

Botanische Notizen.

Von R. Wettstein (Wien).

III.

Die Keimung von *Streptopus amplexifolius* DC.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des monokotylen Keimblattes.

(Mit Tafel I.)

*Paris quadrifolius*¹⁾ war bisher meines Wissens die einzige monokotyle Pflanze, von der ein laubblattartiges, flächig verbreitertes Keimblatt bekannt war. Das entwicklungsgeschichtliche Interesse, das diesem Falle zukommt, veranlaßte mich, in den letzten Jahren der Keimung der Asparagoideen meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Von den meisten europäischen Gattungen derselben ist die Keimungsgeschichte gut erforscht, so die von *Convallaria*²⁾, *Polygonatum*³⁾, *Majanthemum*⁴⁾, *Paris*⁵⁾, *Asparagus*⁶⁾, *Ruscus*⁷⁾. Über *Streptopus* fand ich in der Literatur keine Angabe; nur über den Sproßaufbau der schon blühfähigen Pflanze hat Irmisch⁸⁾ eine wenig beachtete kurze Mitteilung gemacht.

Mehrjährige Versuche, *Streptopus amplexifolius* aus Samen zu ziehen, schlugen aus mir unbekanntem Gründen fehl⁹⁾; ich suchte daher im Sommer 1919 einen relativ reichen Standort der Pflanze bei Trins in Tirol auf, wo es mir gelang, alle Entwicklungsstadien von der Keimung bis zur Blüte aufzufinden.

Die Keimung erfolgt am natürlichen Standorte im Frühjahr. Die Hauptwurzel verläßt den Samen, der Kotyledo fungiert zunächst als Saugorgan in dem mächtig entwickelten Endosperm, wächst aber alsbald zu einem 5—8 cm langen schmallinealen, grünen, abgeflachten, an der Unterseite mit zwei seichten Längsfurchen (Fig. 1 a) versehenen,

¹⁾ Ich folge in der Schreibweise Ascherson und Graebner, Synops., III. Bd., S. 317.

²⁾ Vgl. Irmisch Th., Beitrag z. vergl. Morph. d. Pflanzen, VI. (Abh. d. naturf. Ges. zu Halle, III. Bd., 1858). — Raunkiaer C., De danske Blomsterpl. (1895—99).

³⁾ Irmisch, l. c.; Raunkiaer, l. c.

⁴⁾ Irmisch, l. c.; Raunkiaer, l. c.

⁵⁾ Brandt, Phoebeus, Bätzberg, Abb. u. Beschr. Giftgew., I., 1838. — Irmisch, l. c. — Hua H., La jeunesse de *Paris quadrifolia*, Feuilles d. j. nat., 1893.

⁶⁾ Mirbel C. F., Observ. s. l. germ. d. l'oign. et d. l'asp. Ann. mus. hist. nat., tom. XIII, 1809. — Saint-Pierre, G. de, Germ. d. Diosc. Bot. Bull. soc. bot. fr. IV, 1857. — Bernátsky J. in Kirchner, Loew und Schröter, Lebensg. d. Blütenpfl. Mitteleur., I., p. 615 (1914).

⁷⁾ Bernátsky, l. c.; Velenovský J., Vergl. Morphol., II., S. 319 (1907).

⁸⁾ l. c., p. 134.

⁹⁾ Vermutlich lag der Grund darin, daß trocken aufbewahrte Samen erst im Frühjahr angebaut wurden.

allmählich in den Stiel verschmälerten Blatte heran, das lange Zeit noch an seiner Spitze den Samen, bezw. die Samenschale trägt. (Fig. 1 a.) Die Plumula ist am Grunde dieses Keimblattes von dessen Scheide vollkommen umhüllt. (Fig. 2.) An der Scheide ist nahe der Plumulaspitze manchmal (aber nicht immer) ein kleiner Spalt zu konstatieren. Der Keimling ist mithin vollständig mit dem von *Paris* vergleichbar, nur daß das Keimblatt bei der Einbeere eine deutlich vom Stiele abgesetzte und breitere Lamina hat. Die Hauptwurzel bedeckt sich alsbald vom Wurzelhalse ab mit Wurzelhaaren. Das Hypokotyl ist meist sehr kurz, ab und zu etwas verlängert. Das Keimblatt wird der ganzen Länge nach von zwei Gefäßbündeln durchzogen, welche in der Mitte stark genähert sind und die Xylemteile einander zukehren. (Fig. 12.) Rechts und links von den Bündeln schwindet das Grundgewebe sehr bald, so daß hier zwei Hohlräume entstehen; im oberen Teile des Blattes geht dieses Schwinden des Grundgewebes so weit, daß das die Bündel umgebende Gewebe geradezu frei im röhrenförmigen Hohlraume liegt. (Fig. 12.)

Bemerkenswert ist der Verlauf der Gefäßbündel im Hypokotyl und in der Hauptwurzel. Der geschilderte Verlauf der Gefäßbündel bleibt im wesentlichen unverändert bis herab zur Ursprungstelle der Plumula. Unterhalb derselben zeigt sich genau dieselbe tetrarche Anordnung des Xylems (Fig. 13), wie sie in dem Hypokotyl anderer Monokotyledonen nachgewiesen wurde; in der Hauptwurzel findet sich im ganzen Verlaufe eine diarche Stelle. (Fig. 14.) Das Keimblatt stirbt im ersten Herbste ab und die Knospe überwintert, von Resten der Keimblattscheide umgeben. Im nächsten Jahre wächst die Knospe heran, indem sie zunächst ein sie einhüllendes Niederblatt sprengt, ein kurzes Stengelstück treibt und sofort ein Laubblatt entwickelt, das dem Keimblatte sehr ähnelt, nur etwas breiter und kürzer ist, am Grunde jedoch, genau so wie das Keimblatt, eine neue Knospe umhüllt. (Fig. 3 und 4.) Dieses erste Laubblatt wird scheinbar von drei Gefäßbündeln durchzogen; in Wirklichkeit sind es vier, da das mittlere wieder aus zwei sehr stark genäherten besteht. Der Rest des Keimblattes und das erste Niederblatt sind nun ganz mazeriert bis auf die Gefäßbündel, deren Reste als borstenförmige Gebilde erhalten bleiben. (Fig. 4 und 5 c und nb.) Knapp unterhalb der Keimblattnarbe und der Narbe des ersten Niederblattes entsteht häufig je eine Adventivwurzel, manchmal überhaupt nur eine. Die Adventivwurzel unterhalb des Keimblattes scheint manchmal schon im ersten Jahre angelegt zu werden.

Bis zu diesem Stadium ist die Blattstellung streng $\frac{1}{2}$. Die Knospe enthält ein, wenigstens im unteren Teile ganz geschlossenes Niederblatt und die Anlage des nächstjährigen Laubblattes, dessen Mediane

jedoch gegenüber der Mediane des vorhergegangenen Blattes ganz oder fast um 90° gewendet ist, so daß damit der Übergang zur $\frac{1}{4}$ -Stellung vollzogen ist. Von Abweichungen von diesem Verhalten im zweiten Jahre konnte ich nur konstatieren: stärkere Verlängerung des Hypokotyls und vollständiges Unterbleiben der Adventivwurzelbildung (z. B. Fig. 6).

Dieses Verhalten wiederholt sich nun ein paar Jahre; die Pflanzen der nächsten Jahre (Fig. 7 und 9) unterscheiden sich von der des zweiten Jahres nur durch die kürzer und breiter werdenden, von mehr Gefäßbündeln durchzogenen Blätter, durch die Zahl der Blattnarben und die von diesen entspringenden borstenförmigen Reste der Blätter. Wie lange dieses Stadium anhält, kann ich nicht sagen; die Dauer wird wohl, wie bei den verwandten Gattungen, je nach dem Standorte wechseln. An den ältesten, noch genau analysierbaren Pflanzen konnte ich Reste von vier Jahrgängen konstatieren, so daß die Pflanzen sich im fünften Jahre befanden. In den ersten Jahren ist der Aufbau des Rhizoms ein streng monopodialer. An älteren Pflanzen ist der ganze Sproßaufbau nicht mehr zu verfolgen, da der unterste Teil des Rhizoms mit der Hauptwurzel abstirbt und der Bau des erhalten gebliebenen Teiles infolge der zahlreichen borstenförmigen Blattnarben und der dichten Wurzelhaare ein sehr undeutlicher ist. (Fig. 10 und 11.)

Von dem Momente ab, in welchem sich ein oberirdischer beblätterter Sproß bildet, wird der Aufbau des Rhizoms ein sympodialer. Der beblätterte Sproß bildet das Ende der Hauptachse; er entwickelt in den ersten Jahren, welche auf den monopodialen Aufbau folgen, eine wechselnde Anzahl von Blättern, die alternierend stehen, von denen die untersten niederblattartig und geschlossen, die späteren flach und grün sind. In der Achsel eines der untersten Blätter entsteht der Erneuerungssproß. Von dem Zeitpunkte der Blühfähigkeit ab gilt das von Irmisch über den Sproßaufbau Gesagte; ich konnte seine Angaben durchaus bestätigen, abgesehen davon, daß ich die Zahlenverhältnisse der Blätter nicht so konstant fand.

Der hier beschriebene Keimling von *Streptopus* bildet mit dem von Paris einen bemerkenswerten Typus innerhalb der Monokotyledonen¹⁾, bemerkenswert durch die flächige Entwicklung des Kotyledons, der anfangs als Saugorgan, später als Assimilationsorgan fungiert²⁾. Die zahlreichen Keimlinge der Monokotyledonen mit stiel-

¹⁾ Vielleicht gehört auch *Trillium* hieher; leider konnte ich keine Beschreibung der Keimlinge von *Trillium* finden; daß solche schon beobachtet wurden, geht aus einer Bemerkung von Sargent (Ann. of Bot., XVII, p. 34) hervor.

²⁾ Nach der Abbildung in Lubbock (A. Contrib. t. Knowl. of Seedl., Vol. II, p. 578) hat es den Anschein, als wenn *Bowicia* ein solches Keimblatt besäße; nach Irmisch (Die Wachstumsverh. v. *Bowicia colubilis*, Abb. naturw. Ver. Bremen, VI, S. 433, 1879) ist aber das Keimblatt von *Bowicia* nicht abgeflacht, sondern stielrund.

runden, lange mit der Spitze im Endosperm stecken bleibenden, aber auch ergrünenden Kotyledonen (Beispiele: *Allium*, *Tulipa*, *Alisma* u. a.) stellen einen zweiten Typus dar, der ungezwungen von ersterem durch das Zurücktreten der assimilatorischen Funktion des Keimblattes abgeleitet werden kann. Ebenso ungezwungen schließen an diese zwei die Fälle, in denen das Keimblatt dauernd als Saugorgan fungiert und durch das \pm entwickelte Mittelstück mit dem Scheidenteil in Verbindung steht. (Beispiele: Palmen, *Ruscus*, *Iris*, *Clivia* u. a.) Keimlinge mit röhriker Verlängerung des Scheidenteiles (Koleoptile und Koleorrhiza), schließlich mit Trennung der Koleoptile vom Haustorialteile des Keimblattes durch das „Mesokotyl“ (Gramineen) bilden Endglieder der Entwicklung. Die Möglichkeit der ungezwungenen Konstruktion dieser Reihe¹⁾ im Zusammenhange mit der systematischen Stellung der *Asparagoideae* nötigt zur Erörterung der Frage, ob in dem Keimlingstypus von *Paris* und *Streptopus* ein relativ primitiver Typus zu erblicken ist.

Die Beantwortung dieser Frage hängt mit der Deutung des monokotylen Keimlings überhaupt zusammen. Bekanntlich liegen — wenn wir von den speziellen Deutungen des Gramineen-Keimlings absehen — drei solcher Deutungen vor:

1. von den beiden Kotyledonen der Dikotyledonen ist der eine stark reduziert, der andere ganz oder zum Teile zu einem Saugorgane geworden;
2. von den beiden Kotyledonen ist der eine zu einem Saugorgane, der zweite zu einem Assimilationsorgane, dem ersten Laubblatte der Monokotyledonen, geworden;
3. der Kotyledon der Monokotyledonen ist durch Vereinigung der beiden Kotyledonen der Dikotyledonen entstanden.

Eine eingehende Diskussion über diese drei Deutungen und damit über die Frage der Herkunft der Monokotyledonen überhaupt ist hier nicht möglich — ich behalte sie mir für eine andere Gelegenheit vor —, hier sei nur folgendes kurz ausgeführt:

Die sub 1 erwähnte Deutung, nach welcher der eine der beiden Kotyledonen der Dikotyledonen stark reduziert, der zweite ganz oder zum Teile zu einem Saugorgane wurde, hat weder durch entwicklungsgeschichtliche noch durch vergleichend morphologische Untersuchungen eine Stütze erhalten; niemals wurde bei Monokotyledonen ein reduziertes zweites Keimblatt gesehen oder auch nur die Anlage eines solchen. Wenn der Epiblast der Gramineenkeimlinge dieses Rudiment wäre, dann müßte sich dasselbe vor allem bei weniger stark abgeleiteten Monokotyledonen finden, was bekanntlich durchaus nicht der Fall ist. Man hat auch auf die noch zu besprechenden Pseudomonokotyledonen unter den Dikotyle-

¹⁾ Vgl. auch Goebel K., Organographie, 2. Aufl.

donen (z. B. *Ficaria*, *Corydalis* u. a.) hingewiesen, von denen man gleichfalls annahm, daß der Kotyledo ein einfaches Organ darstellt, während das zweite rückgebildet wurde. Aber auch hier verhält sich die Sache ganz anders, auch hier wurde kein Rudiment eines zweiten Keimblattes gefunden¹⁾.

Die zweiterwähnte Deutung, nach welcher die Verhältnisse bei den Monokotyledonen auf eine Heterokotylie zurückzuführen wären, die darin sich äußerte, daß von den zwei Keimblättern das eine zum Saugorgane, das zweite zum ersten Laubblatte wurde, stützt sich insbesondere auf die Beobachtungen von Hill²⁾ bei *Peperomia*, wo tatsächlich bei geophilen Arten eine solche Heterokotylie vorkommt. So interessant dieser Fall ist, so kann er doch unmöglich zur Erklärung der Herkunft des Kotyledo der Monokotyledonen herangezogen werden. Niemals steht das erste Laubblatt der Monokotyledonen dem Keimblatte in gleicher Höhe gegenüber, was ja der Fall sein müßte, wenn es dem zweiten Keimblatte gleichwertig wäre, stets ist es höher inseriert, was schon daraus hervorgeht, daß es am Grunde vom Scheidendeile des Kotyledo umhüllt wird. Gerade der Keimling von *Arum*, auf den sich Hill zur Stütze seiner Deutung beruft, zeigt dies auf das deutlichste.

Für die dritte Deutung ist bekanntlich in neuerer Zeit insbesondere E. Sargent³⁾ eingetreten und ich habe mich ihrer Argumentation angeschlossen. Eine große Rolle in der Beweisführung Sargants spielt der Gefäßbündelverlauf in der Keimpflanze, und es ist ihr in der Tat gelungen, in sehr plausibler Weise den Gefäßbündelverlauf bei den Monokotyledonen mit dem der Dikotyledonen zu homologisieren. Einen relativ primitive Eigentümlichkeiten aufweisenden Fall hat Sargent in der Liliacee *Anemarrhena asphodeloides* erkannt.

Ranunculus-Arten u. a. ausdehnt⁴⁾, nicht nur deshalb, weil hier der

Der Vergleich des Gefäßbündelverlaufes wird besonders lehrreich, wenn man ihn auch — wie dies E. Sargent getan hat — auf die pseudomonokotylen Ranunculaceen, wie *Eranthis*, *Ficaria*, einzelne

¹⁾ Vergl. Schmid B., Beitr. z. Embryo-Entw. einiger Dicot. Bot. Zeitg., 1902, Heft X/XI.

²⁾ Hill A. W., The Morphol. and Seedl. Struct. of the geophil. Spec. of *Peperomia* Ann. of Bot., XX., 1906. — Die Deutung Hills wurde von Lotsy, Vorl. üb. Stammesgesch., III., S. 617, für einen Teil der Monokotyledonen akzeptiert.

³⁾ Sargent E., The Evolution of Monocot. Bot. Gaz., XXXVII., 1904, und die dort zitierten früheren Arbeiten der Verf.

⁴⁾ Vgl. diesbezüglich auch Velenovský, Vergl. Morphol., II., p. 299 (1907). — Bei dieser Gelegenheit sei darauf aufmerksam gemacht, daß die Abbildung des Keimlings von *Chelidonium majus* auf S. 298 irrtümlich ist; entweder bezieht sie sich auf eine Bildungsabweichung oder auf eine ganz andere Pflanze. *Chelidonium* ist sicher nicht pseudomonokotyl, sondern besitzt — wovon ich mich erst heuer wieder überzeugen

Fall der Vereinigung der beiden Kotyledonar-Anlagen in der Ontogenie realisiert vorliegt, sondern auch deshalb, weil ja so vieles dafür spricht, daß der Typus der *Polycarpicae* dem der Vorläufer der Monokotyledonen nahe steht.

Wenn wir uns in dieser Hinsicht den Keimling von *Streptopus* betrachten, so erscheint er von besonderem Interesse. Der Gefäßbündelverlauf im Kotyledo, Hypokotyl und in der Wurzel (vgl. Fig. 12—14) stimmt nicht nur im wesentlichen mit dem von *Anemarrhena*, sondern auch mit dem von *Eranthis* und *Ficaria*¹⁾ so überein, daß es kaum möglich ist, nur an einen Zufall oder eine Konvergenzerscheinung zu denken.

Es erscheint mir darum der Keimlingstypus von *Streptopus* und wohl auch der von *Paris* wirklich als ein relativ primitiver unter den Monokotyledonen. Seine Beschaffenheit steht gut im Einklange mit der Vorstellung über die Entstehung des monokotylen Keimblattes aus der Vereinigung der beiden Keimblätter der Dikotyledonen. An den Typus des dikotylen Keimlings schließt sich der Fall, in dem es Hand in Hand mit der Verspätung in der Anlage der Plumula zu einer Verschmelzung der beiden Kotyledonaranlagen kommt (Typus: *Ficaria* einerseits, *Dioscoreaceae*²⁾ und *Commelinaceae* anderseits). Die terminale Stellung des Verschmelzungsproduktes erklärt sich damit ebenso, wie der Einschluß der Plumula in den Scheidenteil des Kotyledo; eine Steigerung der zeitlichen Verzögerung der Anlage der Plumula mußte zu einer Steigerung der lateralen Stellung derselben und damit zum Typus des monokotylen Keimlings führen.

Wien, im November 1919.

Figurenerklärung (Tafel I.)

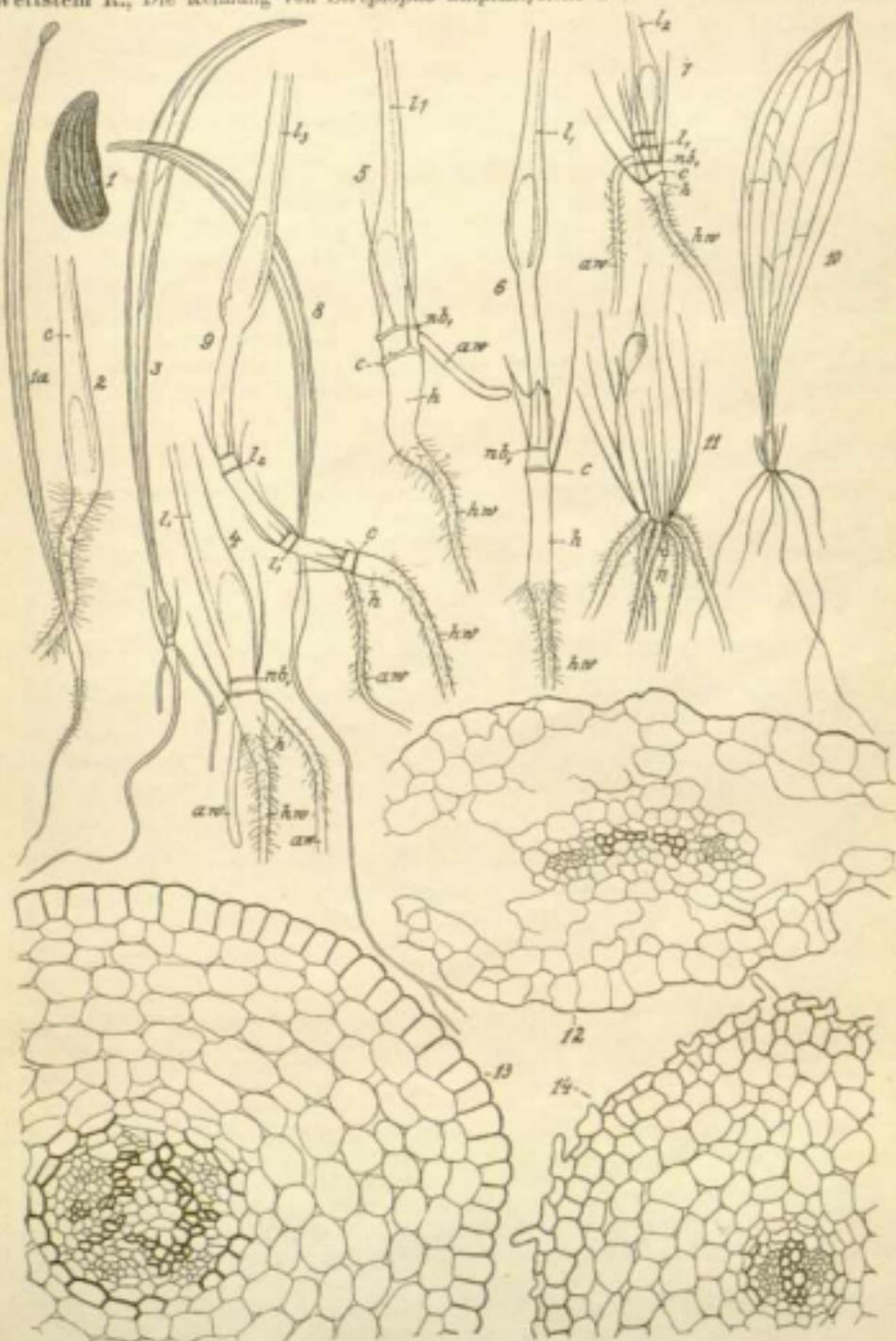
Fig. 1. Reifer Samen von *Streptopus amplexifolius* (vergr.).

- 1a. Keimling mit ganz entwickeltem Keimblatte, an dessen Ende noch der Rest des Samens haftet (etwas vergr.).
- 2. Basalteil des Keimlings: c Kotyledo.
- 3. Junge Pflanze im zweiten Vegetationsjahre (etwas vergr.).
- 4. Basaler Teil von Fig. 3, stärker vergr.: hw Hauptwurzel, aw Adventiwurzeln,

konnte — zwei ganz normale Kotyledonen. — Wenn Velenovský die Fälle von *Eranthis*, *Delphinium nudicaule* u. a. von den Pseudomonokotylen abtrennt, so beruht dies darauf, daß er die gewiß irrthümliche Ansicht vertritt, daß bei den Pseudomonokotylen keine Verwachsung der beiden Keimblätter, sondern die Verkürzung eines derselben vorliegt.

¹⁾ Vgl. die Abb. 13 und 14 der beigegebenen Tafel mit jenen in Sargent E., A theory of the Origin of Monokotyledons founded on the Struct. of their Seedlings. Ann. of Bot., Vol. XVII, Nr. LXV, 1903, Taf. VII, Fig. 2 und 3.

²⁾ Vgl. Solms-Laubach H., Über monokot. Embryonen mit scheitelbürt. Vegetationspunkt. Bot. Zeitung, 1878.



h Hypokotyl, c Kotyledonarrest, nb Rest des ersten Niederblattes, l_1 erstes Laubblatt.

- Fig. 5. Basaler Teil einer Pflanze im zweiten Vegetationsjahre mit verlängertem Hypokotyl und schwacher Adventivwurzelbildung; Bezeichnungen wie in Fig. 4.
- „ 6. Analoger Teil mit abnorm verlängertem Stengelteil, ohne Adventivwurzelbildung.
- „ 7. Basaler Teil einer Pflanze im 3. Vegetationsjahre; Bezeichnungen wie in Fig. 4, l_2 zweites Laubblatt.
- „ 8. Pflanze im 4. Vegetationsjahre mit relativ stark verlängerten Stammteilen, etwas vergr. Die aus Fig. 9 zu entnehmenden Details des basalen Teiles sind nicht eingezeichnet.
- „ 9. Basaler Teil von 8, stärker vergr.; Bezeichnungen wie in Fig. 4 und 7, l_3 drittes Laubblatt.
- „ 10. Habitusbild einer mehrjährigen jungen Pflanze, etwas vergr.
- „ 11. Basalteil von 10; n nach dem Absterben älterer Rhizomteile zurückgebliebene Narbe.
- „ 12. Mittlerer Teil des Querschnittes durch den Kotyledo.
- „ 13. Querschnitt durch das Hypokotyl unmittelbar unter der Ansatzstelle des Kotyledo.
- „ 14. Querschnitt durch die Hauptwurzel des jungen Keimlings.

Veronica Bonarota L. in den nördlichen Kalkalpen.

Von Dr. August Hayek (Wien).

Veronica Bonarota L.¹⁾ oder *Paederota Bonarota* L.²⁾ ist bekanntlich eine Charakterpflanze der südlichen Kalkalpen, wo sie von Giudicarien an ostwärts bis in die Julischen Alpen durch Südtirol³⁾, Oberitalien⁴⁾, Kärnten⁵⁾ und Krain⁶⁾ ziemlich verbreitet ist. Sie wächst hier in Felspalten, besonders gerne in den Ritzen senkrechter Felswände, in einem über 1000 m breiten Höhengürtel, der sich von der Talsohle bis in die alpine Stufe erstreckt; die tiefsten Standorte liegen zwischen 200 m (Colle di Cavasso⁷⁾) und 250 m (Salurn, Vela bei Trient⁸⁾), die höchsten bei 2400 m (Schlern und Seiseralpe⁹⁾) und 2500 m (Grubenköpfel südwestl. von Luggau in Kärnten¹⁰⁾).

Häufige Begleitpflanzen des „Blauen Mänderle“ sind unter anderen *Dianthus silvester*, *Heliosperma quadrifidum*, *Saxifraga caesia*, *S. incrustata*, *Potentilla rupestris*, *Veronica urticifolia*, *Euphrasia salis-*

1) Species plant., Ed. 1., p. 11. (1753).

2) Spec. plant., Ed. 2., p. 10. (1762).

3) Dalla Torre und Sarnthein, Fl. v. Tirol, VI. 3., p. 261.

4) Fiori e Paoletti, Flora anal. d'Italia, II., p. 435.

5) Pacher und Jabornegg, Fl. v. Kärnten, I. 2., p. 294.

6) Fleischmann, Übersicht der Fl. Krains, p. 172.

7) Gortani, Flora Friulana, II., p. 349.

8) Hausmann, Fl. v. Tirol, I., p. 645.

9) Dalla Torre und Sarnthein, Fl. v. Tirol, VI. 3., p. 261.

10) Pacher und Jabornegg, Fl. v. Kärnten, I. 2., p. 293.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-
Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische
Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [069](#)

Autor(en)/Author(s): Wettstein Richard

Artikel/Article: [Botanische Notizen. 31-37](#)