Über das postflorale Wachstum der Kelchblätter einiger Convolvulaceen.

Von **Nils Svedelius**, Upsala.

(Mit 31 Figuren in dem Text.)

Nachdem die sogen. Wasserkelche oder Wasserknospen von Treub bei Spathodea campanulata zum erstenmal beschrieben worden, haben sich mehrere botanische Verfasser mit diesem Thema beschäftigt. So liegen in der Literatur Beobachtungen über Wasserkelche vor, von Lagerheim, Raciborski, Kraus, Shibata u. a., und eine eingehende monographische Behandlung über dieses Kapitel haben wir in Koorders Arbeit: „Über die Blütenknospenhydatoden einiger tropischen Pflanzen" in Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, V. 14, pag. 355.

Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß, je mehr die tropische Vegetation biologisch durchforscht wird, die Anzahl bekannter Pflanzen mit solchen Wasserkelchen auch sich bedeutend mehren wird. Wenn ich nun aber eine Beschreibung einiger solcher Pflanzen geben will, so geschieht es weniger, weil diese nur Beispiele für neue Arten oder gar Repräsentanten einer neuen Familie sind, bei denen ein derartiges Phänomen nachgewiesen werden kann, sondern speziell, weil diese Wasserkelche in ihrer ausgeprägtesten Form einen neuen und bisher weniger berücksichtigten Typus unter den sogen. Wasserkelchen darstellen. Dieser ist dadurch charakterisiert, daß der Wasserkelch als solcher nur während des Fruchtstadiums funktioniert, was auch mit einem — mehr oder weniger — ausgeprägten postfloralen Zuwachs der Kelchblätter zusammenhängt. Wenn man die bisher beschriebenen Fälle von Wasserkelch durchmustert, so wird man finden, daß bei diesen im allgemeinen die Wasserabsonderung ihren Höhepunkt vor der vollen Entwicklung der Geschlechtsorgane erreicht, um nach oder sogar während der Anthese ganz und gar aufzuhören. Bei anderen aber dauert sie länger, nicht nur während der Anthese, sondern auch nachher während des früheren Fruchtstadiums, wie z. B. bei Clerodendron Minahassæ und Juanulloa parasitica (cfr. Koorders l. c., pag. 446). Bei der Pflanze, welche ich nun zuerst beschreiben will, kommt dagegen keine Wasserabsonderung während des Knospenstadiums vor,

diese fängt vielmehr erst nach der Anthese an. Die Pflanze, an welcher ich einen solchen Fall beobachtet habe, ist Stictocardia tiliæfolia (Choisy) H. Hallier, eine Convolvulacee, welche ich auf Ceylon wildwachsend beobachtete und welche seit langem durch den charakteristischen, sehr großen postfloralen Zuwachs der Kelchblätter bekannt ist[1]).

Meine Beobachtungen über den Wasserkelch bei Stictocardia gaben mir natürlich auch Anlaß dazu, des näheren zu untersuchen, ob etwa mehr analoge Fälle aufgefunden werden könnten. Es zeigte sich, daß dieses auch teilweise bei einigen anderen Convolvulaceen der Fall war, obwohl hier bei weitem nicht so ausgeprägt wie bei Stictocardia tiliæfolia. In diesem Zusammenhange will ich auch über die Kelchblätter einiger anderen von mir beobachteten Convolvulaceen berichten, welche für die Beurteilung der Entstehung der Wasserkelche ein gewisses Interesse darzubieten scheinen.

Das Vergleichsmaterial zu diesen Untersuchungen habe ich in den botanischen Gärten zu Peradeniya auf Ceylon und Buitenzorg auf Java beobachtet und gesammelt. Die anatomischen Untersuchungen sind alle an Spiritusmaterial nach der Rückkehr in Upsala ausgeführt worden.

Für das wohlwollende Entgegenkommen, welches mir während meines Aufenthaltes in diesen wissenschaftlichen Tropengärten erwiesen wurde, ist es mir eine angenehme Pflicht, den Direktoren der genannten Gärten, den Herren J. C. Willis und Dr. M. Treub, hier meinen besten Dank auszusprechen.

Der postflorale Wasserkelch von Stictocardia tiliæfolia (Choisy) H. Hallier.

Während einer Exkursion in die Umgebungen der Stadt Galle an der Südküste von Ceylon fand ich diese schöne Schlingpflanze in reichen Festons hängend in den Baumzweigen neben der Straße bei einem kleinen singalesischen Dorf. Blüten waren spärlicher vorhanden, aber um so mehr fielen ins Auge die großen grünen Früchte von der Größe eines kleinen Apfels. Bei einer näheren Prüfung stellte sich jedoch sofort heraus, daß man es hier eigentlich nicht mit einer Frucht zu tun hat, sondern daß es die nach dem Blühen großartig heranwachsenden Kelchblätter rings um die Frucht sind, welche diese Bildung verursachen. Diese ist daher wohl besser als eine Scheinfrucht zu charakterisieren. Was aber meine Aufmerksamkeit besonders erregte, war, daß diese

1) Die Bestimmung dieser Pflanze verdanke ich Herrn Dr. H. Hallier in Hamburg.

ganze Bildung sehr saftig und die Höhlung selbst zwischen der Frucht und den Kelchblättern von einer wasserhellen Flüssigkeit ganz ausgefüllt war, welche auch manchmal ein bißchen schleimig war. Der Wassergehalt war nicht gerade unbedeutend, und bei Druck auf die Kelchblätter wurde er in klaren Tröpfchen abgegeben. Da zu dieser Zeit (Ende Dez.) im südwestlichen Ceylon der Niederschlag schon anfängt spärlicher zu werden und außerdem seit mehreren Tagen überhaupt kein Regen gefallen war, so war die Möglichkeit ganz ausgeschlossen, daß man es

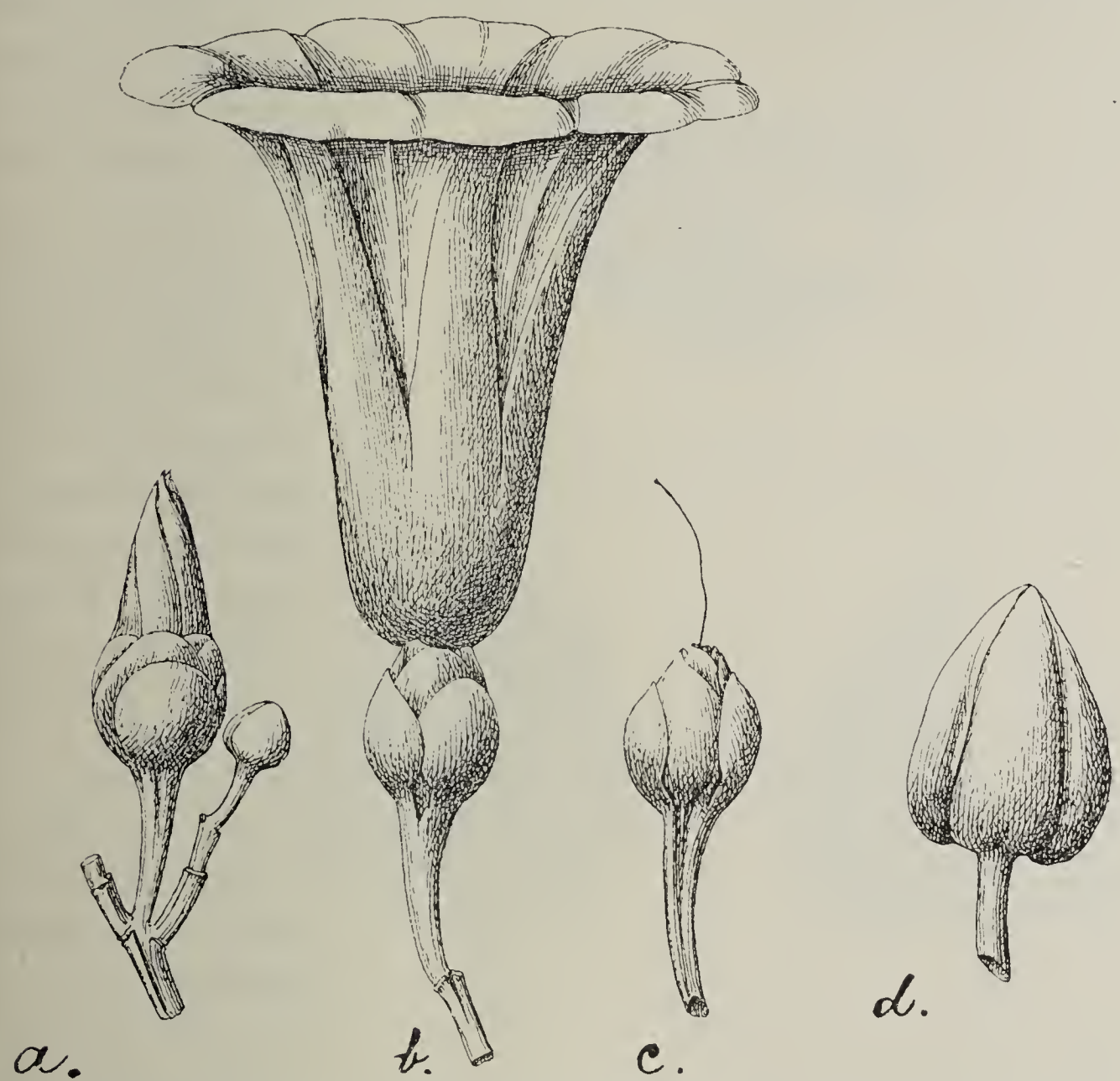

Fig. 1. Stictocardia tiliæfolia. *a* Knospen; *b* Blüte; *c* nach der Anthese, Krone weggefallen; *d* junge Frucht mit heranwachsenden Kelchblättern (1×1).

hier mit etwa von außen auf irgend eine Weise aufgefangenem Regenwasser zu tun hatte. Schon eine oberflächliche anatomische Untersuchung zeigte auch, daß besonders die Innenseite der Kelchblätter mit Gruppen von großen schüsselförmigen Haaren — wahrscheinlich Hydatoden — dicht besetzt war, so daß es sich hier unzweifelhaft um von der Pflanze selbst ausgeschiedenes Wasser handelte. Der Wassergehalt schien jedoch gewissen Schwankungen unterworfen zu sein. So z. B.

waren die im Buitenzorger Garten kultivierten Exemplare von Stictocardia tiliæfolia nicht so wasserhaltig wie die ceylanischen wildwachsenden Pflanzen. Dagegen waren sie sehr schleimig. In Buitenzorg befanden sich aber die Exemplare auf einem viel mehr fortgeschrittenen Fruchtstadium, so daß wahrscheinlich die Verschiedenheit hierauf beruht.

Die Blütenknospen dagegen waren nicht wasserhaltig, weder vor noch während der Anthese. Da diese Pflanze hierdurch von allen bisher beschriebenen Fällen von Wasserkelch abweicht, habe ich geglaubt, daß eine eingehendere Beschreibung von Interesse sein dürfte.

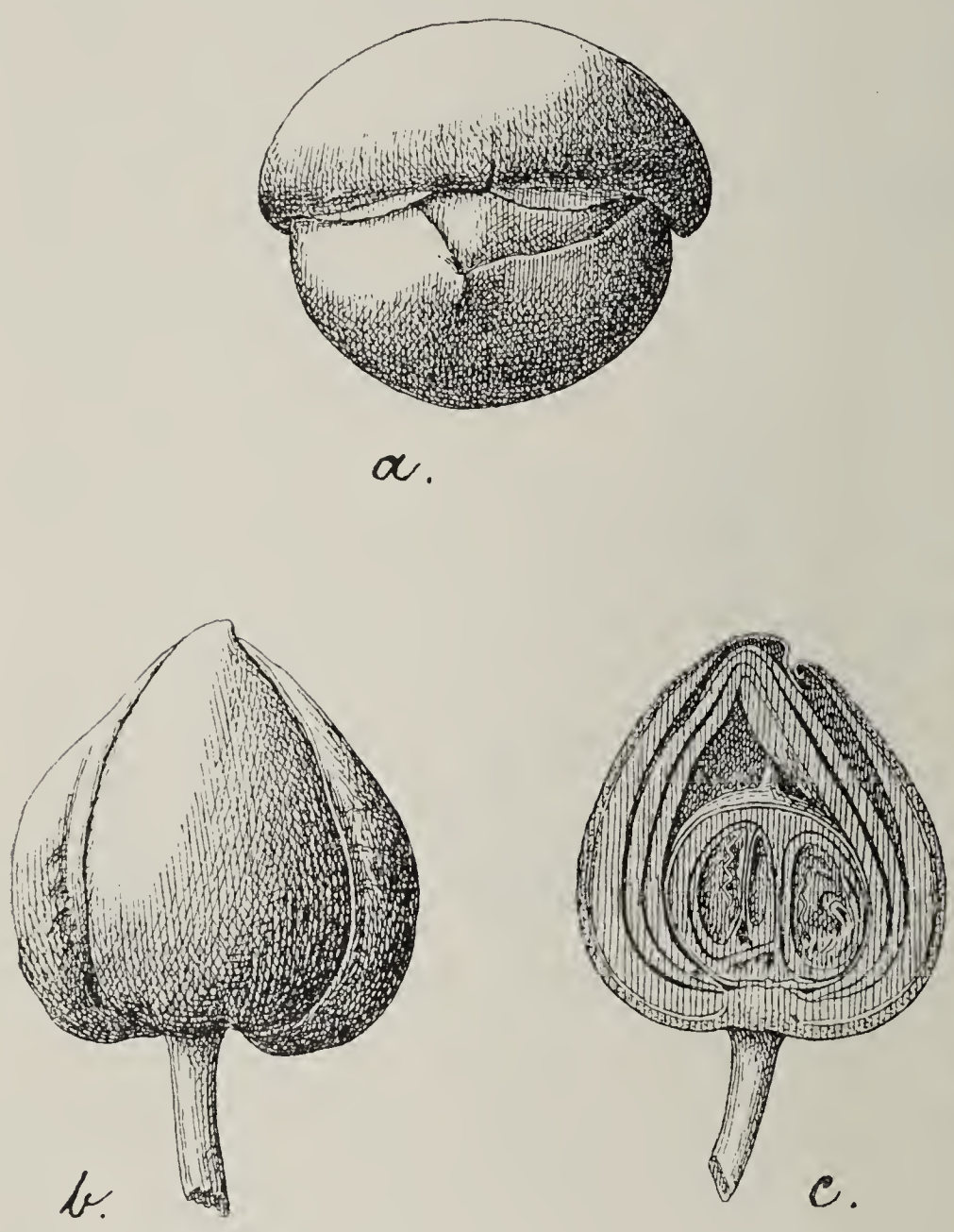

Fig. 2. Stictocardia tiliæfolia. *a* Frucht mit ausgewachsenen Kelchblättern von oben gesehen; *b* do. von der Seite; *c* do. durchschnitten, die Höhlung rings um die Frucht mit wässriger Flüssigkeit ausgefüllt (1×1).

An Fig. 1 und 2 kann die Entwicklung des Blütenkelches in ihren Hauptzügen studiert werden. Der cymöse Blütenstand ist sehr wenigblütig, und die kleinen Hochblätter fallen frühzeitig ab, spielen also keine hervorragende Rolle im Leben der Pflanze. Durch die hervorwachsende Blumenkrone werden die jungen Kelchblätter voneinander gedrängt, und in voller Anthese zeigt sich die Blüte wie auf Fig. 1 *b*. Die Blumenröhre ist trichterförmig und hat eine deutliche Hervorwölbung dicht oberhalb der Kelchblätter. Nach der Anthese fällt die Krone ab (Fig. 1, *c*), und die Kelchblätter fangen an, sich wieder zusammenzuschließen (Fig. 1, *d*). Nun beginnen diese gleichzeitig zu wachsen, und wenn die Frucht ihre volle Größe erreicht hat, haben sie ein Aussehen wie auf Fig. 2. Die äußersten ähneln einem Paar in-

einandergefügter Muschelschalen. Besondere Vorrichtungen zum Verschluß der Kelchblätter miteinander entweder durch Haarbildungen oder durch Sekretabsonderung, wie das oft der Fall ist bei anderen Wasserkelchen, kommen hier nicht vor. Dagegen sind manchmal die Ränder ein wenig zurückgerollt (Fig. 1, *c*), was ja dazu beiträgt zu verhindern, daß das Wasser abfließt. Auf diesem Stadium bleiben nun die Kelchblätter, bis die Frucht ihre volle Reife erreicht hat. Dann beginnen die Kelchblätter zu schrumpfen und zusammenzutrocknen, wobei sie sich auch schließlich öffnen, so daß die Frucht selbst sichtbar wird.

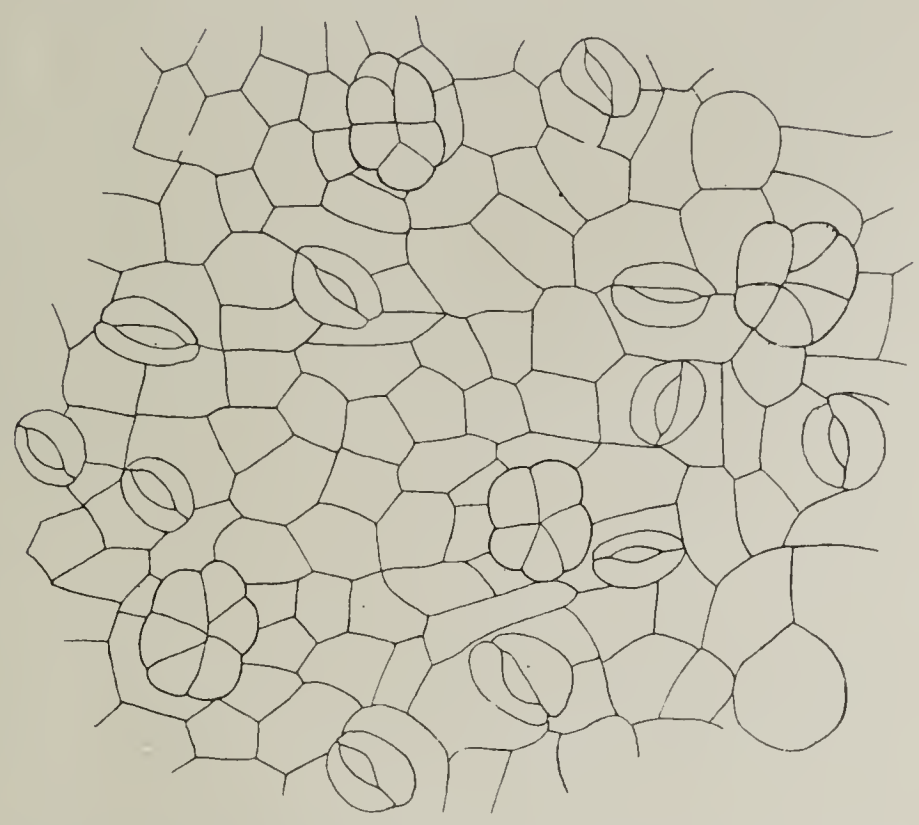

Fig. 3. Stictocardia tiliæfolia. Köpfchenhaare an der Außenseite der Kelchblätter (360×1).

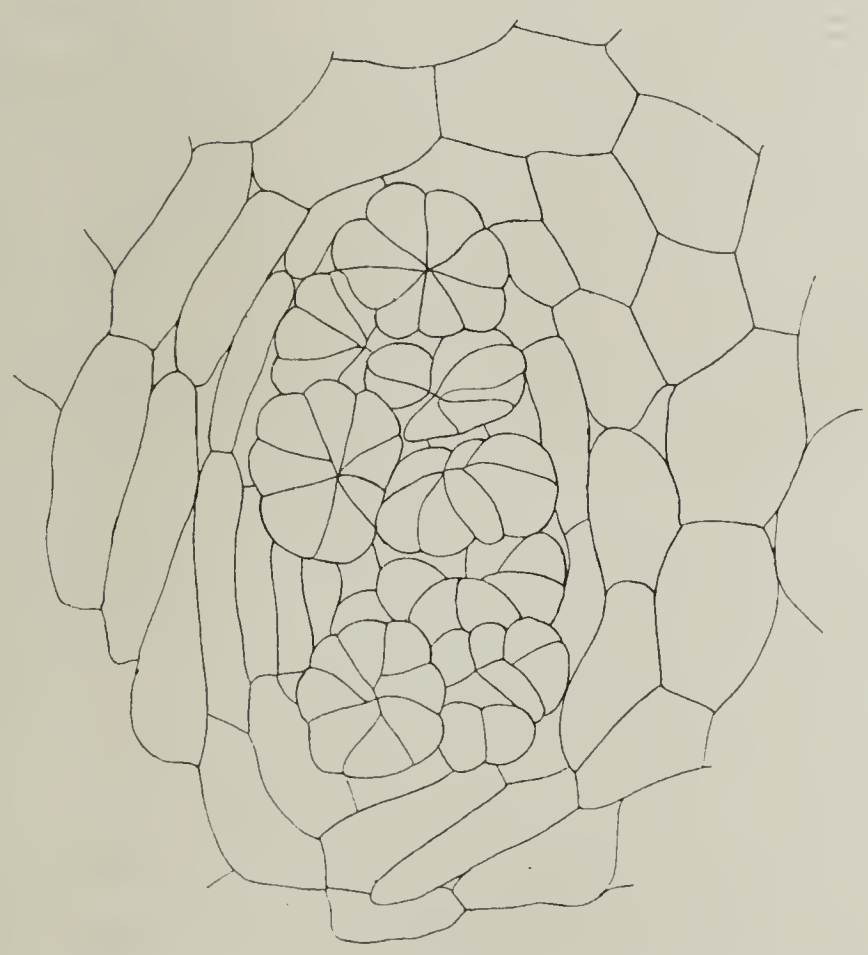

Fig. 4. Stictocardia tiliæfolia. Gruppe von Hydatoden an der Innenseite der Kelchblätter, Knospenstadium (360×1).

Untersucht man nun des näheren den Bau der Kelchblätter, so findet man sehr zahlreiche schildförmige Köpfchenhaare sowohl auf der Außenseite (der morphologischen Unterseite) wie auf der Innenseite (der morphologischen Oberseite). In bezug auf ihre Lage und Verteilung besteht eine bedeutende Verschiedenheit zwischen Außenseite und Innenseite. Während die Haare auf der Außenseite (Fig. 3) ziem-

lich gleichförmig über die ganze Blattfläche verteilt sind, sind sie auf der Innenseite (Fig. 4), jedenfalls im Knospenstadium, in sehr deutlichen, schon dem bloßen Auge sichtbaren Gruppen angesammelt. Dieser Verschiedenheit der Anordnung entspricht auch eine Ungleichzeitigkeit der Entwicklung. Untersucht man ein Kelchblatt (z. B. mit dem jüngsten anfangend) bei einer Knospe eben vor der Entfaltung der Blumenblätter, also ein wenig jünger als das Stadium in Fig. 1, *a*, so zeigt sich die Außenseite (Fig. 3) mit zahlreichen Spaltöffnungen, aber auch mit vielen sehr kleinen Köpfchenhaaren versehen. Ihre Köpfchenzellen sind klein. Sie scheinen schon das Maximum ihrer Entwicklung erreicht zu haben, und mehrere sind nun schon schwarzbraun, haben ihr Plasma verloren und sind im Absterben. Die Innenseite dagegen zeigt folgendes Aussehen (Fig. 4): Spaltöffnungen fehlen, wie das gewöhnlich der Fall ist bei Wasserkelchen mit reichlicher Wasserabsonderung während des Knospenstadiums, wie bei Spathodea campanulata und Clerodendron Minahassæ (Koorders, p. 450). Dieses kann jedoch nicht als ausnahmslose Regel aufgefaßt werden. So erwähnt Koorders, daß bei anderen Wasserkelchen die Spaltöffnungen auf der Innenseite der Kelchblätter nur hinsichtlich der Anzahl reduziert oder in ihrer Entwicklung verspätet sind. Die Trichome der Innenseite, welche, wie unten gezeigt wird, als Hydatoden funktionieren, sind in scharf begrenzten Gruppen vereinigt, welche in das übrige Gewebe ein wenig eingesenkt sind (Fig. 4, 7). Die Zellen rings um jede Gruppe liegen sogar in konzentrischen Reihen. Die Hydatoden selbst sind kaum ausgewachsen; sie stehen so dicht, daß sie gegeneinander gepreßt werden. Ihre Zellen haben reichlichen hyalinen, plasmatischen Inhalt, die Wände aber sind dünn und sehr schwach verdickt. Alle Kelchblätter scheinen auf demselben Entwicklungsstadium zu stehen, die inneren vielleicht ausgenommen, welche von den äußeren bedeckt sind und nicht so zahlreiche Köpfchentrichome auf ihren Außenseiten haben, welche Trichome außerdem in ihrer Entwicklung noch nicht so weit vorgeschritten scheinen. Jedenfalls sind sie nicht im Absterben begriffen wie diejenigen, welche direkt der Außenwelt exponiert worden sind. Die Hydatoden auf der Innenseite der inneren Kelchblätter scheinen sich betreffs ihrer Entwicklung von denen der äußersten Kelchblätter wenig zu unterscheiden. Nur an den allerinnersten sind jüngere Entwicklungsstadien überwiegend.

Je nachdem die Kelchblätter nach der Anthese zu wachsen anfangen, beginnen auch die Hydatodengruppen Veränderungen zu erfahren. Schon frühzeitig kann man beobachten (Fig. 5), wie durch inter-

kalare Teilungen in der Oberhaut die Zwischenräume sowohl zwischen den Hydatodengruppen wie den einzelnen Hydatoden bedeutend vergrößert werden. Auf vollentwickeltem Fruchtstadium (Fig. 6) sind die Hydatoden vollständig isoliert voneinander. Gleichzeitig haben sie auch bezüglich der Größe sehr bedeutend zugenommen und besonders bezüglich der Anzahl der Köpfchenzellen, wie aus einem Vergleich zwischen Fig. 4, 5 und 6 hervorgeht, welche alle mit derselben Vergrößerung gezeichnet sind. Es ergibt sich hieraus — was ja auch zu erwarten war — daß die Entwicklung der Hydatoden im engsten Zusammenhange mit der Wasserabsonderung steht; wie nämlich auf dem Knospenstadium und während der Anthese im Kelche keine Wasserabsonderung stattfindet, diese vielmehr erst auf dem Fruchtstadium beginnt, so erreichen auch die Hydatoden selbst auf der Innenseite der Kelchblätter ihre volle Entwicklung erst während eben dieses Stadiums. Die auf der Außenseite des Kelches befindlichen Trichome, welche wahrscheinlich nicht als Hydatoden funktionieren, haben dagegen schon während des Knospenstadiums ihre volle Größe erreicht und scheinen nach der Anthese eher im Regreß und Absterben zu sein. Ähnliche Beobachtungen über ungleichzeitige Entwicklung bei Trichomen von gleichartigem Bau der Außen- und Innenseite hat Koorders an Clerodendron Minahassæ gemacht. Auch Crescentia Cujete, Parmentiera cerifera, Stereospermum hypostictum und Kigelia pinnata haben solche Trichome, welche auf der Außenseite als Schuppen funktionieren und als solche frühzeitig ihr Plasma und ihren Kern verlieren, während sie auf der Innenseite Hydatoden sind und als solche ganz lebenskräftig bedeutend länger funktionieren.

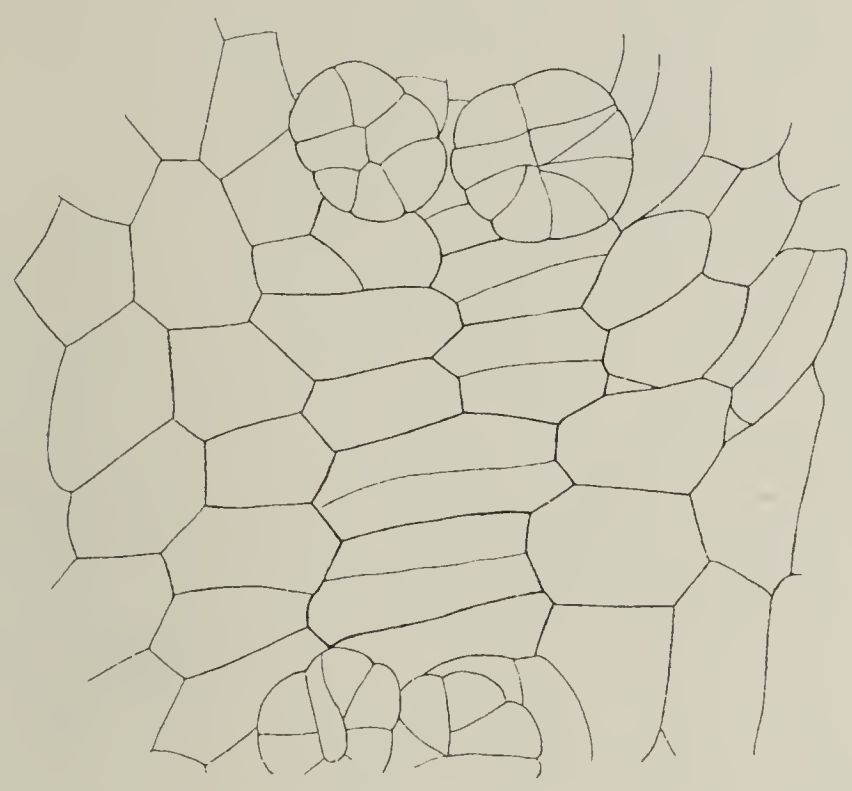

Fig. 5. Stictocardia tiliæfolia. Interkalare Zellteilungen zwischen den Hydatoden an der Innenseite der anwachsenden Kelchblätter (360×1).

Diese als Hydatoden funktionierenden Haarbildungen haben folgenden Bau (Fig. 7). Der über der Blattebene hervorragende Teil, das Köpfchen, besteht aus einer je nach dem Alter der Hydatoden schwan-

kenden Anzahl von Zellen, welche ein schildförmiges Organ bilden. Diese Zellen sitzen alle auf einer sehr stark kutikularisierten Stielzelle, diese aber steht in unmittelbarer Verbindung mit den Fußzellen, welche in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen. Diese letztgenannten Zellen weichen von den andern naheliegenden Zellen des Blattgewebes durch ihre äußerst dünnen Wände und ihren reichen, plasmatischen Inhalt ab. Sie sind gewöhnlich durch Teilung aus einer entstanden. Manchmal hat die Hydatode die ganze Zeit nur eine Fußzelle. Man kann leicht auf Fig. 7, *c* beobachten, wie ihre Form es ermöglicht, daß so viele von den subepidermalen Zellen wie nur möglich mit den Fußzellen in Verbindung treten, wodurch die Wasserabgabe befördert wird.

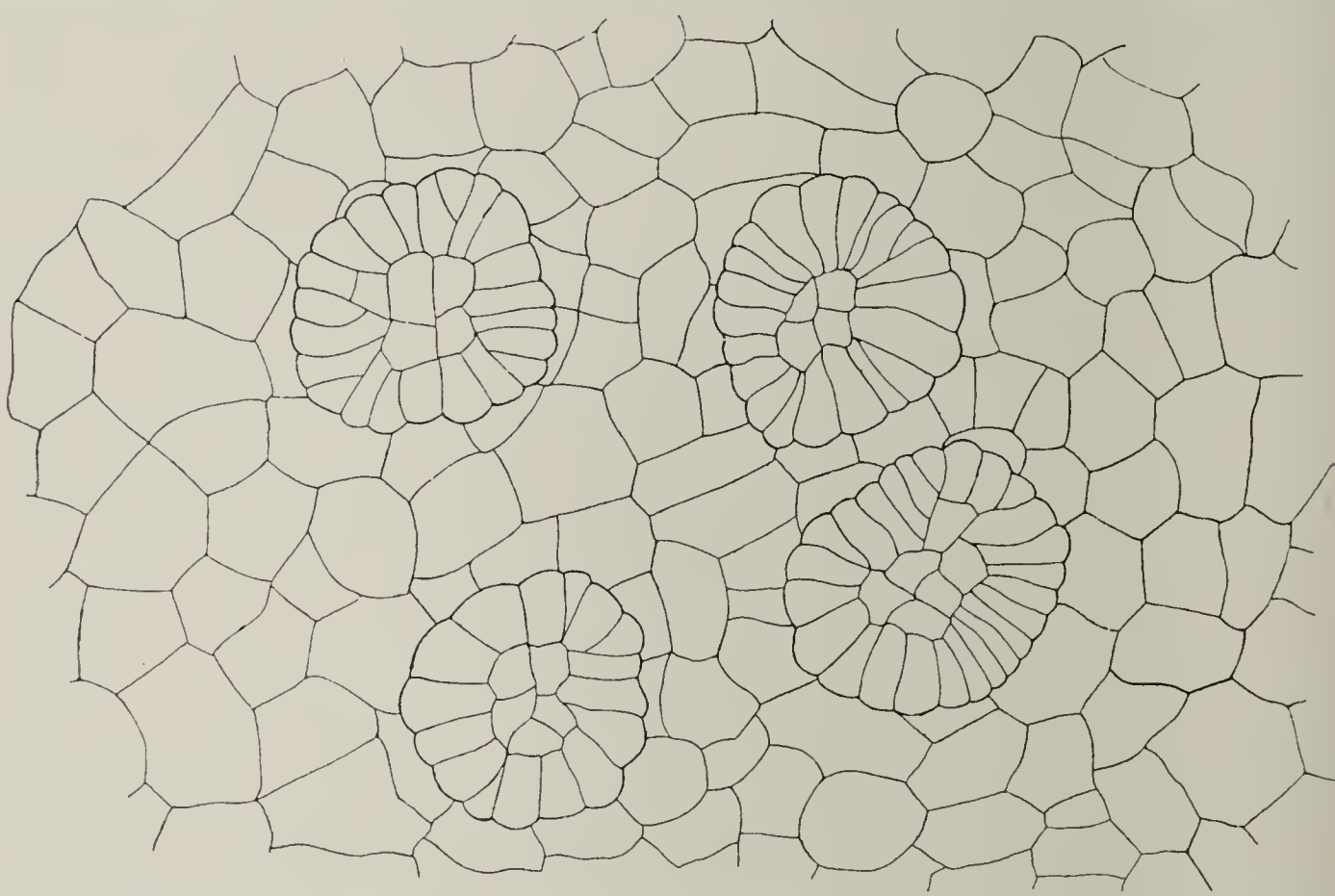

Fig. 6. Stictocardia tiliæfolia. Ausgewachsene Hydatoden an der Innenseite der Kelchblätter während des Fruchtstadiums (360×1).

Die Verbindung zwischen den Fußzellen und den Köpfchenzellen findet durch die Stielzelle statt, welche durch ihre dicken, sehr stark kutikularisierten Seitenwände ausgezeichnet ist. Diese Stielzelle bildet gleichsam einen festen Zylinder, welcher den schildförmigen Teil der Hydatode trägt. Die Köpfchenzellen sind von wechselnder Anzahl und Größe je nach dem Alter der Hydatode. Gleich wie die übrigen Zellen haben sie reichlichen plasmatischen Inhalt und große Zellkerne. Bemerkenswert ist, daß diese Zellen hier wie bei so vielen anderen Wasserdrüsen sehr stark kutikularisiert sind. Dies scheint in Widerspruch mit ihrer Funktion als Wasserabsonderungsorgane zu stehen, da ja die Kutikula allgemein als mehr oder weniger undurchlässig für

Wasser angesehen wird. Koorders hat sich in seiner Arbeit ausführlich mit diesem Kapitel beschäftigt. Er hat ja auch manchmal zahlreiche Beispiele für eben diesen Hydatodentypus beobachtet, von dem er auch sehr instruktive Abbildungen geliefert hat. Nach eigenen Beobachtungen und Angaben und solchen anderer Verfasser (Pfeffer, Stadler, Haberlandt, Schimper, Schniewind-Thies u. a.) über die Permeabilität der Kutikula für Wasser und Lösungen kommt Koorders zu dem Resultate, daß bei den Hydatoden die Absonderung direkt durch die homogene Kutikula, in welcher überhaupt keine Porenbildungen beobachtet werden können, stattfindet. Da eingehende und endgültige Untersuchungen bisher über die chemische Natur kutikularisierter Membranen nicht vorliegen, könnte man sich natürlich die Möglichkeit denken, daß diese hinsichtlich der Durchlässigkeit sehr bedeutende Verschiedenheiten aufweisen könnten. Dieses wird ja auch bestätigt durch die Beobachtungen Haberlandts über gewisse chemische Abweichungen, welche die kutikularisierte Hydatodenwand von der Kutikula der Epidermis bei Bignonia brasiliensis zeigt. Diesem zufolge wird auch Haberlandt zu der Annahme geführt, daß die Kutikula der Hydatode von Bignonia brasiliensis einen andern chemischen Charakter hat, was den Erklärungsgrund für ihre Permeabilität abgeben dürfte. Betreffs der kutikularisierten Wände der Schüsselnektarien bei Parmentiera cerifera und Crescentia Cujete konnte aber Koorders feststellen, daß „sie mit tüpfelartigen, verdünnten, aber nicht perforierten Stellen“ versehen (l. c. pag. 462) waren. Diese Poren kommen nur an solchen Stellen vor, wo Sekretion stattfindet, wie in der oberen Kutikula. Aber schon 1894 hatte

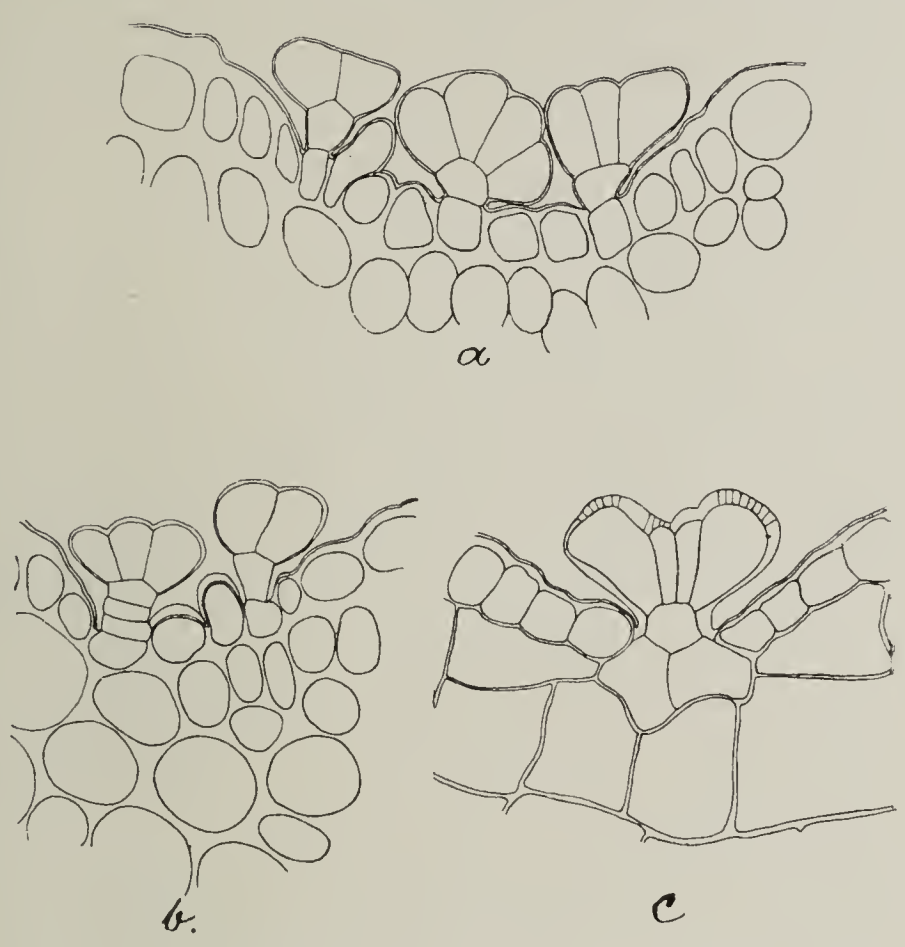

Fig. 7. Stictocardia tiliæfolia. Hydatoden an der Innenseite der Kelchblätter, *a* und *b* während des Knospenstadiums teilweise noch in Entwicklung; *c* im Fruchtstadium, mit Eau de Javelle behandelt und die poröse Kutikula zeigend. (*a* und *b*: 360×1; *c*: 630×1.)

Haberlandt eine Hydatode mit siebartig durchlöcherter Kutikula bei Anamirta Cocculus beschrieben und abgebildet. Bei dieser Pflanze kann nämlich die Hydatodenspitze entweder der Kutikula ganz entbehren oder auch eine solche, aber eine perforierte, haben. In seiner Arbeit über „Sinnesorgane im Pflanzenreich" hat Haberlandt (1901) seitdem weitere wichtige Beobachtungen über perforierte Kutikula bei den Drüsen von Drosophyllum lusitanicum mitgeteilt. Nach Behandlung mit Eau de Javelle konnten bei stärkster Vergrößerung sehr feine Poren wahrgenommen werden, und Haberlandt liefert auch von solchen eine Abbildung in Fig. 12, Taf. IV. Bei Drosera rotundifolia ist auch nach Haberlandt eine solche Porosität sehr wahrscheinlich, wenn auch noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Seitdem hat auch Fenner in einer Abhandlung über einige Insektivoren festgestellt, daß Poren in den Kutikularschichten der Drüsen der Blätter von Pinguicula vulgaris vorkommen, wie er auch die Beobachtungen Haberlandts betreffs Drosophyllum bestätigt.

Diese Angaben veranlaßten mich, des näheren nachzuforschen, ob Poren vielleicht in den Hydatoden bei Stictocardia tiliæfolia nachgewiesen werden könnten. Mikrotomschnitte wurden einer mehrstündigen Einwirkung von Eau de Javelle ausgesetzt. Nach vorsichtiger Abspülung und Behandlung mit Chlorzinkjod gelang es mir auch, porenähnliche Spaltungen in der Kutikula zu beobachten (Fig. 7, c). Hierfür sind aber speziell günstige Schnitte und starke Vergrößerung erforderlich. Sie erscheinen als schwach dunklere Spalten in den Außenwänden der Köpfchenzellen. Ob wirkliche Mündungen durch die Wand vorkommen, mag jedoch dahingestellt bleiben. Anderseits aber kann man manchmal auf Flächenschnitten feine Punkte auf der Kutikula wahrnehmen, welche wohl wahrscheinlich die Mündungen dieser Poren sind. Da die Präparate nach der Behandlung mit Eau de Javelle sehr zerbrechlich und schwer hantierlich werden, ist der Nachweis der Poren etwas mühsam. Jedenfalls geht aus meinen Beobachtungen hervor, daß in diesem Falle die Wasserabsonderung der Hydatoden durch eine mehr oder weniger dicke Kutikula in Zusammenhang mit porenähnlichen Bildungen in der Kutikula steht, wie dies auch der Fall ist mit anderen Drüsen, z. B. bei Drosophyllum und Drosera. Die Lücke in der Beweisführung, welche darin liegen würde, daß ich nicht an lebendigem Material dieser Pflanze direkt auf experimentelle Weise die Wasserabsonderung studiert habe, spielt wohl keine Rolle, da man bei einer vergleichenden Untersuchung dieser Bildungen und anderer Hydatoden

nicht gut bezweifeln kann, daß die reichliche Sekretion eben durch dieselben vor sich geht.

Die Entwicklungsgeschichte der Hydatoden ist aus Fig. 7 ersichtlich, welche verschiedene Stadien von Hydatoden junger Kelchblätter zeigt. Fig. 7 *a*, *b* zeigt, wie eine Epidermiszelle schon frühzeitig, durch ihre wohlentwickelte Kutikula ausgezeichnet, sich hervorwölbt. Diese Zelle teilt sich dann durch tangentiale Wände, wodurch die Stielzelle von der Fußzelle unten und von der Anlage der Köpfchenzellen oben abgegrenzt wird. Bisweilen können sich mehrere solche tangentiale Wände bilden (Fig. 7 *b*), wo dann die Stielzelle der Hydatode mehrzellig wird. Dann teilt sich auch die Spitzenzelle, so daß sie vielzellig wird, welche Vielzelligkeit weiter noch durch tangentiale Tei-

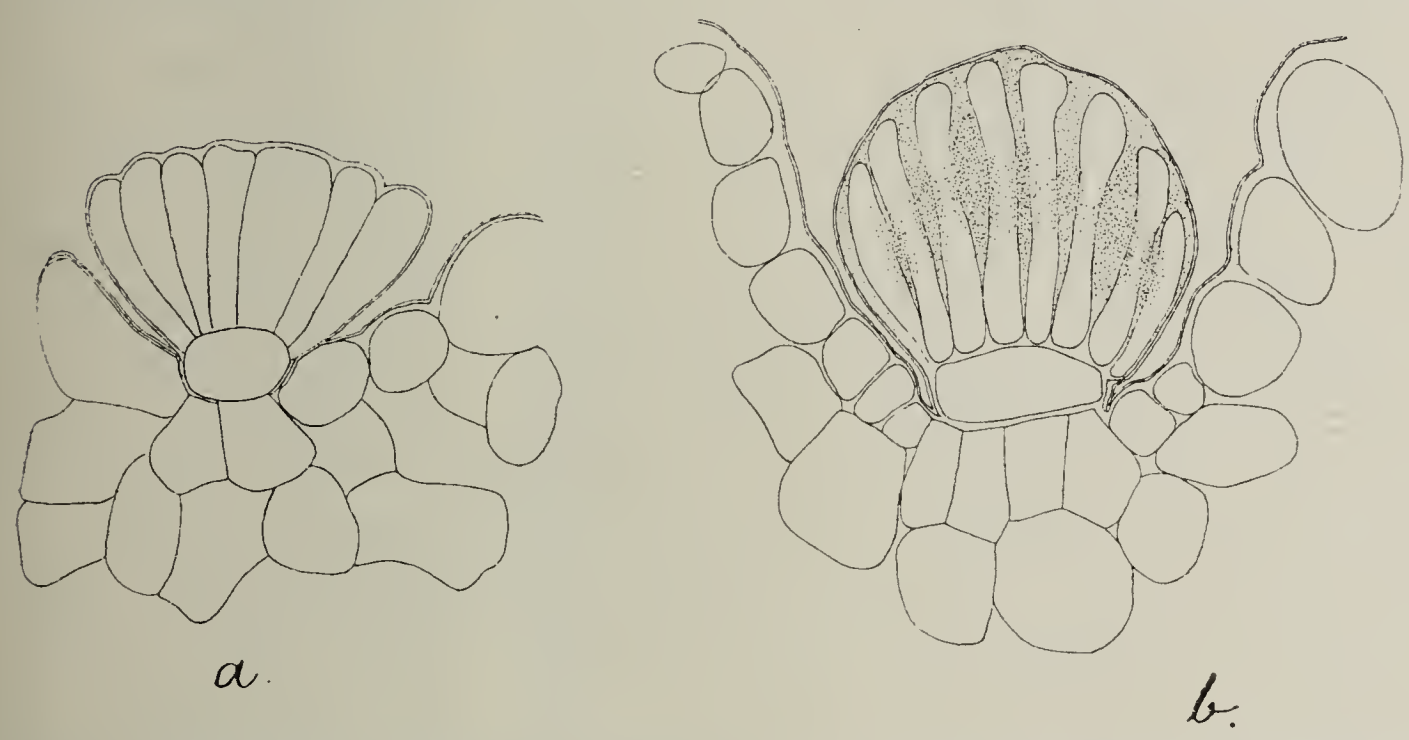

Fig. 8. Stictocardia tiliæfolia. Drüsenhaare an der Unterseite des Laubblattes, *a* Jugendstadium, *b* vollentwickeltes Stadium, die verschleimten Seiten- und Außenwände schraffiert (360×1).

lungen vermehrt wird, so daß die ausgewachsenen Hydatoden eine so große Köpfchenpartie wie in Fig. 6 haben. So groß werden niemals die im übrigen betreffs Bau und Entwickelung mit den Hydatoden gleichartigen, aber als Schuppen funktionierenden Trichome auf der Außenseite der Kelchblätter.

Zum Vergleich mögen hier auch die Trichombildungen des Blattes erwähnt werden. Stictocardia ist seit langem bekannt durch ihre ungewöhnlich großen, schon mit bloßem Auge erkennbaren Drüsenhaare (Fig. 8). Diese kommen nur auf der Unterseite des Blattes vor. Auf der Oberseite finden sich ebenfalls Trichombildungen, aber weit spärlicher, und sie erreichen niemals die Größe und Form wie diejenigen der Unterseite. Sie haben dagegen mehr ein Aussehen gleich dem der

Schuppen auf dem Kelchaußenrand. Ob sie außerdem auch als Hydatoden funktionieren können, mag dahingestellt bleiben. Aber das tun mit Sicherheit nicht die großen Drüsen auf der Unterseite der Blätter. Diese schließlich tief eingesenkten Bildungen (Fig. 8 b) werden wie die anderen Haare angelegt, denen sie im Anfang auch ähneln (Fig. 8 a); sie sind dann mehr oder wenig schildförmig. Bald aber tritt eine starke Verdickung nebst Verschleimung in den Seiten- und Außenwänden innerhalb der Kutikula ein (Fig. 8 b), wie das ja gewöhnlich der Fall bei Colleteren ist. Im Zusammenhange hiermit ändert sich auch die Form des Haares mehr und mehr zur Kugelform. Das schleimige Sekret wird von Chlorzinkjod gelbbraun gefärbt und hebt sich daher auch scharf gegen die blauen Cellulosewände ab. Wie der Schleim austritt, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden, manchmal aber sind die Gruben in dem Blattgewebe rings um die Drüse mit solchem Sekret angefüllt. Wahrscheinlich birst die Kutikula, wie das der Fall ist bei anderen Colleteren. Jedenfalls kann man bei diesen Colleteren nach längerer Behandlung mit Eau de Javelle nicht mehr etwaige Poren oder Spalten in der sehr dünnen Kutikula beobachten. Hierin besteht also ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen als Colleteren funktionierenden Haaren auf der Unterseite des Blattes und jenen als Hydatoden dienenden auf der Innenseite der Kelchblätter. Der ersten Entwicklung nach morphologisch gleichartig, sind also alle Trichome bei Stictocardia aus demselben Typus abzuleiten. Sie sind ein neues Beispiel für den engen genetischen Zusammenhang, wie ihn Koorders als charakteristisch für so viele Schuppen, Hydatoden, Nectarien und Colleteren hervorgehoben hat.

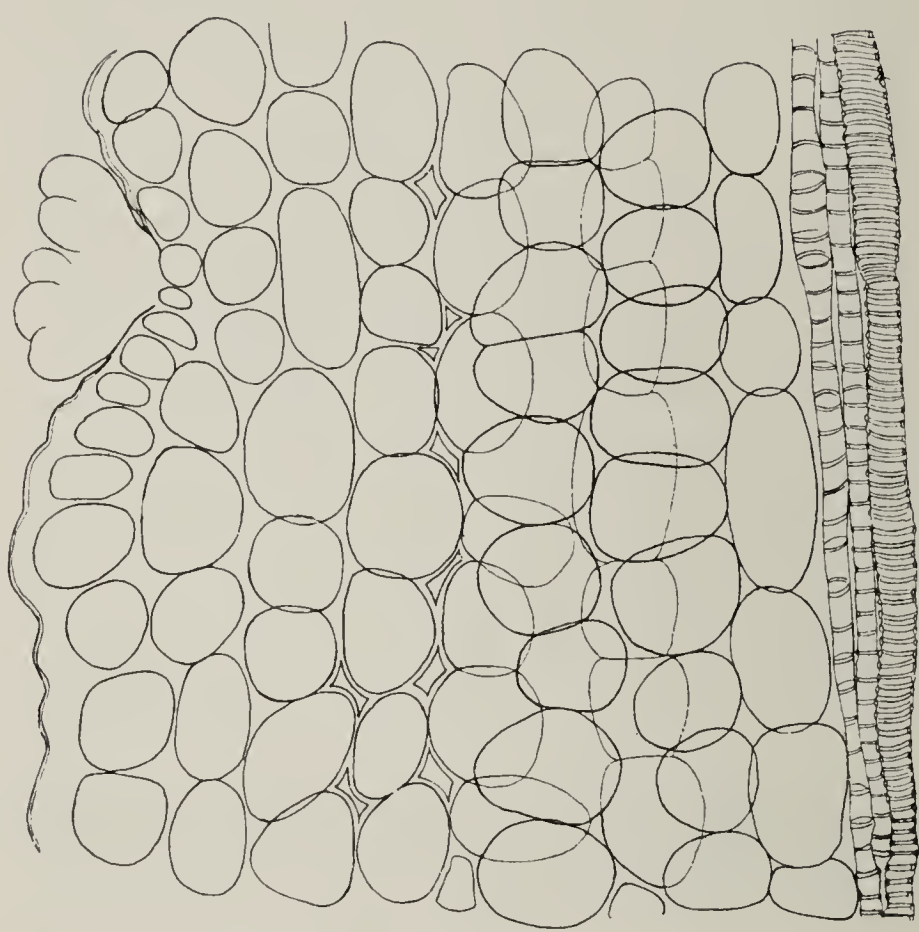

Fig. 9. Stictocardia tiliæfolia. Längsschnitt durch Kelchblatt, Innenseite, Knospenstadium (360×1).

Es seien nun auch die sekundären anatomischen Veränderungen in den Kelchblättern nebst ihrem Dickenzuwachs erwähnt. Auf dem Knospenstadium sind alle Kelchblätter untereinander ungefähr gleichförmig in bezug auf die Dicke. Der Querschnitt beträgt ungefähr 1—1,5 mm. Das Kelchblatt ist in seiner Mitte von einem Gefäßbündel durchzogen, und das Gewebe außen ist ein ziemlich kleinzelliges, parenchymatisches Assimilationsgewebe mit isolierten einzelnen Trichomen. Innerhalb des Gefäßbündels dagegen kommt ein ziemlich großzelliges Gewebe von mehr meristematischer Natur vor (Fig. 9). Chromatophoren fehlen, und die Zellen haben hyalinen Inhalt. Sie liegen in deutlichen Längsreihen mit langen Interzellularräumen hier und da zwischeneinander. Die Mächtigkeit dieses Gewebes ist bedeutend geringer als die des Gewebes

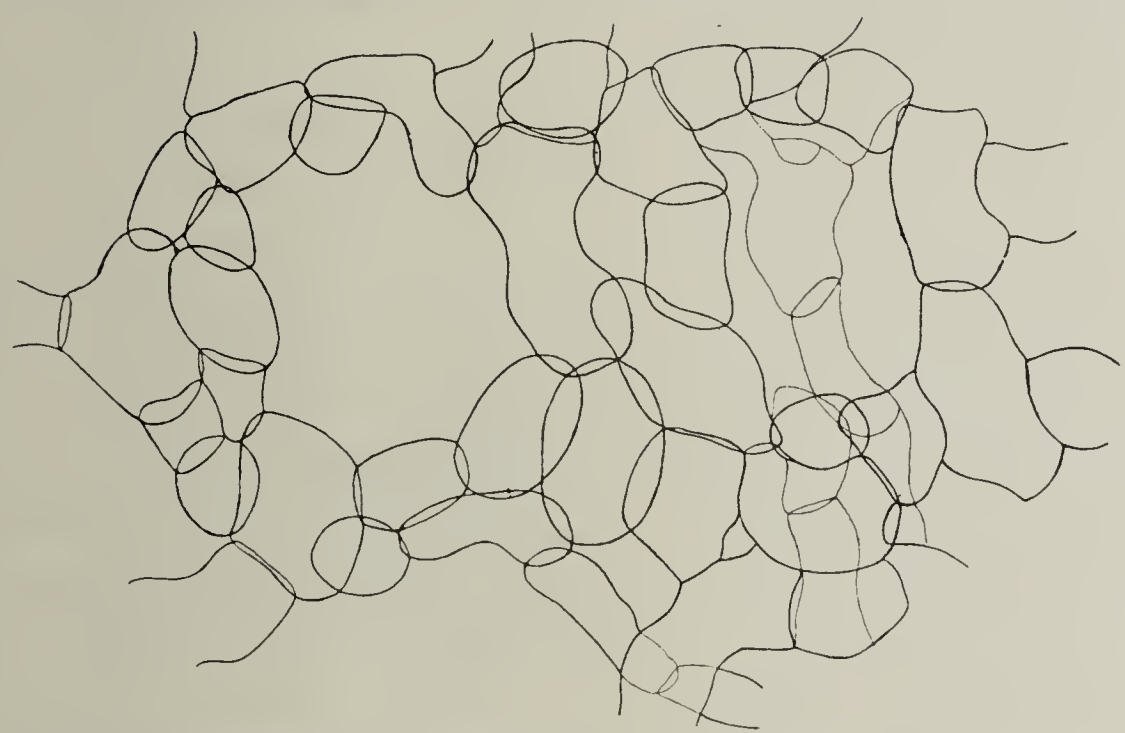

Fig. 10. Stictocardia tiliæfolia. Längsschnitt durch Kelchblatt, Innenseite, aërenchymatisch schwammartig ausgewachsen, Fruchtstadium (270×1).

außerhalb des Gefäßbündels und verhält sich zu dieser wie 1 : 3. Wenn nun die Kelchblätter wachsen, so ist die Dickenzunahme ausschließlich dem innerhalb des Gefäßbündels gelegenen Teile zuzuschreiben, während das Gewebe außen hinsichtlich der Dicke ganz unverändert bleibt. Während das Kelchblatt auf dem Fruchtstadium ungefähr 3—4 mm dick ist, also 3—4mal dicker als auf dem Knospenstadium, so ist der Teil außerhalb des Gefäßbündels von ungefähr genau derselben Größe, sowohl auf dem Knospen- wie auf dem Fruchtstadium. Der Zuwachs kommt also ganz und gar dem Gewebe innerhalb des Gefäßbündels zu, welches Gewebe bis zu 10mal dicker als während des Knospenstadiums wird. Dieser starke Zuwachs ist nun nahezu ausschließlich einer Streckung der Zellen zuzuschreiben. Ein Schnitt durch das Gewebe auf diesem Stadium (Fig. 10) zeigt ein lakunöses Gewebe

mit oft armähnlich ausgedehnten Zellen mit großen Interzellularräumen. Die Zellen erinnern bezüglich der Form an die, welche im Markparenchym vieler Gräser und Halbgräser gefunden werden. Das Ganze bildet ein sehr schwammiges, an Ärenchym erinnerndes Gewebe. Eigentümlich und bemerkenswert ist, daß auch ein solcher Fall — eine aërenchymatische Ausbildung von solchen Gewebepartien, welche in Berührung mit der Wasserschicht kommen — seine Analogie in einem von Koorders (l. c. pag. 394) untersuchten Wasserkelch, nämlich bei Parmentiera cerifera, hat. Da ist es aber die Blumenkrone, welche große Lakunen in ihrem Gewebe hat, und zwar eben dort, wo dasselbe dem Wasserbad ausgesetzt ist. Koorders sieht hierin eine Bildung, welche die Aufgabe hat, dem von Flüssigkeit umgebenen Teile eine innere Atmosphäre für die Atmung zu geben, in gleicher Weise wie bei den Wasserpflanzen. Die Hydatoden entbehren sowohl auf dem Knospen- wie auf dem Fruchtstadium eines direkten Anschlusses an das Leitungssystem.

Fig. 11. Stictocardia tiliæfolia. Querschnitt durch den inneren Teil der Fruchtwand. Die Frucht ausgewachsen, aber noch nicht ganz reif (360×1).

In diesem Zusammenhange mag auch erwähnt werden, daß in den Wasserkelchen bei Stictocardia Bakterienanhäufungen und Pilzhyphen sehr allgemein sind, wie das bei allen anderen beobachteten ähnlichen Bildungen auch der Fall ist. Schleimige Bakterienanhäufungen kann man beobachten rings um die Hydatoden schon im Knospenstadium. Die Pilzhyphen dagegen habe ich nur während des Fruchtstadiums gesehen. Da die Kelchblätter, wenn das Fruchtstadium eintritt, schon einige Zeit lang getrennt gewesen sind, so ist es ja sehr leicht für Pilzsporen hineinzukommen, die dann nachher einen sehr günstigen Platz für weitere Entwicklung in der Feuchtigkeit zwischen den Kelchblättern haben.

Schließlich mag in diesem Zusammenhange auch mit einigen Worten der Bau der Fruchtwand erwähnt werden. Die Frucht ist eine Schließfrucht mit 4 Samen. Die Fruchtwand ist sehr dünn, bei der Reife pergamentartig hart. Die Hartheit beruht auf einer Steinzellschicht, welche in einer Mächtigkeit von 6—8 Zellreihen auf der Innenseite der Fruchtwand sich entwickelt. Bemerkenswert ist, daß die Verholzung dieser Steinzellen verhältnismäßig sehr spät eintritt. Noch lange nachdem die Fruchtwand schon ihre definitive Größe erreicht hat, läßt sich keine Verholzung konstatieren, nur eine schwach zunehmende Verdickung.

Auf sehr frühzeitigem Stadium hat die Fruchtwand ein Aussehen wie in Fig. 11. Am nächsten innerhalb der Epidermis der Innenseite kann man ein paar Reihen rektangulärer Zellen mit einer schwachen Andeutung von ein wenig verdickten Wänden wahrnehmen. Nach innen davon liegt eine Schicht, in der die Zellen ganz mit großen Calciumoxalatkristallen ausgefüllt sind. Solche kommen bei dieser Pflanze auf einem späteren Stadium, besonders in den Kelchblättern, sehr häufig vor, sie sind aber dann zu Kristalldrüsen angehäuft. Hier sind die Kristalle einzeln und so groß, daß sie manchmal einzeln die ganze Zelle ausfüllen. Werden sie mit Salzsäure gelöst, so kann man leicht beobachten, daß diese Zellen auch an Stärke und Eiweißstoffen sehr reich sind. Nun bleibt so diese Zellenschicht ziemlich lange Zeit, und erst unmittelbar vor der Reife der Frucht tritt die Verholzung der Steinzellschicht ein (Fig. 12). Gleichzeitig scheinen dann auch einzelne sehr große Steinzellen an der Innenseite neugebildet zu werden. Das reichlich angehäufte Baumaterial ist nun verbraucht, und nur spärliche Calciumoxalatkristalle können, wie zwischen den Steinzellen eingesprengt, beobachtet werden.

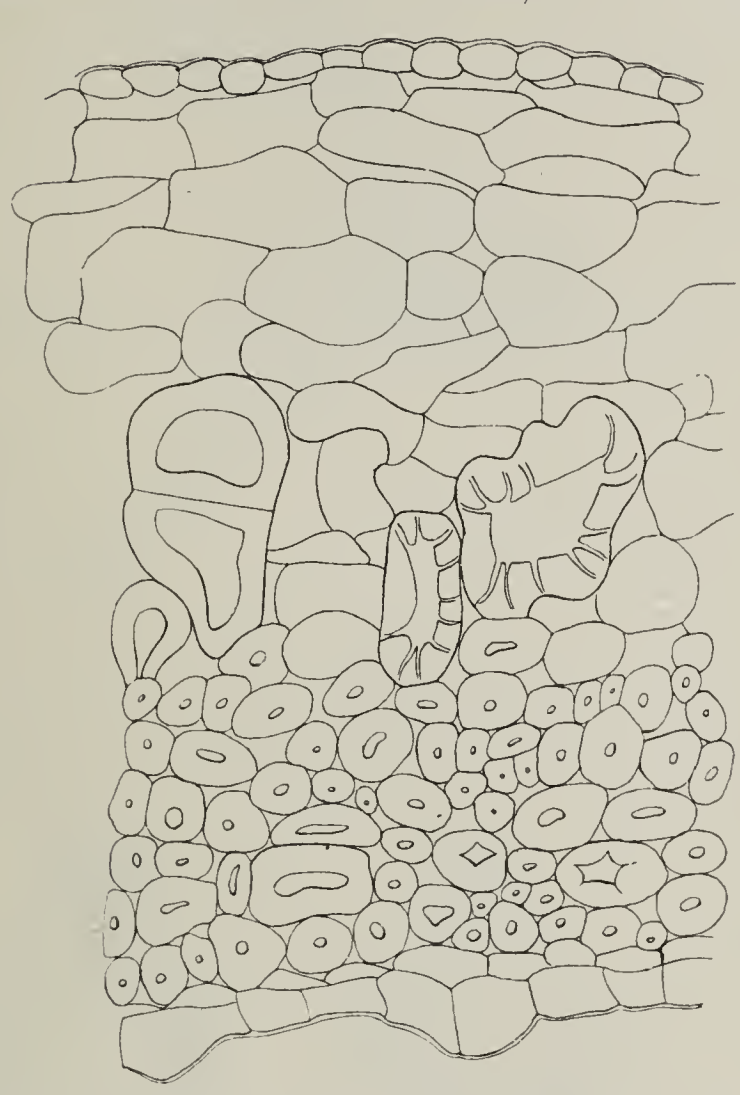

Fig. 12. Stictocardia tiliæfolia. Querschnitt durch ganz reife Fruchtwand (360×1).

Es herrscht also hier eine offenbare Korrelation zwischen der Ausbildung der Fruchtwand und dem Zuwachs der Kelchblätter. Diese besteht darin, daß die Fruchtwand sehr dünn ist und sehr lange während der Entwicklung aller mechanischen Elemente entbehrt. Statt dessen wird da die Fruchtanlage durch die Kelchblätter und die daraus ausgeschiedene Wasserschicht geschützt. Erst kurz vor der Reife, wenn die Wasserabsonderung aufgehört hat und die Kelchblätter zu schrumpfen anfangen, tritt die Verholzung in der Steinzellschicht ein.

Wie die Früchte verbreitet werden, ist mir nicht bekannt. Wahrscheinlich fallen sie ab und werden durch Vermoderung geöffnet, wobei die großen gelbhaarigen Samen herauskommen.

Operculina Turpethum (L.) Peter

Zu den Convolvulaceen mit ausgeprägtem postfloralem Wachstum der Kelchblätter gehört auch Operculina Turpethum, eine Pflanze, welche ich Gelegenheit hatte in Buitenzorg zu beobachten. Fig. 13, 14 zeigen Knospen-, Blüten- und Fruchtstadium. Nach meinen Anzeichnungen

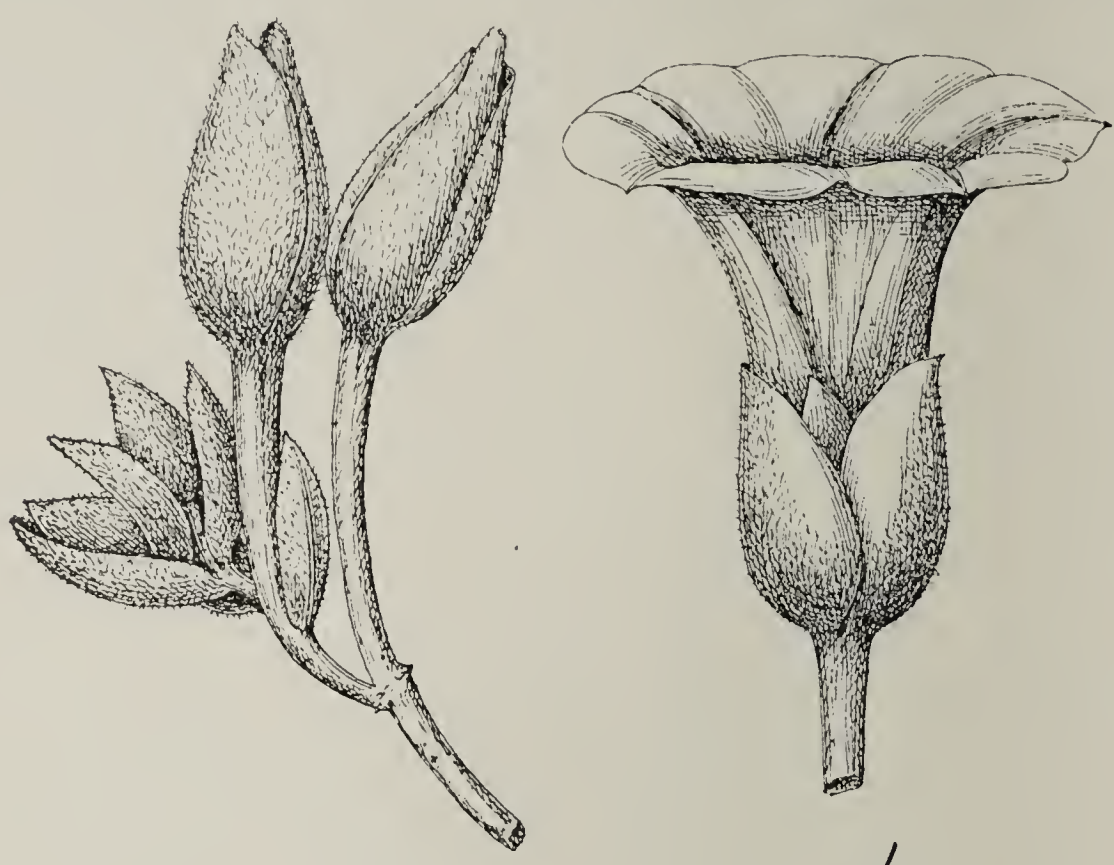

Fig. 13. Operculina Turpethum. *a* Knospen, *b* Blüte (1×1).

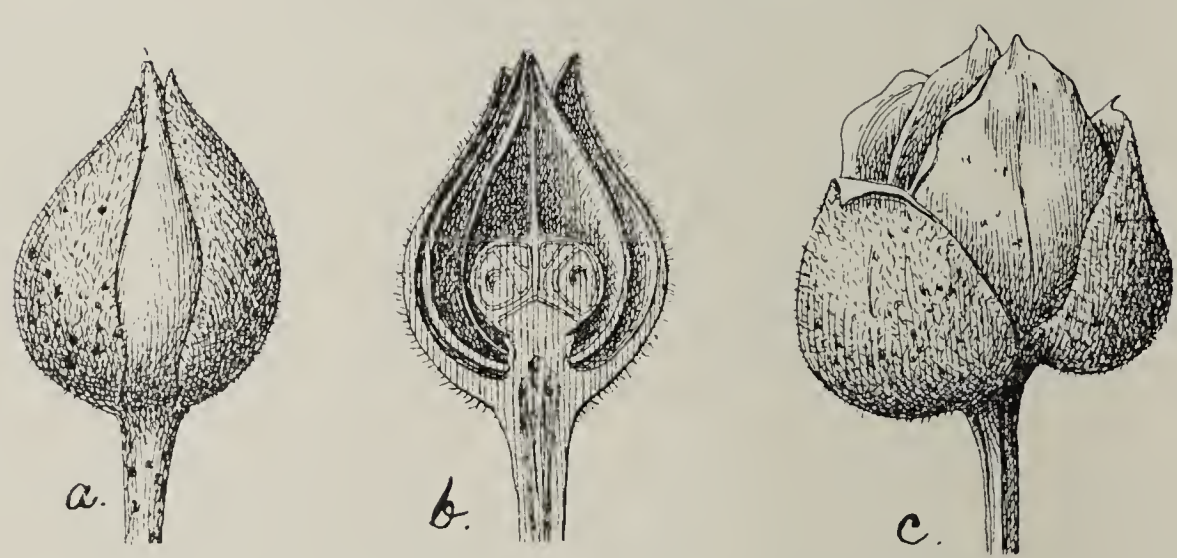

Fig. 14. Operculina Turpethum. *a* Frucht mit umhüllenden Kelchblättern; *b* dieselbe durchgeschnitten; *c* reife Frucht mit wieder geöffneten Kelchblättern (1×1).

aus Buitenzorg sind die anwachsenden Kelchblätter meistens feucht von einer klebrigen Flüssigkeit, und dieses gilt besonders von den drei inneren Kelchblättern. Bei Operculina Turpethum kommt nämlich wie bei so vielen anderen Convolvulaceen eine Differenzierung in dem Kelche vor, welche sich darin zeigt, daß die zwei äußeren Kelchblätter

durch ihre reichliche Behaarung wesentlich von den drei inneren abweichen. Es sind nun diese drei inneren Kelchblätter, welche feuchtklebrig sind, und hier kommen auch Gruppen von Drüsenhaaren vor von — der Hauptsache nach — demselben Bau wie bei Stictocardia.

Eine vergleichende Untersuchung der Kelchblätter im Knospen- und im Fruchtstadium ergibt folgendes Resultat. Die drei inneren Kelchblätter tragen im Knospenstadium kleine isolierte Gruppen von Trichomenanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien von einem Aussehen wie in Fig. 15 und 16. Im allgemeinen befinden sich die jüngeren Stadien an den Rändern des Blattes. Die drei inneren Kelchblätter sind ganz gleichförmig in bezug auf Bau und Entwicklung. Die zwei äußeren dagegen, welche untereinander gleichförmig sind, weichen von den inneren ab. Sie unterscheiden sich von ihnen schon im Äußeren dadurch, daß sie auf der Außenseite reichlich behaart sind. Die Haare sind sehr lange Deckhaare von einem bei den Convolvulaceen nach Hallier sehr gewöhnlichen Typus, wie er von Solereder (pag. 641, Fig. 129, *A*) abgebildet ist. Solche Haare kommen auf den anderen Kelchblättern überhaupt nicht oder nur einzeln

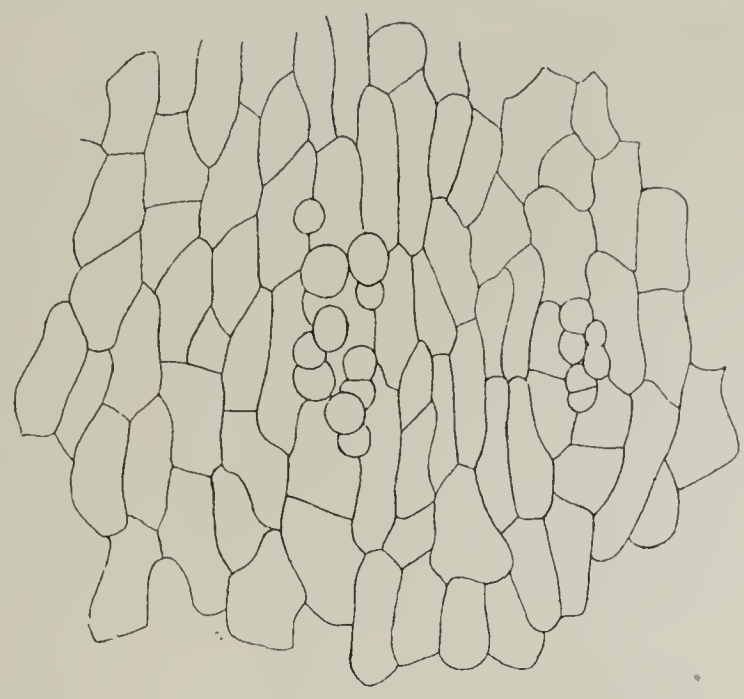

Fig. 15. Operculina Turpethum. Gruppe von Drüsenhaaranlagen an der Innenseite der inneren Kelchblätter, Knospenstadium (360×1).

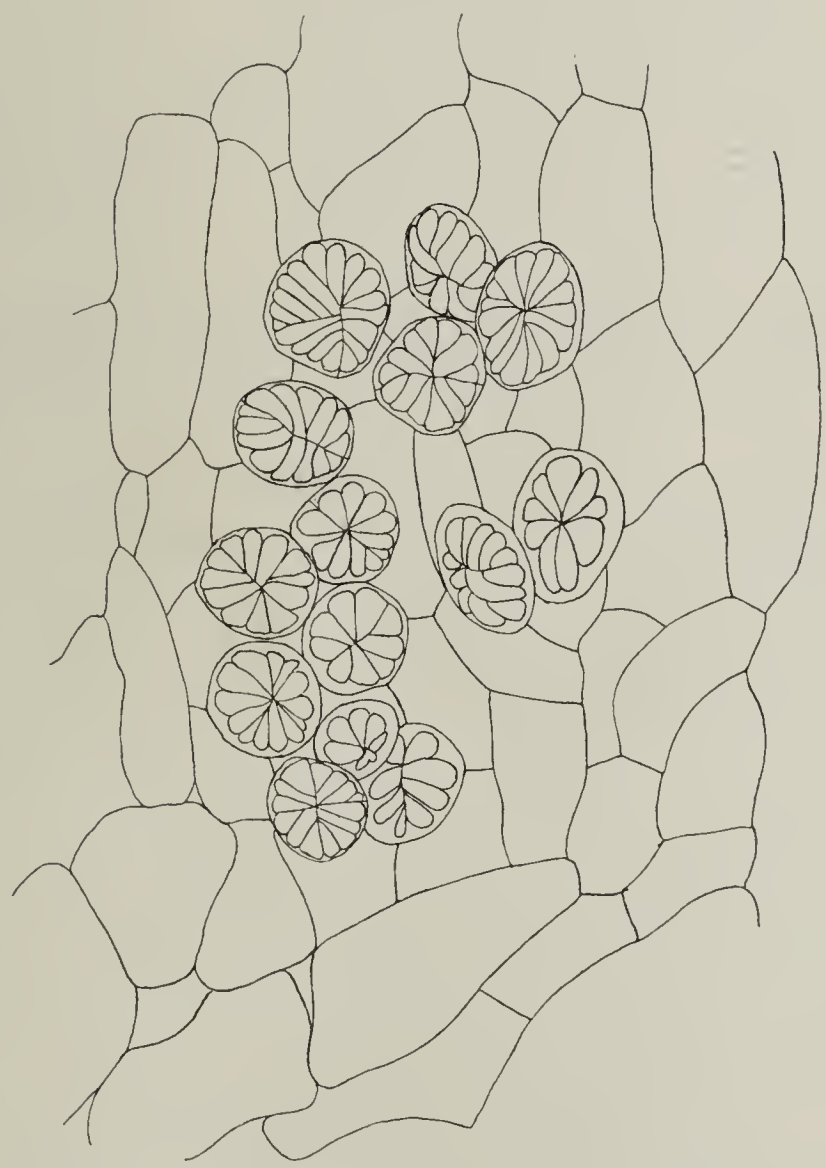

Fig. 16. Operculina Turpethum. Gruppe von Drüsenhaaren an der Innenseite der inneren Kelchblätter (360×1).

auf der Außenseite vor. Nun kommen auch auf den äußeren Kelchblättern auf der Innenseite schildförmige Haare von derselben Art wie auf den inneren Kelchblättern vor, aber sie sind alle einzeln und äußerst spärlich. Der Verschiedenheit, welche zwischen den zwei äußeren und den drei inneren Kelchblättern schon betreffs der Haarbedeckung besteht, entspricht auch eine verschiedene Ausbildung der Drüsenhaare, indem solche hauptsächlich auf den drei inneren Kelchblättern vorkommen. Gleich wie bei Stictocardia erreichen sie auch ihre volle Größe erst nach der Anthese im Fruchtstadium. Im Zusammenhang hiermit steht natürlich auch, daß nur während des Fruchtstadiums, aber gar nicht während des Knospenstadiums Absonderung von Flüssigkeit stattfindet. Sie funktionieren also mit größter Wahrscheinlichkeit als Hydatoden, aber die Schleimigkeit der Kelchblätter deutet auch daraufhin, daß sie nicht nur

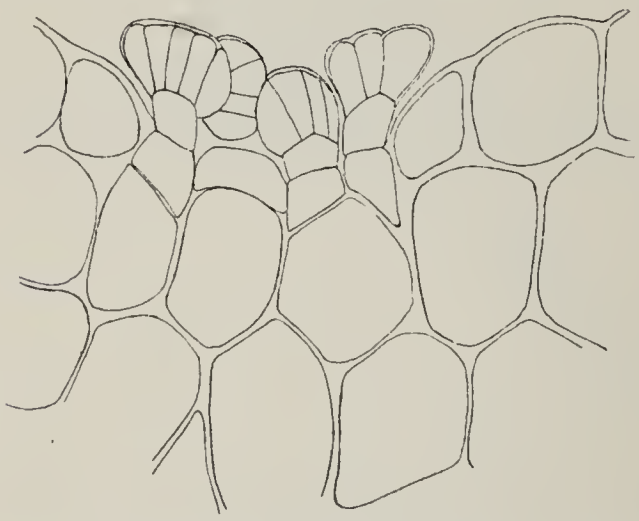

Fig. 17. Operculina Turpethum. Querschnitt durch eine Gruppe von Drüsenhaaren (360×1).

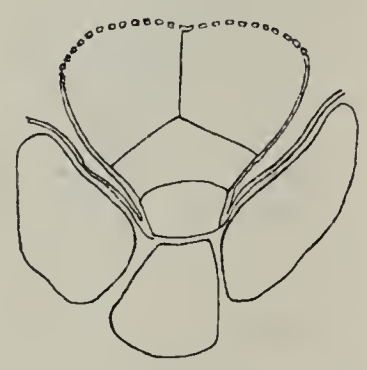

Fig. 18. Operculina Turpethum. Drüsenhaar an der Blattunterseite mit perforierter Kutikula (950×1).

Wasser, sondern auch Schleim absondern. Dieses ist übrigens kein ungewöhnlicher Fall. So hat Haberlandt bei verschiedenen Pflanzen, wie Peperomia exigua, Piper nigrum und Artocarpus integrifolia, drüsige Köpfchenhaare beobachtet, welche sowohl als schleimabsondernde Organe wie auch als Hydatoden funktionieren (l. c. pag. 522).

Betreffs ihres Baues stimmen diese Drüsenhaare in allem mit denen bei Stictocardia überein, nur sind sie bedeutend kleiner. Vollentwickelt sind sie im Querschnitt kaum halb so stark wie die bei Stictocardia (vergl. Fig. 16 und Fig. 6). Gleich wie bei Stictocardia sind die Gruppen eingesenkt (vergl. Fig. 17), und die Drüsenhaare sind kutikularisiert, jedoch nicht in so hohem Grade wie bei Stictocardia.

Gleichwie bei Stictocardia kommen auch bei Operculina auf den Blättern Haarbildungen von gleichartigem Aussehen wie die Drüsenhaare der Kelchblätter vor. Bei Stictocardia hat indessen die überwiegende Anzahl derselben einen ganz anderen Charakter und sind

deutliche Colleteren. Bei Operculina sind diese Haarbildungen verhältnismäßig spärlich und kommen nur vereinzelt auf den Unterseiten der Blätter vor. Was ihre Funktion betrifft, so kann ich darüber kein endgültiges Urteil abgeben, aber ihr Bau stimmt vollständig mit den Hydatoden von Stictocardia überein. Besonders ist hier die Perforierung der Kutikula nach Behandlung mit Eau de Javelle sehr deutlich. Die Poren kommen nur in der Außenwand vor, dagegen habe ich keine in den Seitenwänden gesehen (Fig. 18).

Die Veränderung, welche die Kelchblätter nach der Anthese erfahren, besteht in einer allgemeinen Größenzunahme. Diese ist im ganzen gleichförmig, so daß die verschiedenen Kelchblätter im Fruchtstadium untereinander ungefähr dasselbe Größenverhältnis haben wie im Knospenstadium. Vielleicht sind die zwei äußeren Blätter verhältnismäßig ein bißchen größer während des Fruchtstadiums. Bei allen Blättern tritt jedenfalls im Fruchtstadium eine Verdickung ein, aber diese ist nicht so ausgeprägt, indem die Blätter, welche vor der Anthese etwa 0,5 mm dick waren, im Fruchtstadium nur etwa 1 mm dick werden. Eine Ausbildung neuer Elemente kommt nicht vor, sondern nur Streckung schon vorhandener Elemente. Aber es besteht ein wesentlicher Unterschied hier im Vergleich mit Stictocardia, wo die Dicke der Kelchblätter etwa das Zehnfache erreicht, was in Zusammenhang mit der Ausbildung eines weiträumigen Intercellularsystems steht. Eine Ausbildung von Intercellularräumen kommt bei Operculina gar nicht vor. Hier sind aber große Sekretgänge vorhanden, was jedoch wohl in keinem Zusammenhange mit der Sekretion steht.

Betreffs des Vorkommens von Spaltöffnungen mag hervorgehoben werden, daß ebensowenig wie bei Stictocardia solche hier bei Operculina auf der Innenseite der Kelchblätter vorkommen. Dagegen kommen solche auf der Außenseite und besonders zahlreich auf den beiden äußeren Kelchblättern vor.

Wie bei Stictocardia ist die Fruchtwand äußerst dünn und bleibt sehr lange unverholzt. Unmittelbar vor der Reife tritt Verholzung in den drei bis vier inneren Schichten der Fruchtwand ein, indem gleichzeitig die außerhalb gelegenen Zellen einschrumpfen und wie welke Reste an der pergamentartigen, von den inneren Steinzellen gebildeten Schicht liegen.

Zur Zeit der Reife der Frucht trocknen die Kelchblätter zusammen. Gleichzeitig wird hierdurch der Kelch geöffnet, die papierdünne Fruchtwand zerbricht und die Samen werden frei.

Ipomoea alata R. Br.

Diese Pflanze (Fig. 19), von der ich Material in Peradeniya erhielt, gehört zu demselben Typus wie Operculina Turpethum. Die

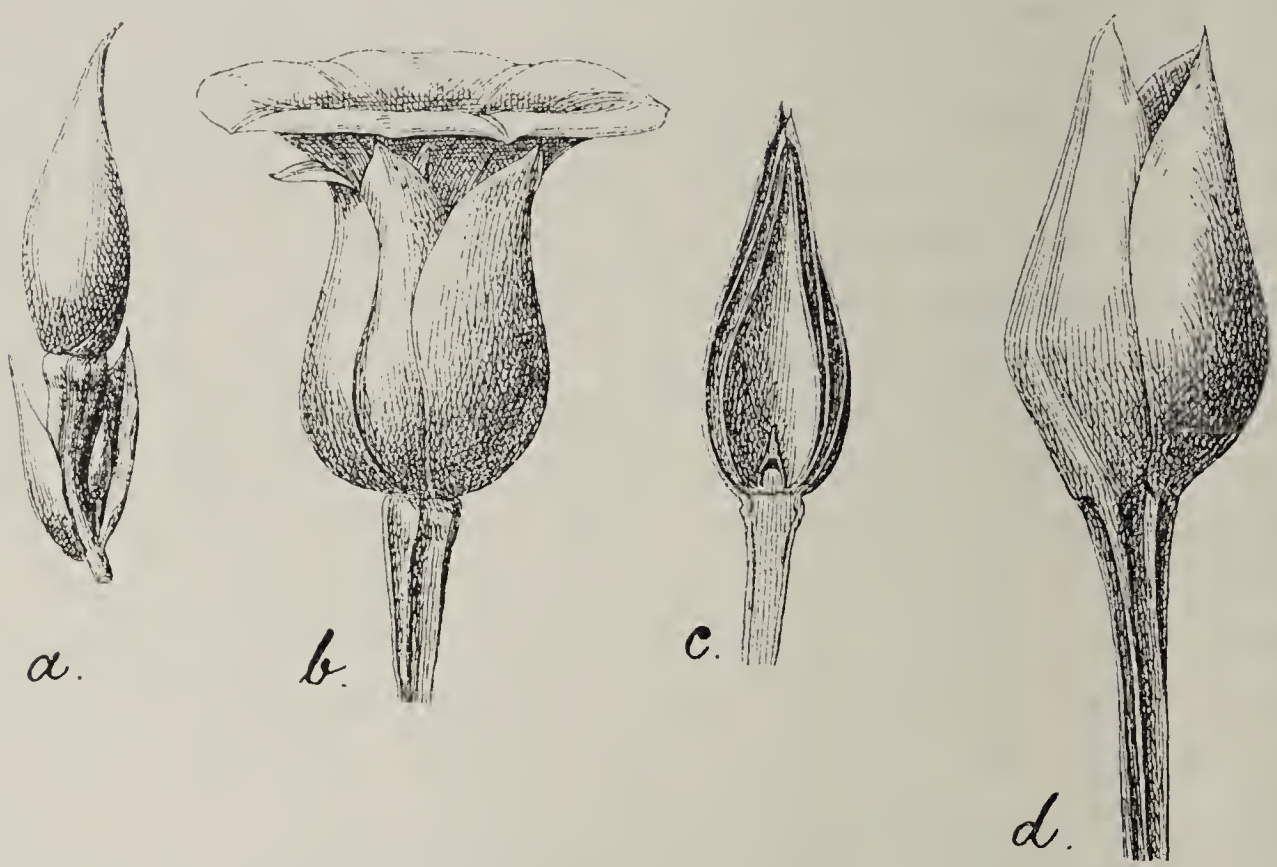

Fig. 19. Ipomoea alata. *a* Knospe; *b* Blüte; *c*, *d* verschiedene Fruchtstadien (1×1).

Kelchblätter entbehren doch hier auf der Außenseite der Deckhaare, und im Gegensatz zu Operculina sind sie untereinander gleichförmig. Nach der Anthese schließen sie sich rings um die Frucht zusammen, ganz wie bei Operculina (Fig. 19 *c*, *d*).

Fig. 20. Ipomoea alata. Einzelnes Drüsenhaar an der Außenseite eines Kelchblattes (360×1).

Untersucht man junge Kelche, z. B. von der Größe wie auf Fig. 19 *a*, gleich vor dem Blühen, so sind sie ein wenig schleimig. Dies dauert auch während der Anthese fort. Nach derselben schließen sich die Kelchblätter wieder zusammen, und bei Untersuchung wird man nun finden, daß die Schleimigkeit in nicht unbedeutendem Grade zugenommen hat, indem zwischen den Kelchblättern eine schleimig-wässrige Flüssigkeit abgesondert wird.

Untersucht man die Kelchblätter, wird man auf der Außenseite neben zahlreichen Spaltöffnungen einzelne Drüsenhaare (Fig. 20) finden von demselben Aussehen wie bei Stictocardia und Operculina, welche

im Fruchtstadium ganz schwarzbraun und sogar im Absterben sind. Die Innenseite dagegen verhält sich ein wenig verschieden bei den verschiedenen Kelchblättern. Die äußeren haben nur in spärlicher Anzahl kleine Gruppen von Drüsenhaaren, auf den inneren Kelchblättern dagegen sind sie zahlreicher und auch größer (Fig. 21). Wie aus den Figuren hervorgeht, haben sie ein ganz anderes Aussehen als die Drüsenhaare bei Stictocardia und Operculina und auch als diejenigen auf der Außenseite bei Ipomoea alata. Sie sind langgestreckt, was auf einer einseitigen Entwicklung der Köpfchenzelle beruht. Sie sind außerdem über die Blattfläche ausgebreitet. Ihre Entwicklung geht aus Fig. 22 und 23 hervor. Ihre Anlage ist im Anfang dieselbe wie bei Stictocardia (Fig. 23 *c* rechts und 23 *a*). Danach beginnt eine vermehrte Zellteilung in einseitiger, miteinander paralleler Richtung, so daß die ganze Haarbildung ein Aussehen bekommt wie auf Fig. 23 *c* und Fig. 21. Es sind ja natürlich diese Drüsenhaare, welche das schleimige Sekret absondern. Bei diesen Drüsenhaaren konnte auch nach Behandlung mit Eau de Javelle Porosität in der Wand nachgewiesen werden. Bei Ipomoea alata tritt keine nennens-

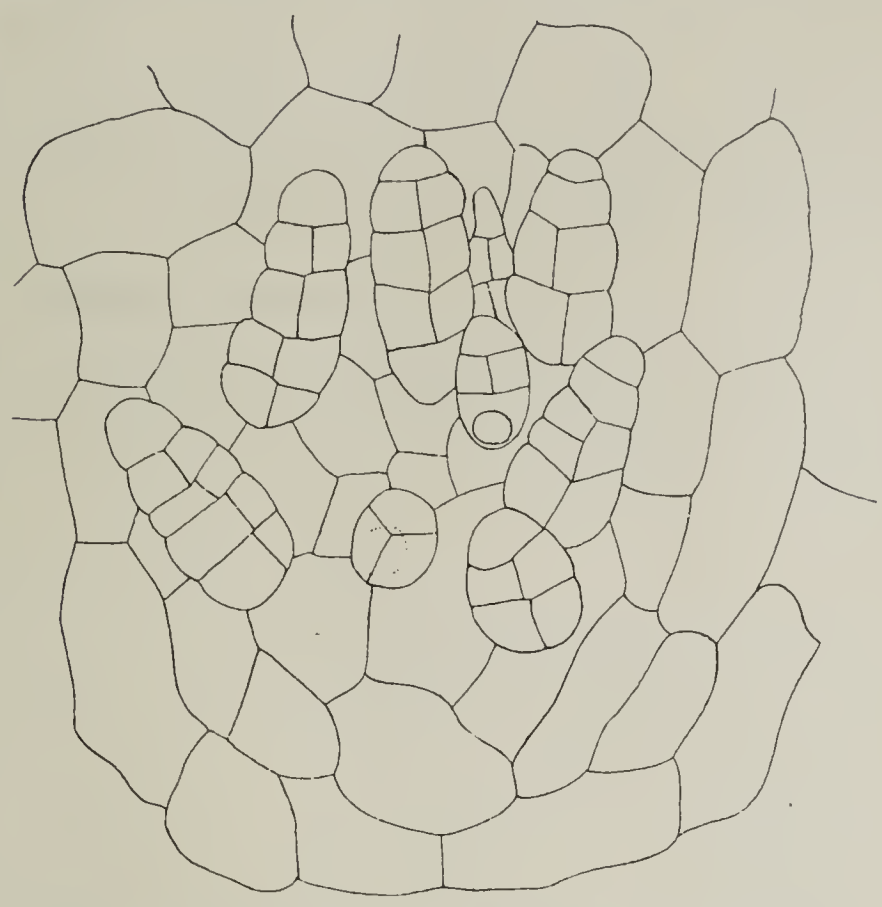

Fig. 21. Ipomoea alata. Gruppe von Drüsenhaaren an der Innenseite der Kelchblätter (360×1).

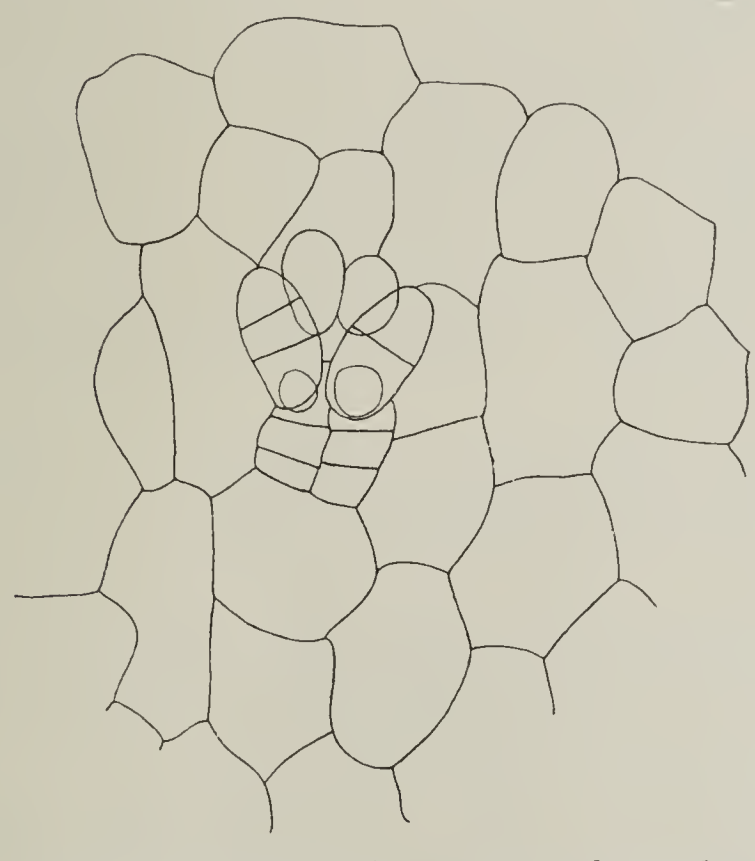

Fig. 22. Ipomoea alata. Drüsenhaaranlage an der Innenseite der Kelchblätter (360×1).

werte Verdickung der Kelchblätter nach der Anthese ein. Dagegen entwickeln sich hier in den Kelchblättern ein paar Reihen stark verholzter Zellen (Fig. 24) in den Innenseiten, und zwar schon vor der Anthese. Diese verholzten Schichten sind am schwächsten auf den inneren Kelchblättern entwickelt. Ein ganz reifes Fruchtstadium habe ich bei dieser Pflanze nicht beobachtet.

Ipomoea tuberosa L.

Diese Pflanze gehört zu demselben Typus wie Operculina und Ipomoea alata, mit welch letzterer sie am nächsten übereinstimmt. Die Kelchblätter sind sehr groß und erreichen beinahe schon im

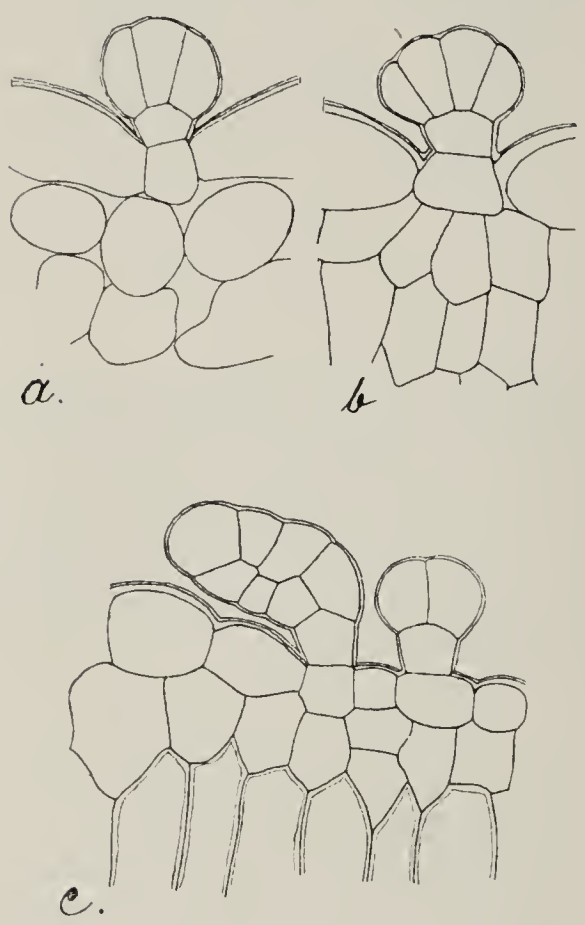

Fig. 23. Ipomoea alata. Drüsenhaare in verschiedenen Entwicklungsstadien (360×1).

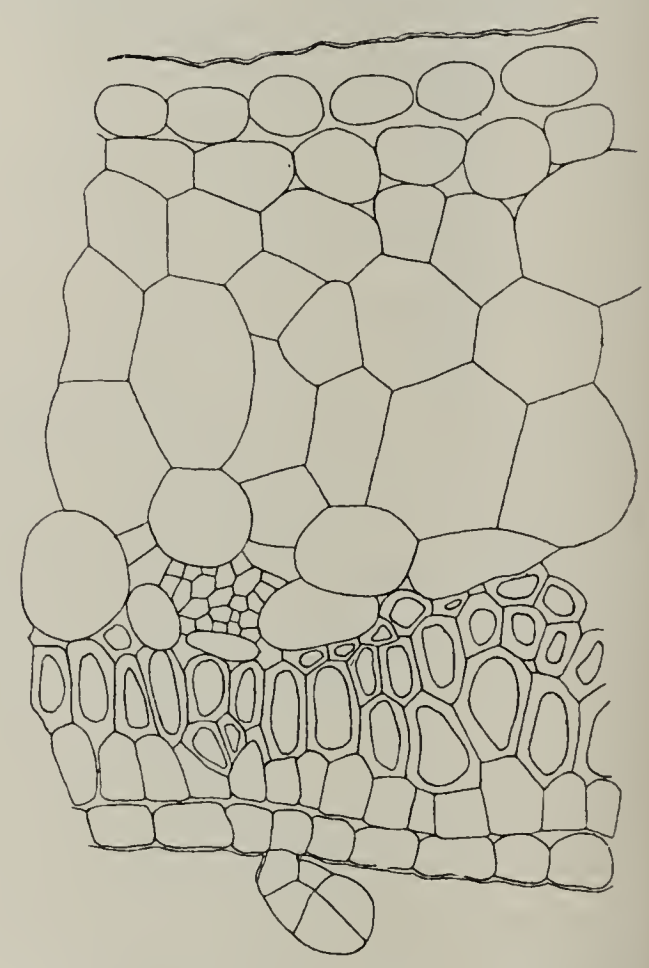

Fig. 24. Ipomoea alata. Kelchblatt im Querschnitt (200×1).

Knospenstadium gleich vor der Anthese ihre definitive Größe. Sie haben dann eine Länge bis zu 3,5 cm und eine Breite bis zu 2,5 cm. Nach meinen Beobachtungen über diese Pflanze in Peradeniya sind die Kelchblätter innen sehr feucht und schleimig, während des Knospenstadiums wie auch während der Anthese und des Fruchtstadiums. Auf der Innenseite der Kelchblätter kommen sehr spärliche, aber große Drüsenhaare vor, welche ihr Maximum während der Anthese und des Fruchtstadiums erreichen. Sie sind von dem schildförmigen Typus wie bei Stictocardia und haben ein sehr hübsches Aussehen mit den strahlenförmig verzweigten Wänden (Fig. 25).

Im Gegensatz zum Verhältnis bei Ipomoea alata tritt hier bei Ipomoea tuberosa überhaupt keine Verholzung in irgend einer Partie der Kelchblätter ein.

Ipomoea pes capræ L.

Bei dieser Art erreichen die Kelchblätter niemals eine bedeutendere Größe, indem sie nach der Anthese kaum zunehmen. Schon in einem frühen Knospenstadium haben sie auf der Innenseite zahlreiche vereinzelte Drüsenhaare von demselben Typus wie bei Stictocardia, aber bedeutend weniger. Eine bedeutendere Sekretabsonderung kommt nicht vor.

Ipomoea Nil Roth

Die Kelchblätter bei dieser Art haben lang ausgezogene Spitzen, und nur die Basalteile umschließen die Frucht. Hier auf diesen basalen Abschnitten auf der Innenseite kommen lange Reihen von kleinen Drüsenhaaren von dem Stictocardia-Typus vor, aber sichtbare Sekretion ist nicht vorhanden. Einzelne Drüsen kommen auch auf der Außenseite vor. Im basalen Abschnitt befindet sich eine sekundäre Verdickung, welche auf einer Zellenstreckung und Bildung von Lakunen beruht. Einige Zellenreihen sind auch kollenchymatisch verdickt.

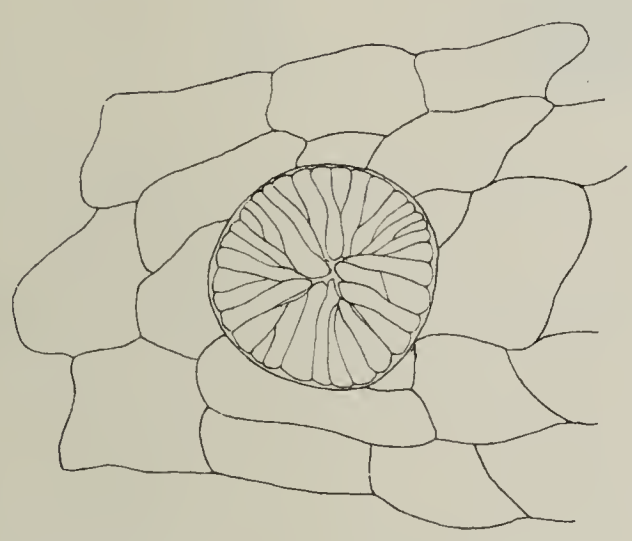

Fig. 25. Ipomoea tuberosa. Drüsenhaar an der Innenseite der Kelchblätter (360×1).

Fig. 26. Ipomoea Nil. Frucht (1×1).

Quamoclit vulgaris Choisy

Kleine Kelchblätter ohne nennenswerte Zunahme nach der Anthese mit einzelnen Drüsenhaargruppen ohne sichtbare Sekretion.

Argyreia mollis Choisy

Bei dieser Pflanze (Fig. 27) nehmen die Kelchblätter in keinem höheren Grade nach der Anthese zu außer in der Dicke (Fig. 27, *d*). Sie umschließen aber jedenfalls die Frucht auf allen Seiten (Fig. 27, *c*). Sowohl Kelch- wie Kronenblätter dieser Pflanze sind auf der Außenseite mit langen Deckhaaren versehen. Auch die Innenseite trägt

äußerst zahlreiche und dichtgestellte Drüsenhaargruppen. Im Knospenstadium sind diese Drüsen noch ziemlich unentwickelt, aber auch im Fruchtstadium erreichen sie keine bedeutendere Größe, sondern sind wie im Wachstum stehen geblieben infolge des Mangels an Raum und

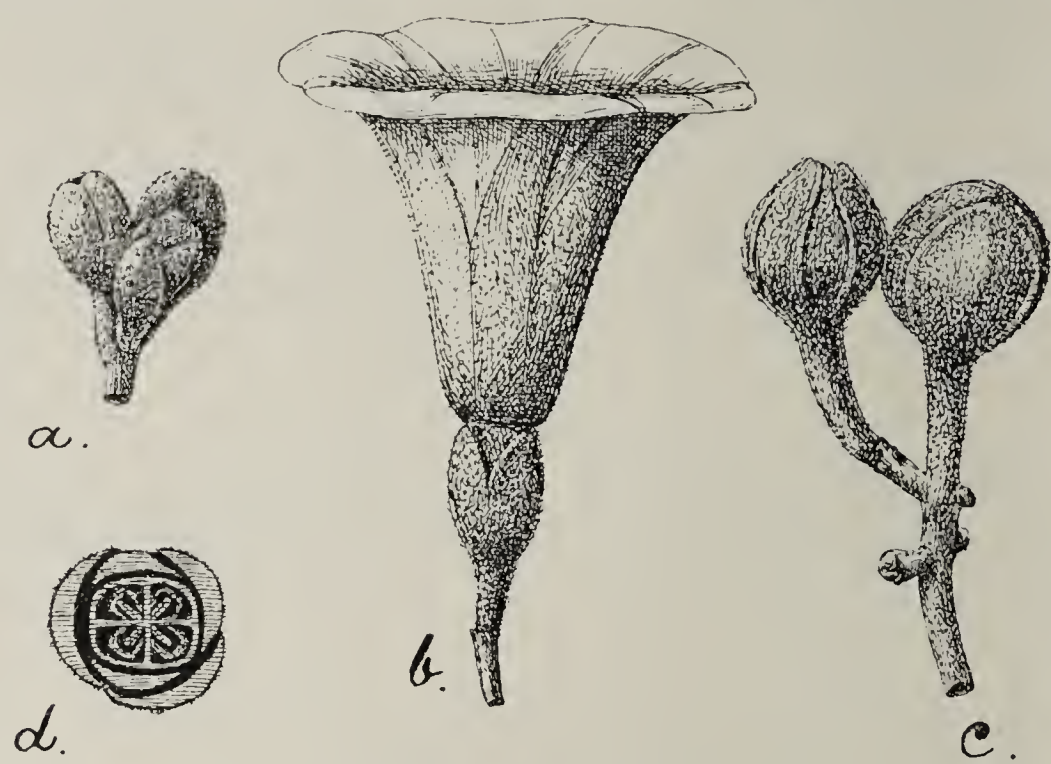

Fig. 27. Argyreia mollis. *a* Knospen, *b* Blüte, *c* Früchte, *d* Querschnitt durch Frucht und Kelchblätter (1×1).

der dadurch verursachten gegenseitigen Pressung. Sie werden also nie wie bei Stictocardia schließlich ganz voneinander isoliert. Die Kelchblätter nehmen, wie oben angeführt wurde, ein wenig an Dicke zu und haben im Fruchtstadium mehrere Schichten von verholzten Zellen, welche jedoch voneinander mehr oder weniger geschiedene Gruppen bilden.

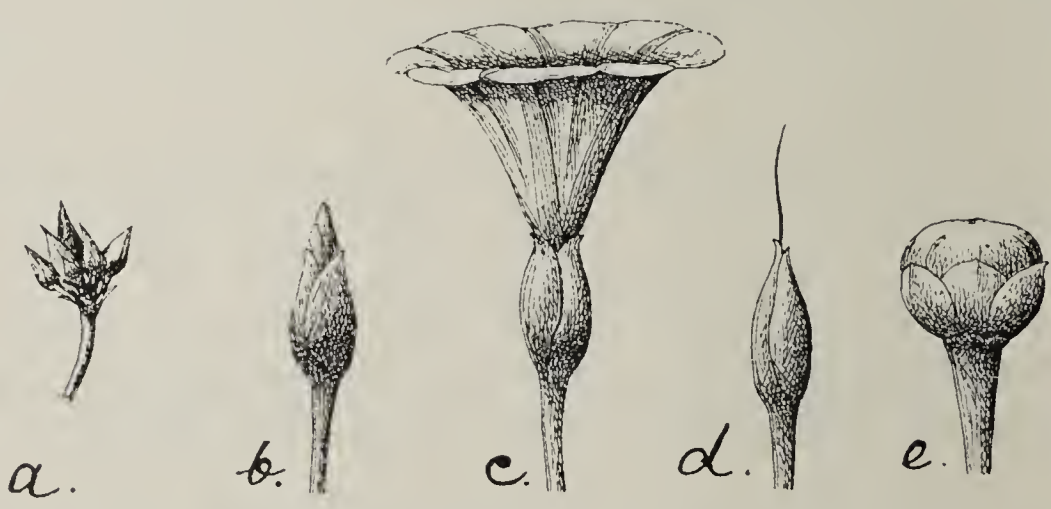

Fig. 28. Merremia umbellata v. occidentalis. *a*, *b* Knospen; *c* Blüte; *d*, *e* Fruchtstadien (1×1).

Die Kelchblätter sind ziemlich feucht und sehr reich an Milchsaft sowohl während der Anthese wie im Fruchtstadium, nicht dagegen im Knospenstadium. Sekretion von den sehr zahlreichen Drüsenhaaren auf der Innenseite konnte dagegen nicht wahrgenommen werden.

Merremia umbellata (L.) v. occidentalis H. Hallier

Die Kelchblätter nehmen nicht während des Fruchtstadiums zu, auch nicht an Dicke. Sie sind in diesem Stadium häutig mit starken Steinzellen und haben nur vereinzelte schildförmige Haare. Diese Verholzung der Steinzellen tritt schon im Knospenstadium vor der Anthese ein. Zahlreiche Milchsafträume kommen in den Kelchblättern vor. Sekretion aber nicht.

Bonamia semidigyna H. Hallier

Die Kelchblätter nehmen nicht zu. Auf der Außenseite sind sie dicht mit gelben braunen Filzhaaren bedeckt, die Innenseite dagegen ist glatt und trägt nur hier und da einige Drüsenhaare von einem Typus

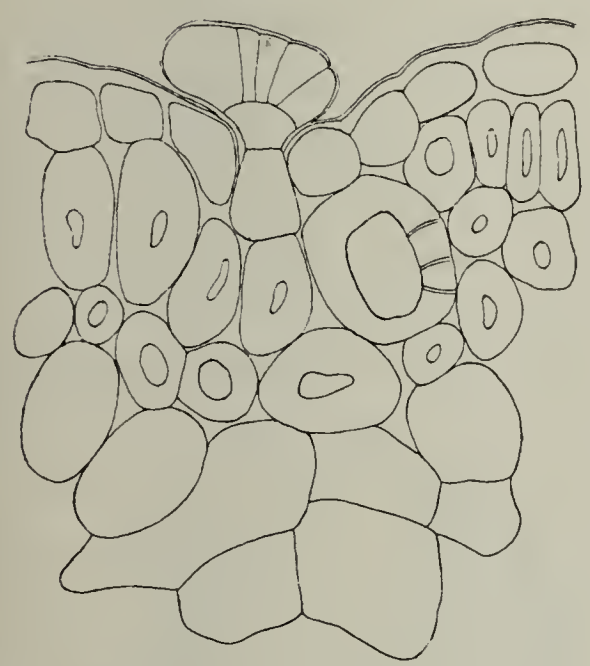

Fig. 29. Merremia umbellata v. occidentalis. Kelchblatt im Fruchtstadium mit Drüsenhaar (360 × 1).

Fig. 30. Bonamia semidigyna. Drüsenhaar an der Innenseite des Kelchblattes (360 × 1).

(Fig. 30), ähnlich demjenigen bei Ipomoea alata. Auch hier werden einige Schichten verholzter Zellen imFruchtstadium ausgebildet. Keine sichtbare Sekretion.

Eine vergleichende Darstellung von den verschiedenen Haupttypen der Ausbildung des Kelches bei den Convolvulaceen hat H. Hallier in seiner systematischen Untersuchung dieser Familie geliefert. Der Zweck dieser kleinen Untersuchung ist nun der, an zugänglichem Material einen kleinen Vergleich rücksichtlich der verschiedenen Grade der Ausbildung der Kelchblätter zu einem Wasserkelch zu liefern.

Bei den Convolvulaceen kommen ja sehr zahlreiche Haarbildungen von verschiedenem Typus vor, was ja auch von großem Wert für die Systematik dieser Familie ist (vgl. H. Hallier l. c. und Solereder l. c.). In diesem Zusammenhange interessieren uns weniger die Deckhaare, als

vielmehr die bei fast allen Convolvulaceengattungen anwesenden Drüsenhaare. Diese sind nach Solereder der Hauptsache nach von zwei Typen, der eine dadurch ausgezeichnet, daß das Köpfchen hauptsächlich durch vertikale Wände geteilt ist, wodurch die Form des Köpfchens mehr oder weniger flach oder schüsselförmig wird; der andere durch überwiegende Horizontalwände charakterisiert, wodurch birnförmige oder ellipsoidische Drüsenköpfchen gebildet werden. Jener Typus ist bei den untersuchten Arten der überwiegende, indem er bei sämtlichen, mit Ausnahme von Ipomoea alata und Bonamia semidigyna vorkommt, bei welchen die Drüsenhaare dem letztgenannten Typus angehören.

Was die Sekretion betrifft, so ist sie im allgemeinen bei den untersuchten Formen schwach und unbedeutend, und dies ist der Fall nicht nur bei solchen Arten, wo die Anzahl von Drüsenhaaren sehr gering ist wie bei Bonamia semidigyna, sondern auch bei solchen, wo die Drüsenhaare besonders zahlreich sind wie bei Argyreia mollis. Bei anderen dagegen ist die Sekretion ziemlich reichlich, so daß die Kelchblätter im Fruchtstadium — und hauptsächlich hier findet die Sekretion statt — schleimig und feucht werden. Dieses geht beinahe immer Hand in Hand mit einer mehr oder wenig starken postfloralen Zunahme der Kelchblätter (Stictocardia, Operculina), wenn sie nicht schon während der Anthese ihre definitive Größe erreicht haben sollten (Ipomoea alata, tuberosa). Was die Sekretion betrifft — wie auch den Grad von postfloraler Zunahme — so erreicht sie bei keinem Typus eine solche Höhe wie bei Stictocardia, wo die Frucht in einem Wasserbade reift, von den mächtig anwachsenden, eine Scheinfrucht bildenden Kelchblättern umgeben. Hier hat wahrscheinlich die Wassersekretion über die Schleimabsonderung die Oberhand, wenn auch solche vorkommen kann. Bei Operculina, Ipomoea alata und tuberosa dagegen tritt die Schleimabsonderung mehr hervor. Diese Pflanzen bilden also sozusagen den Übergang zu der mit Wasserkelch ausgerüsteten Stictocardia.

Im Gegensatz zu allen vorher beschriebenen Typen von Wasserkelch funktioniert er hier als solcher nur während des Fruchtstadiums. Und eben deswegen habe ich den Wasserkelch bei Stictocardia als postfloralen Wasserkelch bezeichnet. Bei einigen der Typen von Koorders (Clerodendron Minahassæ und Juanulloa parasitica) kommt jedoch eine Andeutung zu einem Wasserkelch auch während des Fruchtstadiums vor, da ist es aber nur, sozusagen, die Fortsetzung des Wasserkelches, welcher schon während des Knospenstadiums funktioniert hat.

Was die biologische Bedeutung dieses postfloralen Wasserkelches oder der Wassersekretion während des Fruchtstadiums betrifft, so ist sie wohl offenbar dieselbe, wie sie für die Knospen angenommen wird, nämlich die einer Schutzeinrichtung gegen Austrocknung infolge Insolation. Tatsächlich sind auch diese lianenartigen Convolvulaceen, besonders Stictocardia, welche hoch in den Baumzweigen hängt, einer sehr starken direkten Insolation ausgesetzt.

In diesem Zusammenhange sei auch auf die Korrelation hingewiesen, welche zwischen der Ausbildung der Kelchblätter und der der Fruchtwand besteht. Bei solchen mit stark zunehmenden Kelchblättern ist die Fruchtwand sehr schwach entwickelt und die Verholzung tritt sehr spät, unmittelbar vor der Samenreife, ein.

Dies ist ein sehr allgemeiner Fall bei Pflanzen mit stark ausgeprägter postfloraler Zunahme der Kelchblätter, und als ein sehr schönes Beispiel hierfür können z. B. die in den Tropen nicht seltenen Dillenia-Arten angeführt werden. So wachsen bei Dillenia indica L. die Kelchblätter so sehr an, daß sie eine Scheinfrucht von der Größe eines Kinderkopfes bilden, aber die Fruchtblätter sind auch kurz vor der Reife ganz weich und lose. Ganz dasselbe ist der Fall bei der

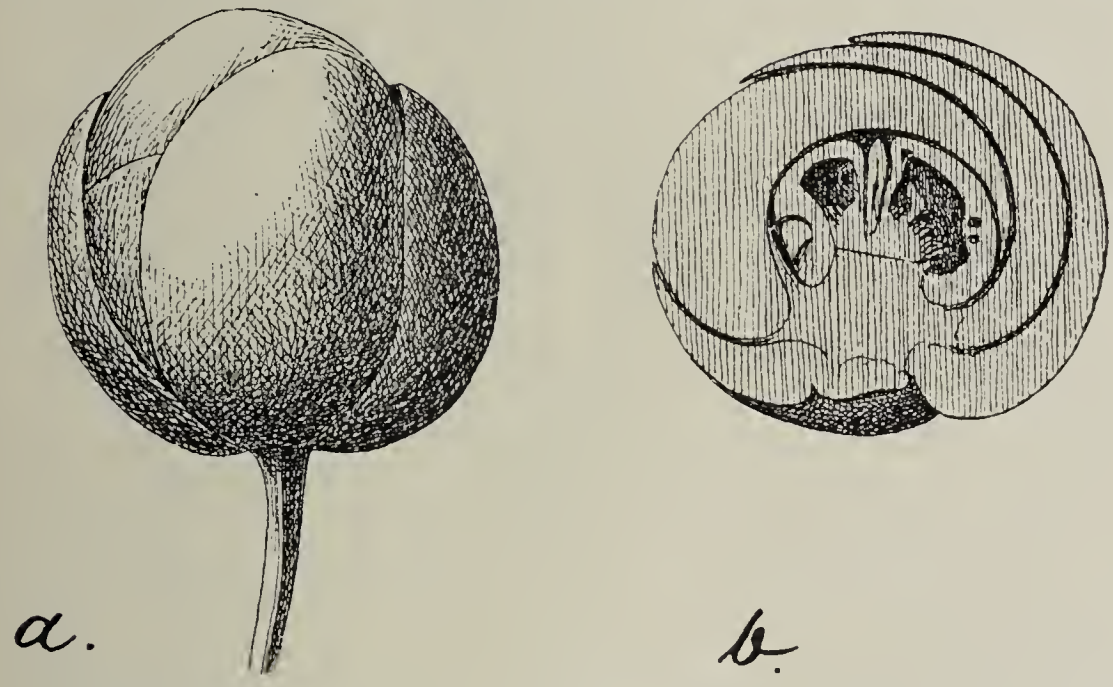

Fig. 31. Dillenia retusa. Thunbg. *a* Scheinfrucht mit ausgewachsenen Kelchblättern *b* dieselbe durchschnitten (1 × 1).

hier oben abgebildeten Dillenia retusa Thunbg. aus Peradeniya (Fig. 31), welche bedeutend kleiner als D. indica ist. Die Scheinfrucht bei D. retusa erinnert dem Äußeren nach an diejenige bei Stictocardia, aber eine Sekretion kommt hier überhaupt nicht vor, ebensowenig wie Drüsenhaare beobachtet werden können. Der Schutz wird ausschließlich durch das saftige Gewebe der Kelchblätter selbst ausgeübt.

Die Ausbildung von postfloralen Wasserkelchen und Übergangstypen dazu ist eine Variante der vielgestaltigen Postflorationserscheinungen, welche die Kelchblätter bei den Convolvulaceen zeigen. Der allgemeinste Fall ist der, daß die Kelchblätter nur sich zusammenfalten ohne jede besonders ausgeprägte Zunahme, wie z. B. bei Ipomoea coccinea nach Lindman (Tab. II, 24), Ipomoea pes caprae, Merremia umbellata, Bonamia semidigyna u. a. Manchmal tritt eine jedoch wenig ausgeprägte Dickenzunahme wie bei Argyreia mollis (Fig. 27) oder Ipomoea Nil ein, wo sie jedoch ausschließlich auf die Basalpartie (Fig. 26) beschränkt ist. Schließlich kommt auch bei vielen Convolvulaceen eine höchst bedeutende postflorale Zunahme vor, welche sich teils auf alle, teils nur auf einen Teil der Kelchblätter erstreckt.

In jenem Falle können die Kelchblätter als Flugorgane für die Frucht wie bei den Porana-Arten und einigen Ipomoea-Arten ausgebildet werden. Ein schönes Beispiel hierfür bietet Ipomoea glabra Choisy (Herb. Regnell. Stockholm, No. 1916). Bei anderen, z. B. Cardiochlamys, bilden dagegen die ausgewachsenen Kelchblätter eine große blasige Hülle um die Frucht, wie bei Physalis. Schließlich haben wir den Typus, der den Gegenstand dieser Untersuchung abgegeben hat, ausgezeichnet durch während der Postfloration eintretende Sekretion. Diese kann teils überwiegend schleimartig, teils mehr wässerig sein. Letzteres ist der Fall bei Ipomoea alata und tuberosa mit mehr gleichförmig zunehmenden Kelchblättern und bei Operculina, bei welcher die Sekretion ausschließlich bei den drei inneren Kelchblättern vorkommt, während die zwei äußeren, die auf der Außenseite mit dichten Haaren bedeckt sind, mehr Schutzorgane sind. Dieser Typus mit postfloraler Sekretion erreicht seine höchste Ausbildung bei Stictocardia tiliæfolia, wo die postflorale Zunahme der Kelchblätter am größten ist, indem diese durch Zellenstreckung bedeutend verdickt werden, wie auch eine reichliche Sekretion hier zur Entstehung eines postfloralen Wasserkelches führt.

Betreffs des feineren Baues der Drüsen mag hervorgehoben werden, daß die Sekretion in mehreren sicher nachgewiesenen Fällen in Zusammenhang mit einer porenartigen Durchlöcherung der Kutikula steht.

Drüsenhaare von demselben oder von ähnlichem Typus wie auf den Kelchblättern kommen auch auf den Blättern vor. Bei Stictocardia kommen außerdem besonders große charakteristische Colleteren auf der Unterseite der Laubblätter vor. Die auf der Oberseite der Laubblätter wie auf der Außenseite der Kelchblätter vorkommenden schüsselförmigen Haare bei Stictocardia sind wahrscheinlich Hyda-

toden. Solche kommen auch auf den Laubblättern bei Operculina vor, und auch ihre Kutikula ist sehr deutlich porenartig durchlöchert.

Literaturverzeichnis.

1. Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Eine physiologische Monographie. Jena 1904.
2. Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora 1904. Bd. XCIII.
3. Haberlandt, G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. II. Über wassersecernirende und -absorbirende Organe. Sitz.-Ber. der k. Akademie d. Wissenschaften, Wien. Abt. I, Bd. CIII.
4. Ders., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. Leipzig 1901.
5. Hallier, H., Versuch einer natürlichen Gliederung der Convolvulaceen auf morphologischer und anatomischer Grundlage. Englers Bot. Jahrbücher 1893, Bd. XVI.
6. Koorders, S. H., Über die Blütenknospen-Hydatoden einiger tropischer Pflanzen. Annales du Jardin de Buitenzorg 1897, Vol. XIV.
7. Kraus, G., Wasserhaltige Kelche bei Parmentiera cerifera Seem. Flora, Bd. LXXXI.
8. Lagerheim, G., Zur Biologie der Iochroma macrocalyx Benth. Berichte Deut. Bot. Gesellsch. 1891, Bd. IX.
9. Lindman, C. A. M., Om postflorationen, och dess betydelse såsom skyddsmedel för fruktanlaget. K. Svenska Vet.-Akademiens Handlingar. Stockholm 1884, Bd. XXI, No. 4.
10. Minden, M. von, Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis wassersecernierender Organe. Bibliotheca Botanica. H. 46. 1899.
11. Peter, A., Convolvulaceæ. Engler & Prantl, Die nat. Pflanzenfamilien IV, 3a, nebst Nachtrag ebenda pag. 375. 1897.
12. Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. Flora 1895. Ergänzungsband.
13. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
14. Shibata, K., Zur Kenntnis der Kelch- und Knospenhydatoden. Bot. Centralblatt 1900, Bd. LXXXIII.
15. Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
16. Treub, M., Les bourgeons floreaux du Spathodea campanulata Beauv. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 1890, Vol. VIII.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Svedelius Nils

Artikel/Article: Über das postflorale Wachstum der Kelchblätter einiger Convolvulaceen 231-260