Fachinformationsdienst Biodiversitätsforschung

UB Universitätsbibliothek Frankfurt am Main

DFG Deutsche Forschungsgemeinschaft

# FID Biodiversitätsforschung

## Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Zur Keimungsökologie zweier Wüstenpflanzen

**Evenari, Michael**

**1963**

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

**Weitere Informationen**
Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:
*Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.*

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten Identifikator:

**urn:nbn:de:hebis:30:4-92929**

Visual Library

# Zur Keimungsökologie zweier Wüstenpflanzen

von
MICHAEL EVENARI, Jerusalem

## Einleitung

Eine vieljahrelange Beobachtung der Wüstenpflanzen des Landes Israel in ihrem natürlichen Habitat hat immer wieder gezeigt, daß die Keimungsperiode eine der kritischsten Zeiten im Lebenscyclus dieser Pflanzen ist. Das gilt wohl mehr oder weniger für Pflanzen aller Regionen, hat aber für Wüstenpflanzen wegen ihrer so sehr verschärften Lebensbedingungen seine besondere Bedeutung.

Die letzten drei Jahre, die in den Wüsten Israels Jahre extremster Trockenheit waren, haben das besonders klar gezeigt. Unter dem extremen Wasser- und Klimaregime der Wüste bestimmt das Keimungsverhalten und die erste Entwicklung der Keimlinge über Sein oder Nichtsein der Individuen und das Überleben der Art.

Es ist deshalb von besonderem Interesse und größtem Reiz, die Keimungsphysiologie und Keimlingsentwicklung der Wüstenpflanzen unter ökologischen Gesichtspunkten zu erforschen. Man kann sicher sein, dabei immer neue Überraschungen zu erleben, da hier die größte Mannigfaltigkeit morphologisch-physiologisch-ökologischer Anpassungen an die besonderen Verhältnisse der Wüste herrscht.

Die vorliegende Studie berichtet über die Keimungsökologie zweier interessanter Wüstenannuellen, *Pteranthus* und *Gymnarrhena*, und ist ein kleiner Beitrag zu dem oben geschilderten Problem.

Es ist mir dabei eine besondere Freude, diese Publikation dem verehrten Freunde OTTO STOCKER widmen zu können, dem die Wüste und ihre Probleme so lange lieb und vertraut sind.

## Pteranthus dichotomus Forsk.

Diese zu den Caryophyllaceen gehörige einjährige Pflanze ist ein Saharo-Arabisches Element (5). Sie ist in dieser Region endemisch und ist in der Wüste des Negevs weit verbreitet. Pflanzensoziologisch gehört sie zum Zygophylletum dumosi, einer Pflanzengesellschaft, die für die mit Hammada-Kies und Steinen bedeckten Abhänge des Negevs charakteristisch ist. Der jährliche Regenfall dieser Region schwankt zwischen 50 und 100 mm.

Die synaptosperme Disseminule von *Pteranthus* besteht aus einem ehemaligen Blütenstand (einer Partialinflorescenz) und dem dazugehörigen abgeflachten, hohlen, verkehrt eiförmigen Stiel (Abb. 1). Jede Partialinflorescenz ist ein mehrblütiges Dichasium. Die Disseminule, die sich aus der Partialinflorescenz entwickelt, trägt mehrere Pseudokarpe (Abb. 2). Jedes Pseudokarp (Abb. 3) enthält eine einsamige Frucht (Abb. 4), die von vier stachelspitzigen Tepalen umhüllt ist. Das Perikarp ist ein dünnes, durchsichtiges Häutchen, das den Samen einschließt (Abb. 4).



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Je nach ihrer Stellung im Dichasium der Disseminule kann man zwischen Pseudokarpen erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden (Abb. 2). Die Pseudokarpe zweiter und dritter Ordnung sind meistens nicht in voller Zahl entwickelt, so daß die Zahl der Pseudokarpe pro Disseminule nur 2 bis 6 beträgt.

Abb. 1. Eine intakte Disseminule von *Pteranthus*.

Die reifen Disseminulen fallen von der Mutterpflanze ab (ungefähr im März/April). Da sie schwer sind, bleiben sie in großen Mengen unter oder in nächster Nähe der Mutterpflanze liegen. Wie schon ZOHARY (4) festgestellt hat, haben wir es hier mit einem ausgesprochenen Fall von Antitelechorie zu tun.

a) Keimungsversuche in Petrischalen

1. Methoden

Disseminulen, Pseudokarpe, Früchte und Samen wurden in Petrischalen auf einer Lage Whatman Nr. 1-Filtrierpapier in Thermostaten angekeimt. Das Filtrierpapier wurde mit 5 ml destilliertem Wasser angefeuchtet, wenn Früchte und Samen angekeimt wurden. Für Pseudokarpe wurden 7 ml Wasser pro Petrischale gegeben, für Disseminulen 10 ml. Die Thermostatentemperatur war bis auf 0,5° C genau. Für die Versuche im Dunkeln kamen die Petrischalen in lichtdichte Blech- oder Aluminiumschalen. Die Lichtversuche wurden in mit Fluorescenzlampen versehenen Thermostaten angestellt.

Abb. 2. Eine Disseminule von *Pteranthus* mit leicht auseinandergebreiteten Seitenzweigen der Inflorescenz. Das Pseudokarp erster Ordnung ist in der Mitte sichtbar. Auf der rechten Seite ist ein Pseudokarp zweiter und eines dritter Ordnung zu erkennen.

Abb. 3. Ein isoliertes Pseudokarp von *Pteranthus*. Die zwei äußeren Tepalen (in der Ebene des Bildes) und die zwei inneren Tepalen (senkrecht zur Bildebene) sind sichtbar.

Die Lichtintensität an der Oberfläche der Samen war 20 bis 25 F. C. Jede Petrischale enthielt 30 Pseudokarpe, Früchte oder Samen. Wegen der Größe der Disseminulen konnten nur 20 pro Petrischale verwendet werden. Die zu den Versuchen verwendeten Disseminulen wurden teils im Juni 1959, teils im Mai 1962 im Negev gesammelt.



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

## 2. Keimung der Disseminulen

Wenn die ganzen Disseminulen zur Keimung ausgelegt wurden, fand in den meisten Fällen keine Keimung statt. Nur in wenigen Petrischalen keimte hier und da ein einzelner Samen.

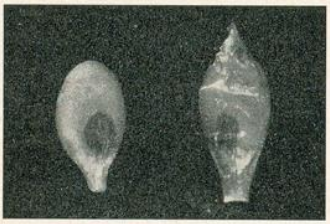

Abb. 4. Eine Frucht (rechts) und ein Same (links) von *Pteranthus*. Der dunkle Fleck ist eine braune Pigmentierung, die nur auf einer Seite der Samenschale vorkommt.

## 3. Keimung der Pseudokarpe, Früchte und Samen

Die Ergebnisse dieser Keimversuche sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Die Zahlen zeigen, daß das Keimverhalten der Früchte der verschiedenen Ordnungen sehr verschieden ist. Die Früchte erster Ordnung sind bei allen Temperaturen positiv photoblastisch. Für die Früchte zweiter Ordnung trifft das mit Sicherheit nur für die niedrigste (8°) und die beiden höchsten (35°, 37°) Temperaturen zu. Die Keimung der Früchte dritter Ordnung ist mit Ausnahme der höchsten Temperatur vom Licht unabhängig. Ein weiterer Unterschied liegt in der Temperaturspanne, in der maximale Keimung stattfindet. Sie ist außerordentlich breit für die Früchte dritter Ordnung, weniger breit für die Früchte zweiter und am engsten für die der ersten Ordnung.

Tabelle 1

| Temperatur | I | | II | | III | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | D | L | D | L | D |
| F 8 | 18 | 12 | 72 | 58 | 90 | 99 |
| F 13 | — | — | 89 | 93 | 93 | 100 |
| F 15 | 50 | 23 | 89 | 83 | — | — |
| F 20 | 54 | 31 | 97 | 80 | — | — |
| F 26 | 65 | 8 | 97 | 90 | 100 | 95 |
| F 30 | 72 | 16 | 97 | 84 | 100 | 96 |
| F 35 | 12 | 4 | 66 | 20 | — | — |
| F 37 | 0 | 0 | 65 | 24 | 91 | 82 |
| FG 30 | 100 | 100 | 98 | 100 | 100 | 100 |
| P 20 | 2 | 3 | 24 | 18 | 37 | 38 |
| S 20 | 85 | 42 | — | — | — | — |

*Pteranthus dichotomus*: Keimprozente von Früchten (F), Pseudokarpen (P) und Samen (S) verschiedener Ordnungen (I bis III) in kontinuierlicher Beleuchtung (L) und Dunkel (D) bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Die Keimung erfolgte in Wasser mit der Ausnahme eines Versuches (G), in dem in einer $10^{-3}$-Mol-Lösung von Gibberellin angekeimt wurde.

Jede Zahl ist das Mittel der Keimprozente von mindestens vier Petrischalen.

Während die Früchte zweiter und dritter Ordnung in den optimalen Temperaturen zu 100 % oder beinahe zu 100 % keimen, ist die höchste erreichte Keimzahl für die Früchte erster Ordnung 72 %. Daß die Früchte erster Ordnung aber überhaupt voll keimen können, zeigt der Versuch mit Gibberellin. Wie das auch von vielen anderen Samen bekannt ist, macht Gibberellin die Früchte a-photoblastisch, das heißt sie keimen in Licht und Dunkel gleich gut.

Die Keimung der Pseudokarpe aller drei Ordnungen ist im Vergleich zur Keimung der Früchte sehr herabgesetzt. Aber auch in diesem Falle bleibt der Unterschied zwischen den Pseudokarpen der verschiedenen Ord-



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

nungen bestehen. Das beweist, daß die Anwesenheit der Tepalen die Keimung in starkem Maße hemmt. Leider hatten wir nicht genug Material, den Versuch bei allen Temperaturen anzustellen. Dasselbe gilt für die Keimung der Samen, wo wir nur einen Versuch bei 20° durchführen konnten. Er zeigt, daß zum mindesten für die Früchte erster Ordnung die Entfernung des Perikarps eine wesentlich bessere Keimung verursacht.

Ein weiterer Unterschied zwischen den Früchten der verschiedenen Ordnungen liegt in der Keimgeschwindigkeit. Die Früchte der dritten Ordnung keimen wesentlich schneller als die der ersten und zweiten (Abb. 5).

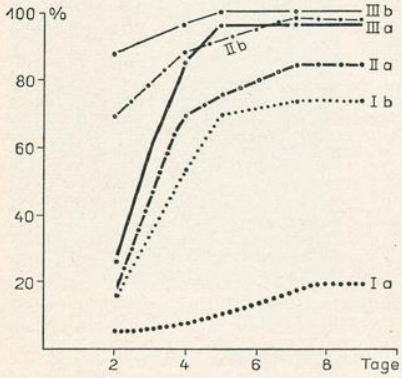


Abb. 5. Keimprozente der bei 30° gekeimten Früchte erster (I), zweiter (II) und dritter (III) Ordnung von *Pteranthus*. a Keimung im Dunkeln, b Keimung im Licht.

### 4. Keimung in Extrakten der Disseminule

Da die Keimung aus ganzen Disseminulen mehr oder weniger völlig gehemmt ist, lag die Vermutung nahe, daß die Disseminulen keimungshemmende Stoffe enthalten. Diese Vermutung gewann an Wahrscheinlichkeit durch Versuche, in denen eine Anzahl von Disseminulen den Petrischalen, in denen Früchte oder Samen keimten, zugesetzt wurden. Die Zufügung der Disseminulen ergab in allen Fällen eine deutliche Keimungshemmung. Um sicher zu gehen, wurden Versuche angestellt, in denen die Früchte in Extrakten der Disseminulen keimten. Die Ergebnisse eines solchen Versuches sind in Tab. 2 zusammengefaßt. Es ist klar ersichtlich, daß die Extrakte die Keimung der Früchte erster und zweiter Ordnung stark hemmen. Wenn konzentriertere Extrakte als die in Tab. 2 benutzten verwendet werden, kann die Keimung der Früchte aller drei Ordnungen völlig gehemmt werden. Wie von vielen anderen Samen bekannt, hebt Beleuchtung einen Teil der Hemmwirkung auf.

Eine weitere Wirkung der Extrakte liegt darin, daß sie die Keimgeschwindigkeit wesentlich herabsetzen.

## b) Keimungsversuche in Erde

Um festzustellen, ob die Unterschiede in der Keimung der Keimeinheiten der drei Ordnungen auch in Erde bestehen, wurden Disseminulen, Pseudokarpe und Früchte in mit Erde gefüllten Tonschalen bei 20° in Licht und Dunkel angekeimt. Die Keimeinheiten wurden dabei mit einer Erdschicht von 3 bis 4 mm Dicke bedeckt. Die 40 ausgesäten Disseminulen enthielten alle zusammen etwa 160 bis 180 Früchte. Es erschienen im ganzen im Licht 37 (20 bis 23 %) und im Dunkeln 15 (8 bis 9 %) Keimlinge. So weit am Ende des Versuchs festgestellt werden konnte, produzierte keine Disseminule mehr als einen Keimling. Die Keimlinge stammten nur von Pseudokarpen zweiter und dritter Ordnung.



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Die Ergebnisse eines Keimversuchs in Erde mit Pseudokarpen und Früchten sind in Tab. 3 zusammengefaßt. Die Zahlen zeigen, daß die Keimungsunterschiede auch in Erde bestehen. Warum die Pseudokarpe zweiter und dritter Ordnung in Erde besser keimen als die Früchte im Gegensatz zu den Keimversuchen in Petrischalen, bleibt ohne weitere Versuche unverständlich.

Tabelle 2

| Verdünnungen des Extraktes | I | | II | |
|---|---|---|---|---|
| | L | D | L | D |
| Kontrolle | 29 | 27 | 95 | 82 |
| 1 | 15 | 7 | 60 | 48 |
| 1/2 | 25 | 13 | 77 | 62 |
| 1/4 | 28 | 10 | 79 | 63 |
| 1/8 | 32 | 25 | 84 | 73 |

*Pteranthus dichotomus*: Keimprozente der Früchte erster und zweiter Ordnung in verschiedenen Verdünnungen des Extraktes der Disseminulen in kontinuierlicher Beleuchtung (L) und im Dunkeln (D). Die Extrakte wurden hergestellt, indem 10 g der trockenen Disseminulen in 100 ml Wasser für 3 Stunden stehen gelassen wurden. Der Versuch wurde bei 20° ausgeführt.

Tabelle 3

| | I | | II | | III | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | D | L | D | L | D |
| Pseudokarpe | 0 | 7 | 65 | 57 | 95 | 67 |
| Früchte | 17 | 10 | 36 | 39 | 46 | 56 |

*Pteranthus dichotomus*: Keimprozente von Pseudokarpen und Früchten erster bis dritter Ordnung (I bis III) in Erde in kontinuierlichem Licht (L) und im Dunkeln (D) bei 20°.

## Gymnarrhena micrantha Desf.

*Gymnarrhena* ist ebenso wie *Pteranthus* eine dem Saharo-Arabischen Territorium endemische Wüstenannuelle (5). Sie ist eines der besten Beispiele von Amphikarpie, da es zwischen den heterokarpen oberirdischen (o) und

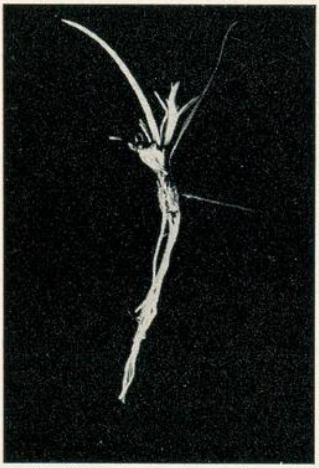

Abb. 6. Seitliche Ansicht einer Mutterpflanze, aus der zwei Keimlinge ausgekeimt sind.

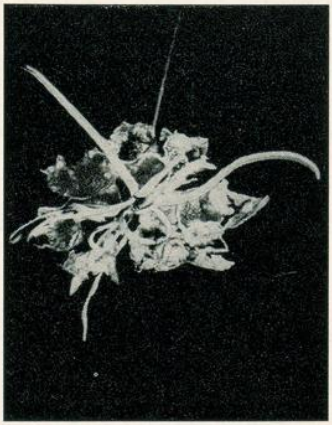

Abb. 7. Ein Mutterpflanzenkomplex, aus dem einige Keimlinge ausgekeimt sind, von oben gesehen. Die getrockneten Gewebe der Mutterpflanze sind gut sichtbar.

unterirdischen (u) Früchten keinerlei Übergänge gibt. Da die komplizierten Blüten- und Befruchtungsverhältnisse von ZOHARY (4) eingehend beschrieben



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

worden sind, erübrigt es sich, hier darauf einzugehen. Für unsere Betrachtungen ist nur wichtig zu erwähnen, daß die o. Früchte klein sind und einen aus mehreren Borstenreihen bestehenden Pappus tragen. Sie werden vom Winde verbreitet. Die u. Achänen sind viel größer, weizenkornähnlich und beinahe kahl. Sie sind ein klassisches Beispiel von Antitelechorie, da sie im Gewebe der Mutterpflanze eingeschlossen bleiben und aus ihr heraus keimen (Abb. 6). Die Mutterpflanzen selbst vertrocknen am Ende der Saison, die Wurzeln verholzen und werden hart wie Eisendrähte und verankern die toten und trockenen Pflanzen so fest im Boden, daß sie nur mit Mühe herausgezogen werden können. Die basalen Sproßteile und die Böden der oberirdischen Blütenköpfchen verholzen und verhärten (Abb. 7). Diese Reste der Mutterpflanzen persistieren ohne Veränderung für mehrere Jahre. Da die u. Achänen aus ihnen keimen und die Pflanzen, die sich aus ihnen entwickeln, ein gleiches Schicksal haben, kann man überall Komplexe finden, die aus mehreren ineinandergeschachtelten toten Pflanzen mehrerer Jahrgänge bestehen (Abb. 8).

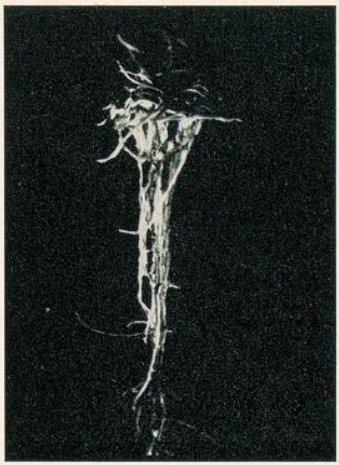

Abb. 8. Seitliche Ansicht eines Mutterpflanzenkomplexes, aus dem einige Keimlinge ausgekeimt sind. Man kann deutlich die dunklen, toten Fadenwurzeln der Mutterpflanze von den hellen Keimwurzeln der Keimlinge unterscheiden.

Wir verfolgten für mehrere Jahre an einem typischen Standort Keimung, Entwicklung und Fruchtreife der Keimlinge o. und u. Früchte. Das Beobachtungsquadrat ist in der Nähe unserer Wüstenfarm in Avdath im Negev gelegen (2) und ist 1,28 Quadratmeter groß. Abb. 9 zeigt eine vollentwickelte blühende Pflanze von *Gymnarrhena* an diesem Standort.

Die Beobachtungen sind in Tab. 4 zusammengefaßt. Am 18. April 1961 hatten von den 13 überlebenden Pflanzen nur 6 u. Früchte gebildet. Aber nur den 4 noch am 25. April 1961 überlebenden gelang es, auch o. Früchte

Tabelle 4

| Datum | Keimlinge aus o. Früchten | Keimlinge aus u. Früchten |
|---|---|---|
| 30. 12. 60 | 0 | 0 |
| 22. 2. 61 | 7 | 21 |
| 30. 3. 61 | 8 | 20 |
| 9. 4. 61 | 4 | 17 |
| 18. 4. 61 | 1 | 13 |
| 25. 4. 61 | 0 | 4 |
| 12. 12. 61 | 0 | 0 |
| 15. 1. 62 | 17 | 23 |
| 2. 5. 62 | 0 | 3 |

*Gymnarrhena micrantha*: Zahl der Keimlinge und Pflanzen in einem Beobachtungsquadrat der Wüstenfarm Avdath an verschiedenen Tagen der Saison 1960/61 und 1961/62. Weitere Erklärungen im Text.

zu bilden. Die betreffenden Zahlen für die Saison 1961/62 waren 5 und 3. In beiden Jahren gingen alle Keimlinge der o. Achänen ein, bevor sie Frucht-



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

reife erreichten. 1960/61 und 1961/62 waren extreme Trockenjahre mit 57,2 mm und 51,0 mm Regen resp. In regenreicheren Jahren sind die Überlebensaussichten aller Keimlinge größer, und in solchen Jahren gelangen auch einige der o. Keimlinge zur Fruchtreife.

Abb. 9. Eine vollentwickelte Pflanze von *Gymnarrhena* am natürlichen Standort. Die oberirdischen Blütenköpfchen sind zwischen den Blättern sichtbar.

Doch bleibt die Tatsache bestehen, daß in den beiden in der Tabelle aufgeführten Beobachtungsjahren kein einziger o. Keimling seine biologische Funktion erfüllen konnte. Das gilt nicht nur für die Keimlinge des Beobachtungsquadrats, sondern auch für viel größere Beobachtungsflächen.

Es sei hier auch eine andere Beobachtung angeführt, die schon von ZOHARY (4) gemacht wurde. ZOHARY schreibt: „Wie bei den anderen ... Amphikarpen findet man sehr oft auch bei dieser Pflanze (d. h. *Gymnarrhena*) Exemplare, die keine oberirdischen Köpfchen entwickeln, wo also die ganze Pflanze sich in einem geokarpen Zustande befindet. Möglicherweise hängt dies mit den klimatischen und edaphischen Verhältnissen des Standorts zusammen."

Wir fanden, daß sich die Früchte der u. Köpfchen immer früher entwickeln als die der oberirdischen. Wenn die Pflanzen wegen Wassermangel (schlechte Regenjahre oder Standorte, die außer dem direkten Regen kein Sturzwasser empfangen) klein bleiben, unterbleibt die Entwicklung der o. Köpfchen, und es werden überhaupt keine o. Achänen gebildet.

Die o. und u. Früchte unterscheiden sich wesentlich in ihrem Keimverhalten. Das wurde von KOLLER und ROTH (3) untersucht.



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Eine Beobachtung der o. und u. Keimlinge im Freiland zeigte, daß beide wesentlich voneinander unterschieden sind. Um das genauer zu untersuchen, wurden o. und u. Pflanzen von der Keimung der einzeln ausgelegten Achänen bis zur Fruchtreife in Töpfen in Erde unter identischen Bedingungen und

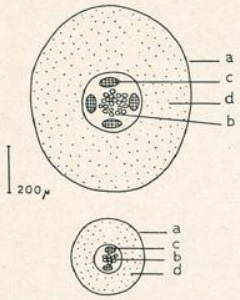


Abb. 10. Schematischer Querschnitt durch die Keimwurzel eines unterirdischen (obere Figur) und eines oberirdischen (untere Figur) Keimlings von *Gymnarrhena*. a Epidermis, b primäres Xylem, c Phloem, d Cortex.

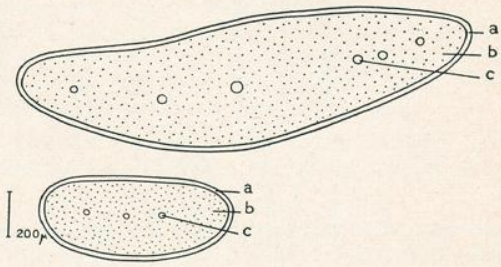


Abb. 11. Schematischer Querschnitt durch die Spreite der Keimblätter eines unterirdischen (obere Figur) und eines oberirdischen (untere Figur) Keimlings von *Gymnarrhena*. a Epidermis, b Mesophyll, c Gefäßbündel.

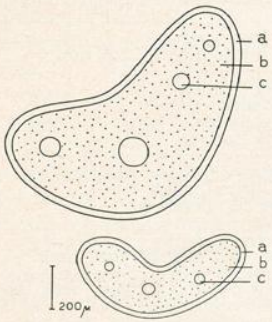


Abb. 12. Schematischer Querschnitt durch die Blattspreite des Primärblattes eines unterirdischen (obere Figur) und eines oberirdischen (untere Figur) Keimlings von *Gymnarrhena*. Bezeichnung der Gewebe wie in Abb. 11.

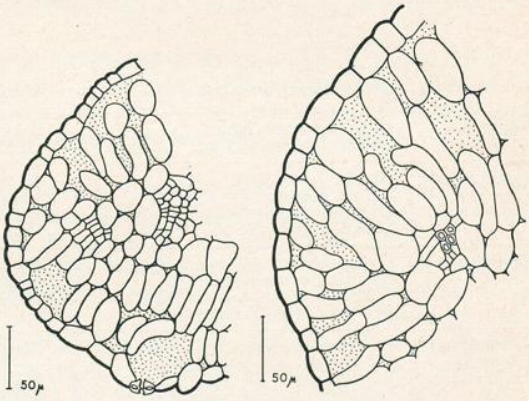


Abb. 13a und 13b. Vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 12. 13a stammt von einem unterirdischen, 13b von einem oberirdischen Keimling.

optimaler Wasserzufuhr im Gewächshaus in Jerusalem gezogen. Die Aussaat erfolgte am 22. Juli 1962. Die o. Keimlinge waren von Anfang an viel kleiner als die u. Erst vom September an begannen die Unterschiede allmählich sich zu verwischen, bis zur Zeit der Vollblüte die beiden Typen nicht mehr zu unterscheiden waren. Am 23. August 1962 wurde Material von genau



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

identischen Stellen der beiden Keimlingstypen anatomisch untersucht. Die Abb. 10 bis 15 zeigen klar die Unterschiede, deren wesentliche Punkte in Tab. 5 zusammengefaßt sind.

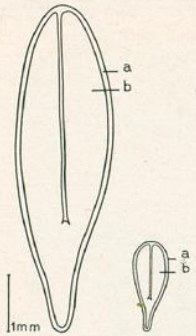


Abb. 14. Längsschnitt durch eine unterirdische (linke Figur) und eine oberirdische (rechte Figur) Frucht von *Gymnarrhena*. a Frucht- und Samenschale, b Embryo.

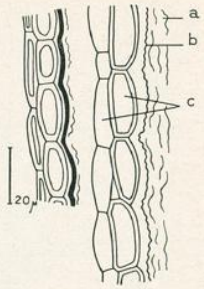


Abb. 15. Ausschnitte eines Längsschnittes durch die Frucht- und Samenschale einer unterirdischen (rechte Figur) und einer oberirdischen (linke Figur) Frucht von *Gymnarrhena*. a Reste der Fruchtschale, b Cuticula, c Samenschale.

Tabelle 5

| | Oberirdische Früchte und Keimlinge | Unterirdische Früchte und Keimlinge |
|---|---|---|
| Embryo | 1 bis 1,5 mm lang<br>Größte Breite 0,5 bis 0,6 mm | 6 bis 8 mm lang<br>Größte Breite 1,5 bis 1,8 mm |
| Samenschale | 10 bis 12 μ dick<br>Kleine Zellen<br>Dicke Cuticula<br>Dicke Zellwände | 18 bis 25 μ dick<br>Große Zellen<br>Dünne Cuticula<br>Dünne Zellwände |
| Keimwurzeln | Durchmesser 0,3 bis 0,35 mm<br>Kleine Cortex-Zellen<br>7 bis 10 Tracheen im Querschnitt des primären Xylem | Durchmesser 0,8 bis 1,0 mm<br>Große Cortex-Zellen<br>Mehr als 30 Tracheen |
| Keimblätter | Blattspreiten 0,8 bis 1 mm breit | Blattspreiten 2 bis 2,5 mm breit |
| Primärblätter | Blattspreiten 0,6 bis 0,8 mm breit und 0,2 bis 0,25 mm dick<br>Zellen des Mesophylls<br>30 bis 40 μ lang und 15 bis 25 μ breit<br>Kleine Interzellularen | Blattspreiten 1 bis 1,2 mm breit und 0,5 bis 0,6 mm dick<br>Zellen des Mesophylls<br>60 bis 70 μ lang und 20 bis 30 μ breit<br>Sehr große Interzellularen |

*Gymnarrhena micrantha*: Die wesentlichsten anatomischen und Dimensions-Unterschiede zwischen o. und u. Früchten und Keimlingen.

## Diskussion

### A. *Pteranthus*

Diese Pflanze besitzt vier „Keimeinheiten" oder besser gesagt, die Keimung kann auf vier verschiedene Arten vor sich gehen. Die Keimung kann entweder aus der ganzen Disseminule erfolgen oder Pseudokarpe, Früchte und Samen können gesondert keimen. Es geht klar aus den Keimversuchen hervor — auch wenn sie aus Mangel an Material nicht vollständig sind —,



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

daß die notwendigen Keimungsbedingungen jeder dieser Keimeinheiten sehr verschieden sind. Dies ist offensichtlich, wenn man die Keimung von Pseudokarpen, Früchten und Samen derselben Ordnung unter verschiedenen Licht- und Temperaturbedingungen miteinander vergleicht. Dasselbe gilt für Pseudokarpe (und ebenso für Früchte und Samen) der drei Ordnungen, deren Keimungsansprüche je nach ihrer Stellung in der Partialinflorescenz verschieden sind.

Der Einfachheit halber wollen wir dieses Keimverhalten „Heteroblastie" nennen. Wir definieren sie folgendermaßen: Heteroblastie liegt vor, wenn Keimeinheiten (Disseminulen, Pseudokarpe, Früchte, Samen etc.), die sich morphologisch voneinander nicht unterscheiden, je nach ihrer Stellung auf der Mutterpflanze keimungsphysiologisch verschieden sind.

Da die Heteroblastie auch in Erde und nicht nur in Petrischalen beobachtet werden kann, sehen wir uns zu der Frage berechtigt, ob ihr ökologische Bedeutung zukommt.

Betrachten wir erst den Fall, in dem die Keimeinheiten nicht von der Disseminule abfallen und die Keimung aus ihr heraus erfolgt. Von den meistens vorhandenen 4 bis 6 Keimeinheiten keimen dann im ersten Jahr nur höchstens zwei und in der überwiegenden Zahl der Fälle nur eine. Das heißt, daß ein großer Teil des Keimpotentials der Disseminule für das nächste oder die nächsten Jahre erhalten bleibt. Der ökologische Vorteil einer solchen Fraktionierung der Keimung über mehrere Jahre ist von uns und anderen (1) an anderer Stelle diskutiert worden, und es erübrigt sich, hier darauf einzugehen.

Da von den in den Disseminulen vorhandenen 2 bis 6 Keimeinheiten zweiter und dritter Ordnung die Mehrzahl nicht keimt, kann man nach unseren Versuchen mit den Extrakten der Disseminulen annehmen, daß ihre Keimung durch die in der Disseminule vorhandenen Hemmstoffe verhindert wird.

Falls die Keimeinheiten sich von der Disseminule ablösen oder nach einiger Zeit das Gewebe der Disseminule zersetzt wird und das zur physischen Isolierung der auf ihr befindlichen Keimeinheiten führt oder die Auswaschung der Hemmstoffe die Keimeinheiten physiologisch isoliert, werden die Keimeinheiten dann gesondert keimen. In diesem Falle sind die Keimungsbedingungen nicht nur „ordnungsweise" verschieden, sondern auch danach, ob es sich um ein Pseudokarp, eine Frucht oder einen Samen handelt. Dies führt zu einer Fraktionierung der Keimung je nach den Außenbedingungen. Wir haben deshalb wohl das Recht, die Heteroblastie als ein Phänomen zu betrachten, das die Überlebensaussichten erhöht. Das trifft wohl in besonderem Maße für Wüstenpflanzen zu, die in einem Milieu existieren müssen, das durch starke Extreme und von Jahr zu Jahr sehr wechselnde Außenbedingungen charakterisiert ist.

Die Frage der physiologischen Ursache der Heteroblastie bleibt vorläufig unbeantwortet.

### B. *Gymnarrhena*

Die zwei heterokarpen Fruchttypen dieser Art sind hinsichtlich ihrer Verbreitung in extremer Weise spezialisiert. Die oberirdischen Früchte werden durch den Wind verbreitet und dienen der geographischen Ausbreitung der Art. Ihre Überlebensaussichten sind gering, wie unsere Beobachtungen



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

zeigen. Auch haben KOLLER und ROTH (3) experimentell bewiesen, daß die oberirdischen Keimlinge Außenbedingungen gegenüber weniger resistent sind als die unterirdischen. Doch wenn es den oberirdischen Keimlingen in guten Jahren oder auf zufällig gefundenen günstigen Standorten auch in schlechten Jahren gelingt zu überleben, haben sie der Art einen neuen Standort erobert.

Die antitelechoren unterirdischen Früchte keimen am Standort der Mutterpflanze aus ihr heraus. Das erhöht ihre Überlebensaussichten aus folgenden Gründen:

1. Die Tatsache, daß die Mutterpflanze an ihrem Standort ihren Lebenscyclus vollenden konnte, bietet eine gewisse Garantie oder sagen wir, erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß der Standort auch für die nächste Generation günstig sein wird.

2. Die Keimung aus den Geweben der Mutterpflanze bietet gewisse ökologische Vorteile. Die Quellung der toten Gewebe der Mutterpflanze nach jedem Regen, die immer beobachtet werden kann, garantiert eine bessere Wasserversorgung der keimenden unterirdischen Früchte. Außerdem ist es möglich, daß die leichte Höhlung, die im Boden durch das Schrumpfen der Gewebe der im Sommer eintrocknenden Mutterpflanze geschaffen wird, das Eindringen von Regen- und Sturzwasser erleichtert und so die Wasserbedingungen für die unterirdischen Keimlinge gebessert werden.

Die größere morphologisch-anatomische Robustheit der unterirdischen Keimlinge und ihre größere Resistenz erhöhen ebenfalls ihre Aussichten zu überleben.

Wir können deshalb wohl die biologisch-ökologische Funktion der unterirdischen Keimlinge darin sehen, daß sie zwar nicht der geographischen Verbreitung der Art dienen, jedoch das Überleben der Art auch in ungünstigen Jahren garantieren.

Es ist deshalb wohl gestattet diese „Diblastie", d. h. die morphologisch-anatomische Verschiedenheit der beiden Keimlingstypen, die eine weitgehende Spezialisation darstellt, als eine Anpassung an die speziellen Verhältnisse der Wüste zu betrachten.

Zum Schluß sei noch eine allgemeine Bemerkung gestattet. Die Spezialisation sowohl von *Pteranthus* als auch von *Gymnarrhena*, soweit sie Blüten, Disseminulen und Keimeinheiten angeht, ist sehr stark ausgeprägt. Das geht bei *Pteranthus* so weit, daß auch ein guter Botaniker die Pflanze auf den ersten Blick kaum als Caryophyllacee erkennen wird. Dies zeigt, daß beide Arten auf einer hohen Evolutionsstufe stehen und — wie ZOHARY (5) feststellt — „testifies to the comparatively old age of these taxa and to the antiquity of this (d. h. der saharo-arabischen) region". Das wird auch durch das Keim- und Keimlingsverhalten beider Pflanzen bestätigt.

## Zusammenfassung

### A. *Pteranthus dichotomus* Forsk.

1. Die Disseminule von *Pteranthus* ist eine synaptosperme Partialinflorescenz, die einfrüchtige und einsamige Pseudokarpe erster, zweiter und dritter Ordnung trägt.



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

2. Die Pseudokarpe, Früchte und Samen derselben Ordnung unterscheiden sich keimungsphysiologisch voneinander.

3. Die Pseudokarpe erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden sich ebenfalls durch ihr Keimverhalten. Sie reagieren in unterschiedlicher Weise gegenüber Licht und Temperatur als Keimungsfaktoren. Dasselbe gilt für die Früchte und Samen der verschiedenen Ordnungen.

4. Es wird vorgeschlagen, dieses Phänomen, d. h. die Tatsache, daß morphologisch gleichwertige und nicht voneinander verschiedene Keimeinheiten ein- und derselben Pflanze sich keimungsphysiologisch verschieden verhalten, Heteroblastie zu nennen.

5. Die Disseminulen enthalten eine keimungshemmende Substanz. Es ist wahrscheinlich, daß dies die Ursache dafür ist, daß sowohl in Petrischalen als auch in Erde die Keimung der Pseudokarpe der intakten Disseminule entweder vollständig unterbleibt oder in starkem Maße beeinträchtigt ist.

B. *Gymnarrhena micrantha* Desf.

1. Die amphikarpe *Gymnarrhena* produziert zwei voneinander morphologisch und anatomisch völlig verschiedene oberirdische und unterirdische Früchte.

2. Die oberirdischen Früchte werden vom Winde verbreitet, die unterirdischen keimen aus der vertrockneten Mutterpflanze heraus.

3. Die Keimlinge, die sich aus den oberirdischen Früchten entwickeln, sind morphologisch und anatomisch von denen der unterirdischen Früchte wesentlich verschieden, auch wenn beide Keimlingstypen unter identischen Bedingungen gezogen werden.

Wir schlagen vor, in diesem und ähnlichen Fällen von diblastischen Keimlingen und Keimpflanzen zu sprechen.

4. Im Freiland unter natürlichen Bedingungen sind die Überlebensaussichten der oberirdischen Keimlinge wesentlich geringer als die der unterirdischen.

## Literatur


1. Evenari, M.: A survey of the work done in seed physiology by the Department of Botany, Hebrew University, Jerusalem. — Proc. internat. Seed Testing Assoc. **26:** 597—658 (1961).
2. — — Shanan, L., Tadmor, N and Aharoni, Y.: Ancient Agriculture in the Negev. — Science **133:** 979—996 (1961).
3. Koller, D and Roth, N.: Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpy in Gymnarrhena micrantha Desf. — Manuskript (1963).
4. Zohary, M.: Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. I. Die antitelechorischen Erscheinungen. — Beih. bot. Cbl. Abt. A **56:** 1—155 (1937).
5. — — The geobotanical structure of Iran. — Bull. Res. Council Israel, Suppl. to Vol. **11 D** (1963).


Manuskript eingeg. 16. 4. 1963.

Anschrift des Verfassers: Professor Dr. Michael Evenari, The Hebrew University of Jerusalem, Jerusalem (Israel).



Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft (alte Serie)

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: NF_10

Autor(en)/Author(s): Evenari Michael

Artikel/Article: Zur Keimungsökologie zweier Wüstenpflanzen 70-81