt, nicht so sehr lange in Kultur sich befindet.

Es ist eine eigentümliche Erscheinung, dafs viele Commelinaceen Seitenzweige treiben, deren rasches Wachstum und Üppigkeit überrascht, besonders auffällig in der Gattung Campelia.

Die Abbildung (Fig. 25) zeigt eine alte Pflanze von Campelia, welche über meterlange ausläuferartige Seitensprosse mit 60 cm hohem

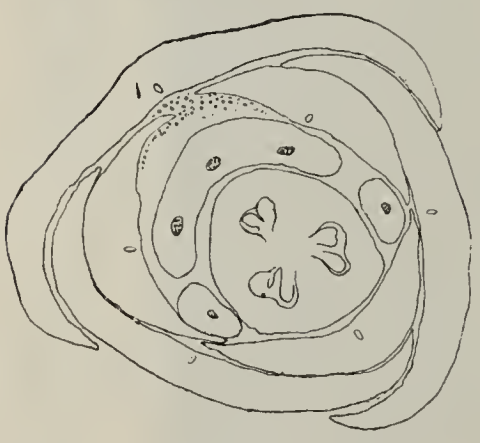


Fig. 26. Cochliostema. Teilinflorescenz und Q.-S. einer Blüte.

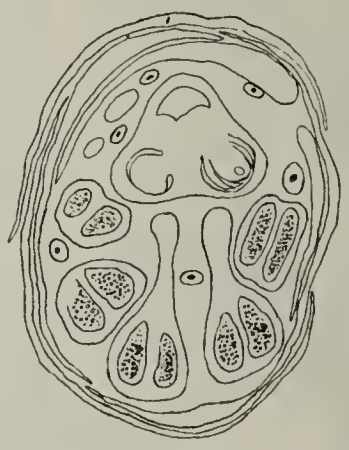


Fig. 27. Commelina robusta. Inflorescenz und Q.-S. einer Blüte.

Fig. 28. Rhoeo discolor. Inflorescenz und Q.-S. einer Blüte.

radiärem Trieb gebildet hat, und das in der ganz kurzen Zeit von zwei Monaten (Anfang Dezember bis Anfang Februar).

Diese Eigentümlichkeit ist jedoch nicht auf die Gattung Campelia beschränkt, sie findet sich z. B. auch bei Tradescantia navicularis. Aufser der auffälligen Lebensfähigkeit, welche diese Pflanze zeigt, und auf welche Ortgies in Regels Gartenflora (7) aufmerksam

machte, überrascht die Pflanze auch durch die ungeheure Schnelligkeit, mit welcher sie im Frühjahr aus nur kleinen Stücken lange und reich verzweigte Sprosse hervorbringt. Diese aufserordentliche Förderung der vegetativen Vermehrung steht vielleicht in Zusammenhang mit der in einigen Fällen fast gänzlichen Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Es ist hier nicht der Ort näher einzugehen auf den Einfluſs, welchen die Stellungsverhältnisse von Pflanzenorganen auf die Zufuhr des Nährstoffstromes ausüben, doch werden die beigefügten Skizzen von Commelinaceen-Inflorescenzen Licht auf diese Verhältnisse werfen (Fig. 26, 27 und 28).

Man sieht daraus, daſs die Blüten von Cochliostema und von Commelina mit der Inflorescenzachse einen spitzen Winkel bilden. Während aber die Öffnung dieses Winkels bei Cochliostema und damit auch die Blüte vom Vegetationspunkt abgekehrt sind, sind sie bei Commelina demselben zugewendet. Bei Rhoeo discolor dagegen bildet die Blütenachse mit der Inflorescenzachse stets einen rechten Winkel.

Betrachten wir nun die zugleich vorgeführten Blütenquerschnittzeichnungen, so sehen wir, daſs die verschiedenartige Ausbildung der Blüten in merkwürdigem Zusammenhang steht mit der Richtung resp. Biegung des Blütenstiels. Ist der Blütenstiel gerade, so ist die Blüte allseitig gleich ausgebildet, d. h. radiär, z. B. Rhoeo discolor.

Wenn aber der Blütenstiel gebogen wird, so wird eine Seite im Wachstum gefördert und zwar immer jene, welche auf der konvexen Seite der Biegung liegt. Ähnliche Bezeichnungen konnte ich bei allen mir zur Verfügung stehenden Commelinaceen-Inflorescenzen beobachten.

Nachdem wir bereits radiäre Blüten mit Entwicklung sämtlicher Organkreise kennen gelernt haben und zwei Formen von dorsiventralen Blüten, erübrigt es noch daran zu erinnern, daſs es unter den Commelinaceen auch radiäre Blüten mit nur einem völlig entwickelten Staubblattkreis, nämlich dem äuſsern gibt. Die epipetalen Glieder des Androeceum sind meist zu Staminodien reduziert. Bei diesem Typus, den wir Aneilematypus bezeichnen können, kommt die Staminodienbildung nur durch Reduktion der Pollensäcke zustande. Eine Bildung flügelartiger Auswüchse, wie wir sie bei Commelina fanden, unterbleibt, wie das die Abbildung deutlich zeigt (Fig. 29 und 30). Bei Polyspatha kommt eine der Entstehung nach ähnliche Staminodien-

bildung vor, nur sind hier die bei Aneilema der Basis gewendeten Reste mit den event. vorhandenen Konnektiven und Pollensäcken nach oben gewendet, wodurch das Staminodium gabelförmig wird, wie die Abbildung in C. B. Clarkes Monographie zeigt. Bei der sicher gleichfalls hierher zu stellenden Callisia werden keine Staminodien gebildet, sondern es wird der innere Staubblattkreis ganz unterdrückt.

Eine genaue Kenntnis dieser Verhältnisse liefert uns Anhaltspunkte, um die phylogenetische Entwicklung der Commelinaceengattungen zu beleuchten. Es zeigt sich dabei eine deutliche Tendenz zu einer Reduktion im Androeceum. Letztere ist wohl zum Teil aufzufassen als eine Anpassung zur Ermöglichung der Kreuzbefruchtung. In anderen Fällen kommt sie durch Nahrungsmangel zustande, was am

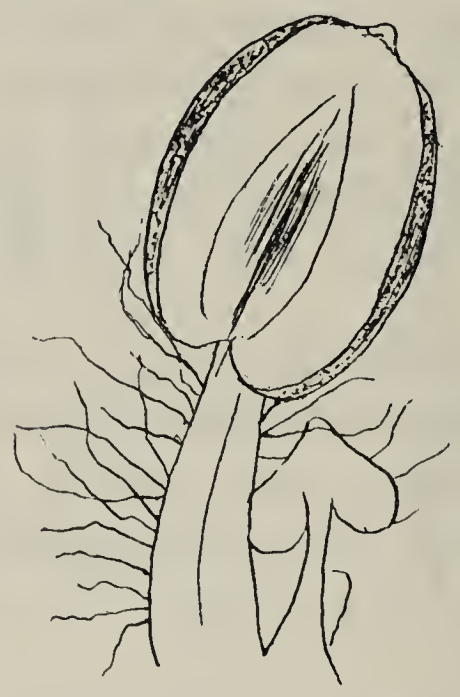


Fig. 29. Aneilema lineolatum. Staubblatt mit Staminodium.

Fig. 30. Aneilema lineolatum. Staminodium stärker vergröfsert.

besten durch Palisota illustriert wird, bei welcher am Grunde der reichen Inflorescenz Blüten mit sechs Staubgefäfsen gefunden werden, während diejenigen an der Spitze deren oft nur drei besitzen.

Die kleistogamen Blüten von Commelina bengalensis.

In Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien findet sich eine Abbildung nach einem Original von Wight, welche kleistogame Blüten zeigt, die offenbar auf Wurzeln entspringen. Auf Veranlassung Prof. Goebels beschlofs ich die Entwicklungsgeschichte dieser Blüten genauer zu verfolgen. Mr. Ridley aus Singapore hatte die Freundlichkeit, mir Material zu dieser Untersuchung zu besorgen. Als dasselbe jedoch in meine Hände kam, war ich der festen Überzeugung, dafs dasselbe nicht das gewünschte sei, da das Aussehen durchaus nicht mit der Abbildung Wights übereinstimmte. Später

erhielt ich von Herrn Dr. Küster in Halle weiteres Material. Aber auch dieses zeigte keine Ähnlichkeit mit der zitierten Abbildung. Die Blüten sahen aus wie die normalen, nur kleiner und schienen etioliert. Als ich endlich im Münchener Gewächshaus selbst solche Blüten fand, wurde es mir zur Gewifsheit, dafs die Abbildung Wights nicht richtig sei. Es entsprangen die Blüten immer an ganz kurzen Seitenzweigen der unterirdischen Sprofsachsen. In einigen Fällen traten diese Seitensprosse über die Erde, wuchsen dann zu 12 oder 16 cm langen chlorophyllführenden Trieben heran, und die entspringenden Blüten erreichten die normale Gröfse und auch die normale Färbung. Selbstbefruchtung, die auch bei normalen Blüten, der Commelinaceen häufig ist, ist hier die Regel, und vollzieht sich auf ganz gleiche Weise. Möglich ist es, dafs diese falsche Abbildung Wights dadurch erklärlich wird, dafs derselbe, wie er selbst schreibt, auf konserviertes Material angewiesen war. Vergleiche auch meine Abb. 8.

Öffnen und Schliefsen der Blüten.

Während der Blütezeit kann man selten früh genug kommen, um das Aufblühen zu beobachten. Es findet gewöhnlich schon in frühester Morgenstunde statt. Kerner erwähnt, das Tradescantia virginica zwischen 5 und 6 Uhr des Morgens sich öffnet und sich gegen 4 Uhr nachmittags wieder schliefst. C. cristata öffnet im Monat Januar ihre Blüten zwischen 5 und 6 Uhr morgens, also wenigstens zwei Stunden vor der Dämmerung. Wenn auch die Zeit des Aufblühens keine konstante ist, so mufs uns doch die Regelmäfsigkeit wundern, mit welcher dieses auch in den auf stets gleicher Temperatur gehaltenen Räumen des Gewächshauses sich vollzieht.

Die Dauer der Blüten beträgt bei den meisten Commelinaceen nur einen Tag. Beobachten wir eine solche Blüte, welche viele Haare an den Filamenten besitzt, so nehmen wir wahr, dafs die Blütenblätter gegen 4 Uhr nachmittags sich leise zu falten beginnen und die Staub- und Fruchtblätter umschliefsen. Gegen Abend sehen wir die Kronblätter etwas mehr geschrumpft und sie liegen noch fester an. Versucht man ein solches Kronblatt wegzuziehen, so leistet es einen ziemlichen Widerstand, so dafs man dabei häufig das Kronblatt zerreifst. Am nächsten Morgen ist abermals eine Änderung zu verzeichnen. Die Blüten haben sich nicht mehr geöffnet, Staub- und Kronblätter sind sehr häufig abgefallen oder brechen doch bei der leisesten Berührung ab. Was aber besonders auffällt, ist die

Tatsache, dafs die Blumenblätter mit Flüssigkeit gefüllt sind, von der am Abend vorher keine Spur vorhanden war. Diese Erscheinung ist vielleicht geeignet, ein Licht auf die Art und Weise zu werfen, durch welche das Abfallen der Blütenblätter zustande kommt.

Meinen Studien über Commelinaceen liefsen sich noch manche andere Tatsachen anreihen, wenn es der Raum erlaubte, wie z. B. die Einrichtungen zur Kreuzbefruchtung, die Samenanlagenentwicklung, die Asymmetrie der Blätter u. a. Es mögen jedoch an dieser Stelle nur noch einige Beobachtungen Erörterung finden, welche sich auf die Samenanlagen und Samen beziehen und welche mir von systematischer Bedeutung zu sein scheinen. Man findet in allen Büchern die

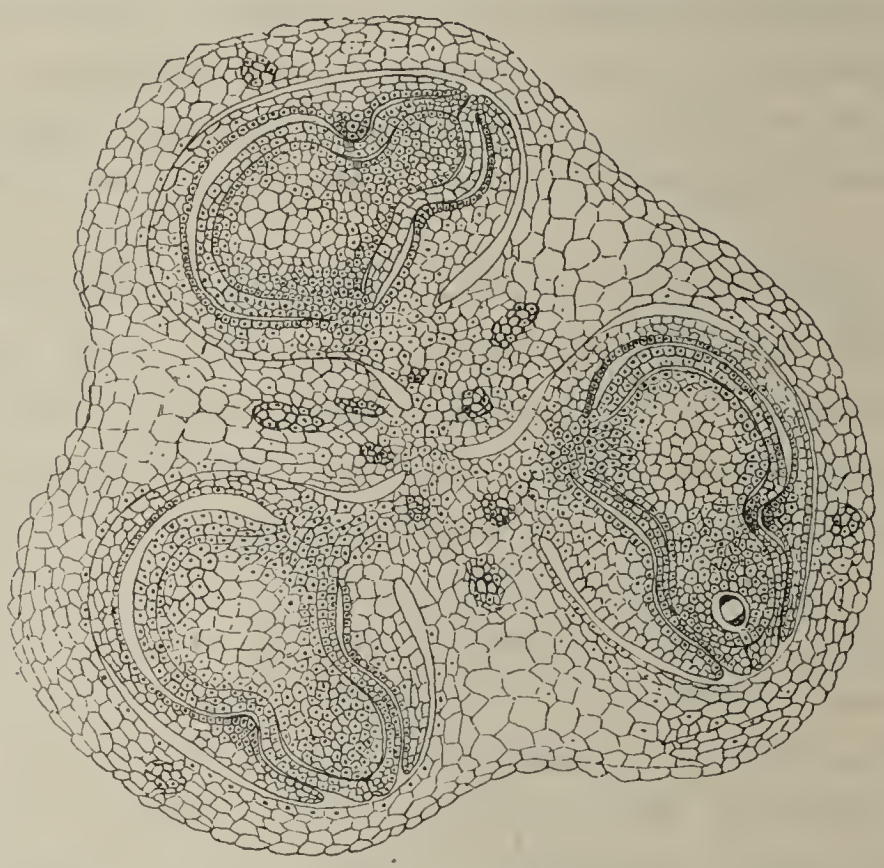


Fig. 31. Tinantia fugax. Fruchtknoten, Querschnitt.

Angabe, dafs die Samenanlage der Commelinaceen ganz allgemein atrop sei. Wider Erwarten aber fand ich, dafs diese Angabe nur für das Genus Tradescantia allgemeine Giltigkeit besitzt. In allen übrigen Commelinaceengenera dagegen ist der atrope Zustand lediglich ein Ausnahmefall. Die beigefügte Skizze von Tinantia fugax (Fig. 31) zeigt bereits Samenanlagen, die jedenfalls die Bezeichnung atrop nicht verdienen. Bei ähnlichen Schnitten von Cochliostema oder Pollia, bei denen in einem Fruchtknotenfache zwei Samenanlagen vorhanden sind, besteht über die anotrope Struktur kein Zweifel.

Weiter fiel mir eine andere eigentümliche Struktur der Commelinaceensamenanlagen auf, die mit grofser Regelmässigkeit überall vorkam. Schon auf jungen Stadien ist, wie auch aus obiger Fig. 31

zu ersehen, eine Einschnürung der Samenanlage zu beobachten, die den kleineren Teil des Nucellus, welcher den Embryosack enthält, von den unteren gröfseren abteilt. Die Einschnürung wird hervorgerufen durch einen nach dem Nucellus gekehrten Auswuchs des äufseren Integuments. Diese Erscheinung ist an fertigem Commelinaceensamen bereits von Solms-Laubach (9) und Gravis (10) früher beschrieben worden. Doch verdient eben die Regelmäfsigkeit, mit welcher diese Erscheinung in der ganzen Familie auftritt, besondere Erwähnung. Neben dieser stets wiederkehrenden Erscheinung finden wir aber bezüglich der übrigen Eigenschaften des Samens eine grofse Mannigfaltigkeit der Ausbildung.

Die dünnwandige loculicide Kapsel ist für die Mehrzahl der Commelinaceen ein Charakteristikum. Sie fehlt bei den Pollieae, welche dafür eine fleischige Beere mit vielen Samen besitzen.

Wie wir es an anderer Stelle bereits ausgesprochen haben, sind die Pollieae wohl als die primitiveren Stammformen anzusehen. Sie besitzen Beerenfrüchte, und für solche sind sehr häufig hartschalige Samen charakteristisch. Sie werden ja im allgemeinen durch Vögel verbreitet und müssen deshalb durch harte Schalen gegen die Einflüsse der Sekrete von Magen und Darm geschützt sein. Dafs nun die kapselfrüchtigen Commelinaceen gleichfalls mit durch Verkieselung hartschaligen Samen versehen sind, läfst sich durch ihre Abstammung von den beerenfrüchtigen Pollieae erklären, und so führt uns diese Betrachtung über den Samen demnach zu dem gleichen Schlusse, zu dem wir auch bei der Besprechung der vegetativen Organe gelangt sind.

Literatur.

1. Goebel, Organographie der Pflanzen I, pag. 79. Jena 1899.
2. — — Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitz.-Ber. d. Kgl. Akad. d. Wiss., 1896.
3. Steinheil, Annales des Sciences Naturelles, 1835.
4. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs. Leipzig 1890.
5. Masters, Journal of Linn. Soc. XIII. 1872. On the Development of the Androeceum in Cochliostema.
6. Masters, Gardeners Chronicle, 1868, pag. 264 und 323.
7. Ortgies, Regels Gartenflora pag. 164.
8. Wight, Icones Plant. Ind. VI. Tab. 2065.
9. Solms Laubach, Botanische Zeitung 1878. Über monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt pag. 65, 81.
10. Gravis, Sur le Tradescantia Virginica. Bruxelles 1898.
11. Breitenbach, Über einige Eigentümlichkeiten der Blüten von Commelina. Kosmos 1885.
12. Hermann Müller, Arbeitsteilung bei Staubgefäfsen von Pollenblumen. Kosmos 1883, pag. 250.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 93

Autor(en)/Author(s): Clark J.

Artikel/Article: Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen 483-513