Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen.

Von **Fritz M. Cohn.**

(Mit 27 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Im Verhältnis zu anderen Familien hat man sich mit den Chenopodiaceen, außer vielleicht mit ihrer Systematik, ziemlich wenig beschäftigt. Viel dazu hat sicherlich das wenig schöne Äußere, welches fast durchgehend in der Familie zu beobachten ist, beigetragen.

Es liegen z. B. auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte der Blüten nur spärliche Angaben vor. Payer[1]) hat über Suaeda fruticosa, Beta maritima und Salsola soda berichtet, deren Blüten hinsichtlich ihrer Entwicklung wenig Verschiedenheit bieten. Weiter bringen Baillon[2]) und Stomps[3]) zu dieser Frage Beiträge, ersterer über Salicornia und Sarcobatus, der andere über Spinacea. Im folgenden wird auf diese Angaben zurückzukommen sein. Über die Stellungsverhältnisse des Perigons, Androeceums und Gynaeceums findet man Angaben bei Eichler[4]) in seiner Arbeit über Blütendiagramme, die nachzuprüfen sind.

Im ersten Teil vorliegender Arbeit soll nun eine vergleichende Darstellung der Blütenentwicklung bei einer Anzahl möglichst verschieden gebauter Arten der Chenopodiaceen versucht werden. In Verbindung hiermit ist die Theorie Goebels[5]) von den gepaarten Blattanlagen zu prüfen. Genannter Autor meint, daß im Blütenbau dieser Familie eine Stütze für seine Theorie zu finden sein könnte. Diese besagt, daß bei einer Anzahl von Pflanzen unter allen Umständen Opposition zwischen Perigon- und Staubblättern stattfindet, vielleicht auf Grund einer gegenseitigen Anziehung. Einige Diagramme Eichlers[6]) würden

---

1) Payer, D'organogénie comparée de la fleur, pag. 308—312, nebst Abbildungen Taf. LXVI.

2) Baillon, Bull. mens. de la Soc. Linéenne de Paris 1886, pag. 620—621 und ebenda 1887, pag. 649.

3) Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacea oleracea, pag. 13—18.

4) Eichler, Blütendiagramme, Bd. II, pag. 77—80.

5) Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen. 19. Über „gepaarte" Blattanlagen. Flora, N. F., Bd. III, pag. 256—260.

6) Eichler, a. a. O. pag. 79, Diagr. A_2 u. B_1.

allerdings, wenn sie wirklich zutreffen sollten, hiergegen sprechen. Im folgenden wird dies näher zu untersuchen sein.

Vergleichende Blütenentwicklung.

Als Typus einer Blüte der Chenopodiaceen stellt Payer[1]) diejenige von Suaeda fruticosa hin und meint: „qu' en connaître une, c'est les connaître toutes." Diese Meinung ist aber nicht berechtigt, da er Blüten von zu wenig Arten untersucht hat. Die Entwicklung der typischen Blüte zeigt, daß die fünf Perigonblätter in der gewöhnlichen Reihenfolge von 1 und 3 vorne, 2 hinten und 4 und 5 seitlich, also in $^2/_5$-Spirale auftreten. Die Staubblätter sollen nach Payers Untersuchungen alle zu gleicher Zeit entstehen. Die Nachprüfung hat aber ergeben, daß dies nicht der Fall ist, vielmehr treten sie in derselben Reihenfolge wie die Perigonblätter nacheinander auf, aber in so kurzen Zwischenräumen und daher mit so geringer Größendifferenz, daß sie den Anschein des Zugleichentstehens bei Payer erwecken konnten.

Ungefähr zur Zeit der letzten Perigonblattanlage erscheint in der Achsel der ersten auch das erste Staubblatt, dem schnell die anderen nach dem Gang der $^2/_5$-Spirale folgen. Bei Suaeda treten dann weiter am Vegetationskegel, ziemlich gleichzeitig, drei Höcker auf, die zu Narben auswachsen, welche den Perigonblättern 1, 2, 3 gegenüber gestellt sind. In bezug auf das Gynaeceum ist hier keine vollzählig radiäre Ausbildung vorhanden. Die Anzahl der Narben entspricht derjenigen der Fruchtblätter. Danach zu urteilen ist innerhalb der ganzen Familie die Zahl der Fruchtblätter nicht die gleiche, doch sind stets alle zu einer Hülle zum Schutz der Samenanlagen verwachsen. Da als Typus einer Chenopodiaceenblüte die 5-Zahl im Perigon- und Staubblattwirtel hingestellt werden kann (nach Payer und Eichler), so dürfte man auch wohl die 5-Zahl im Fruchtblattquirl hinzufügen (nicht wie genannte Autoren die 3- resp. 2-Zahl). In Wirklichkeit findet sich diese wohl selten, konnte aber bei Atriplex und Chenopodium, auch bei Spinacia (vgl. Fig. 10, Diagramm 1) öfters beobachtet werden. Somit kann man also die geringere Fruchtblattzahl, wie sie uns gewöhnlich entgegentritt, als reduziert ansehen.

Goebel[2]) sagt, daß die Symmetrieverhältnisse durch Ernährung bedingt seien, wenn diese ringsum gleichartig ist, entstehen

---

1) Payer, a. a. O. pag. 308—309.

2) Goebel, Festschrift für Wiesner 1907, pag. 152.

radiäre Blüten, wenn sie ungleichartig ist, nach der einen oder anderen Seite geförderte. Bei Atriplex hortensis L. war nun besonders deutlich zu sehen, daß Blüten mit 5-Zahl in allen Wirteln etwas größer waren wie die gewöhnlichen und eine bevorzugte Stellung an der Achse einnahmen. So wurden solche meist als einzig ausgebildete Blüte des Dichasiums gefunden, daher auch vermutlich gleichmäßig von allen Seiten ernährt. In der Regel wird aber wohl das Fruchtblatt, welches die Samenanlage trägt, mehr begünstigt sein, und somit wäre ein Schwinden der übrigen sterilbleibenden verständlich. Payer[1]) meint zwar, daß die Samenanlage aus dem Gipfel der Blütenachse entstehe. Dieser Ansicht tritt aber Eichler[2]) entgegen, der vielmehr Zugehörigkeit zu einem Fruchtblatt annimmt, und Stomps[3]) stützt die Eichler'sche Auffassung dadurch, daß er zwei Samenanlagen gelegentlich bei Spinacia fand. Auch hier soll dieser Ansicht zugestimmt werden, da auf Mikrotomschnitten durch junge Samenanlagen von Atriplex deutlich eine seitliche Inserierung wahrgenommen wurde.

Bei 5-, 4- und 3-Zahl der Fruchtblätter stehen diese stets den Perigon- und Staubblättern gegenüber, anders ist es dagegen bei der häufig vorkommenden 2-Zahl. Hier steht z. B. bei Atriplex hortensis das vordere zwischen 1 und 3, das hintere allerdings wieder opponiert. Beide Fruchtblätter fallen für gewöhnlich in die Medianebene, können aber auch, wie aus späterem zu entnehmen ist, in die transversale gelangen. Eine Erklärung für das Nichtopponiertstehen in diesem Falle ist leicht zu finden. Es hängt dies mit dem Bestreben der Fruchtblätter, sich im zur Verfügung stehenden Raum gleichmäßig nach allen Seiten hin zu verteilen, zusammen, was nur durch Stellung in eine Ebene am vollkommensten erreicht wird.

Nach diesen Betrachtungen soll weiter die Blütenentwicklung bei einzelnen Spezies näher studiert werden, zuerst bei Atriplex.

Diese Gattung ist interessant durch ihre in so mannigfaltigen Formen auftretenden Blüten. Man unterscheidet zwei Gruppen, die zwei verschiedenen Systemen angehören, eine sehr merkwürdige Erscheinung, auf die Eichler[4]) zuerst aufmerksam machte und die er richtig erkannte. Es gibt nach dem Gesagten eigentliche Dichasialblüten und Beisproßblüten. Über Einzelheiten liegen bisher noch mancherlei Unklarheiten vor. Am meisten differenziert sind die Ver-

1) Payer, a. a. O. pag. 309.
2) Eichler, a. a. O. pag. 81.
3) Stomps, a. a. O. pag. 16—17.
4) Eichler, a. a. O. pag. 83—84.

hältnisse bei Atriplex hortensis L., bei welcher Pflanze eingehende Untersuchungen vorgenommen wurden.

Für die eigentlichen Dichasialblüten findet sich entwicklungsgeschichtlich nur einerlei Anlage, und zwar erscheinen bei dieser die fünf Perigonblätter in $^2/_5$-Spirale mit merklicher Größendifferenz. Es sind die in Fig. 1 mit *PI—V* bezeichneten Vorwölbungen. Wohl zur Zeit der Entstehung des letzten Perigonblattes kommt auch in der Achsel des ersten das erste Staubblatt zum Vorschein, dem dann schnell die anderen in $^2/_5$-Spiralanordnung folgen. Es ist hier die Differenz der Zeiträume etwas größer als bei Suaeda, immerhin sind Stadien wie das gezeichnete nicht ganz leicht aufzufinden. Mit *A I—III* sind in Fig. 1 die drei ersten Antherenanlagen benannt. Dann werden weiter am Vegetationspunkt meist zwei Höcker sichtbar, die zu langen Narben auswachsen. Diese geschilderten Vorgänge liefern also Zwitterblüten, die aber nicht gerade sehr häufig zur Ausbildung gelangen. Vielmehr werden einige Blüten durch das Verkümmern des Gynaeceums männlich, andere durch das Fehlschlagen des Adroeceums weiblich. Bei letzteren kommt es auch vor, daß, jedenfalls aus Nahrungsmangel, die Antheren überhaupt nicht mehr angelegt werden. Wir finden bei den Dichasialblüten also schon ☿, ♂ und ♀ Blüten.

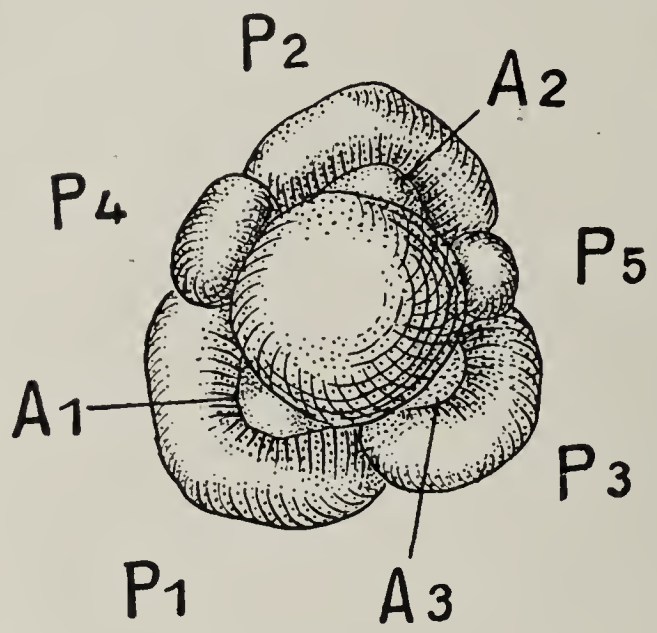

Fig. 1. Junge Blüte von Atriplex hortensis L. *P* Perigonblattanlagen; *A* Staubblattanlagen (stark vergrößert).

Fig. 2 gibt uns ein Bild von dem dichasialen Aufbau eines Blütenstandes, woran das soeben Besprochene erläutert werden soll. Zuerst eine Erklärung der Bezeichnungen. *S* = Achse. *A* = Tragblatt des Dichasiums. 1—4 erste bis vierte Blütenausbildungsfolge. α—γ Vorblätter respektive Tragblätter. Soweit kommt die Zeichnung zunächst in Betracht. Bemerkenswert ist, daß hier (gegenüber z. B. von Atr. littoralis) noch Vorblätter nachgewiesen werden konnten; sie kommen aber nicht viel über die Anlage hinaus. Blüte 1 ist gewöhnlich ☿ oder ♂, die beiden folgenden sekundär entstandeuen (2) selten ☿, meist ♂, gelegentlich ♀. Von den mit 3 benannten werden selten alle 4 ausgebildet; sie sind wohl immer ♀. Anlagen 4 verkümmern früh, sie kommen bei Atr. hortensis niemals zur Ausbildung. Zur Fruchtentwicklung

bringen es im höchsten beobachteten Falle nur drei von allen Blüten eines Dichasiums.

Neben der 5-Zahl im Perigon- und Staubblattwirtel findet man auch vierzählige Blüten, die aus den vorigen durch Reduktion abzuleiten wären und zwar durch Unterdrückung des fünften Perigon- und Staubblattes und Einrücken der übrigen in die gekreuzte Stellung. Dieser Vorgang konnte verfolgt werden an einigen Blüten, bei denen das fünfte Perigonblatt im Vergleich zu den andern sehr klein blieb, auch keine Antherenanlage mehr hervorbrachte. Im Verlauf der Entwicklung dürfte es ganz überwachsen werden und die übrigen stellen sich, wieder infolge einer gleichmäßigen Anordnung im verfügbaren Raum, in die

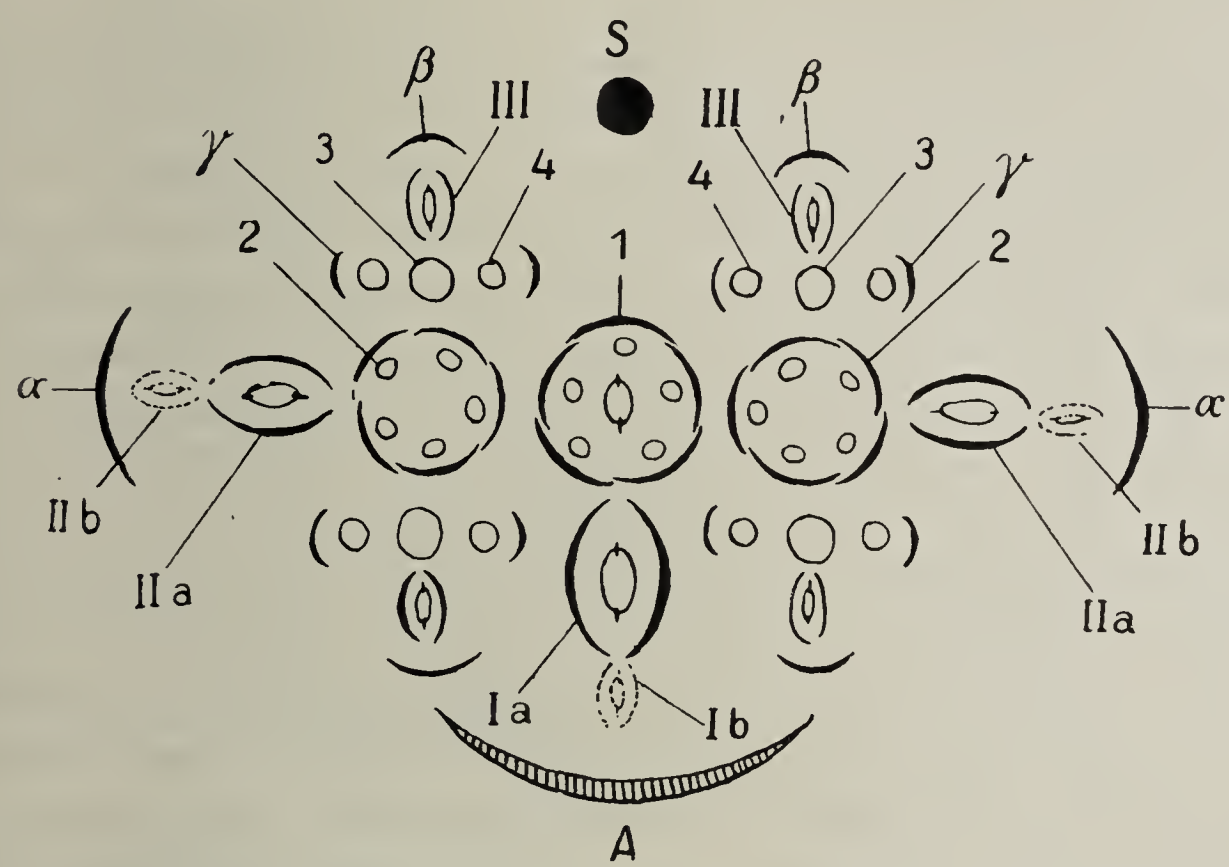

Fig. 2. Diagramm des Blütenstandes von Atriplex hortensis. (Näheres im Text.)

gekreuzte Stellung. Bei den beschriebenen Blüten bleibt stets opponierte Stellung in allen Wirteln gewahrt.

Auch dreizählige Blüten wurden gelegentlich gefunden, die leicht durch weitere Reduktion, sei es aus der 5- oder 4-Zahl verständlich sind. Die Entstehungsfolge ist die in der $^1/_3$-Spirale, das nach vorn gewandte Peringonblatt entsteht zuerst.

Außer den schon angeführten Blütenformen finden sich manchmal noch 6-zählige, oft aber nur in bezug auf das Androeceum, während die 5-Zahl im Perigon erhalten bleibt. Diese Blüten will Eichler[1])

1) Eichler, a. a. O. pag. 78.

nach Art dimerer Monokotylenblüten „erklärt“ wissen. Indessen ist wohl annehmbarer, wie auch die 6-Zahl nur im Androeceum zeigt, sich diese Blüten durch Spaltung der ersten Antheren- respektive Perigonblattanlage aus der 5-Zahl entstanden zu denken. Bisher wurden solche Blüten aber in der Anlage nicht angetroffen (vgl. Diagr. in Fig. 3).

Die Stellung der Samenanlage ist in allen Dichasialblüten für gewöhnlich die horizontale, geht aber durch die schräge Orientierung bis zur vertikalen. Hierüber vgl. auch bei Eichler[1]) und Volkens[2]). Ihre Stellung ist aber ganz unabhängig von der Anordnung der Blüte im Dichasium, eine Regel läßt sich daher für dies Verhalten nicht erkennen.

Es sei hier noch das Diagramm einer eigenartig ausgebildeten Blüte in Fig. 3 gegeben. Die Zahl im Perigon ist 5, die im Androeceum 6, es ist Spaltung im ersten Perigonblatt aufgetreten. Aber die Ausbildung im Staubblattkreis ist eine merkwürdige. Neben einer Anthere im ersten Perigonblatt findet sich eine Einzelblüte, bestehend aus drei Perigonblättern und einem nicht weiter entwickelten Vegetationshöcker in der Mitte. Eine ebensolche steht noch in der Achsel des zweiten Perigonblattes. Wenn man wollte, könnte man diese Blüte vielleicht als eine Stütze der v. Wettstein'schen[3]) Theorie über die Entstehung der Angiospermenblüte ansehen, zumal da sie in einer phylogenetisch wohl schon alten Familie auftritt.

Nun sollen die von Eichler zuerst erkannten Beisproßblüten, die an einer Atriplexpflanze am meisten auffallen, näher betrachtet werden. Sie besitzen immer nur zwei Fruchtblätter, umgeben von zwei Vorblättern. Diese bedingen kein Opponierstehen der Narben, deren Stellung ist vielmehr die normale in der Medianebene. Die Entwicklungsgeschichte dieser Blüten ist sehr einfach. Zuerst entstehen am Vegetationskegel fast gleichzeitig die Vorblattanlagen, die schnell heranwachsen. Inzwischen sind weitere zwei Höcker gebildet, die zu Narben werden und sich weit durch die anschließenden Vorblätter hervorstrecken, um die Bestäubung zu erleichtern. Die Vorblätter sind stets steril und entwickeln sich unabhängig von der Befruchtung. Es ließen sich aber gar nicht selten Reste von Perigonblättern finden, wie schon Fenzl

---

1) Eichler, a. a. O. pag. 81.

2) Volkens, in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III. Teil, 1. Abt. a, pag. 47.

3) v. Wettstein, Handb. d. Syst. Botanik, pag. 478.

und Moquin-Tandon[1]) beobachtet haben, ja beim Durchsuchen von vielem Material konnten sogar wohlentwickelte ☿ festgesellt werden. Der gewöhnliche Fall stellt demnach eine weitgehende Reduktion dar.

Um eine genaue Vorstellung über die Entstehung der Beisproß-Blüten zu gewinnen, müssen wir zunächst die Verzweigung, wie sie bei Atriplex hortensis vorkommt, betrachten. Ein Bild hiervon, nach einem Mikrotomschnitt hergestellt, möge Fig. 4 geben. H bezeichnet den Hauptstamm, Bl das von ihm entspringende Blatt. *SI—IV* sind die in der Achsel entstehenden Sproßanlagen, von denen aber meistens nur *SI—II* zur Entwicklung gelangen, es hängt dies von der Ernährung ab (vgl. Versuch 8, pag. 85). Die mit G bezeichneten Striche sollen den Leitbündel-

Fig. 3.

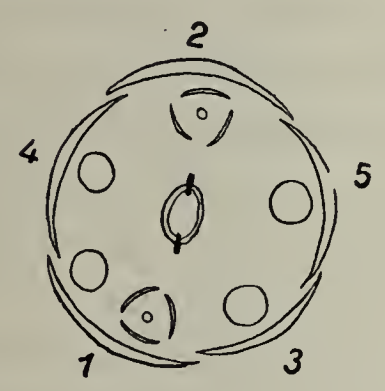

Fig. 3. Diagramm einer eigenartig ausgebildeten Blüte von Atriplex hortensis. In Perigonblatt *1* und *2* kleine dreizählige Blüten entwickelt.

Fig. 4.

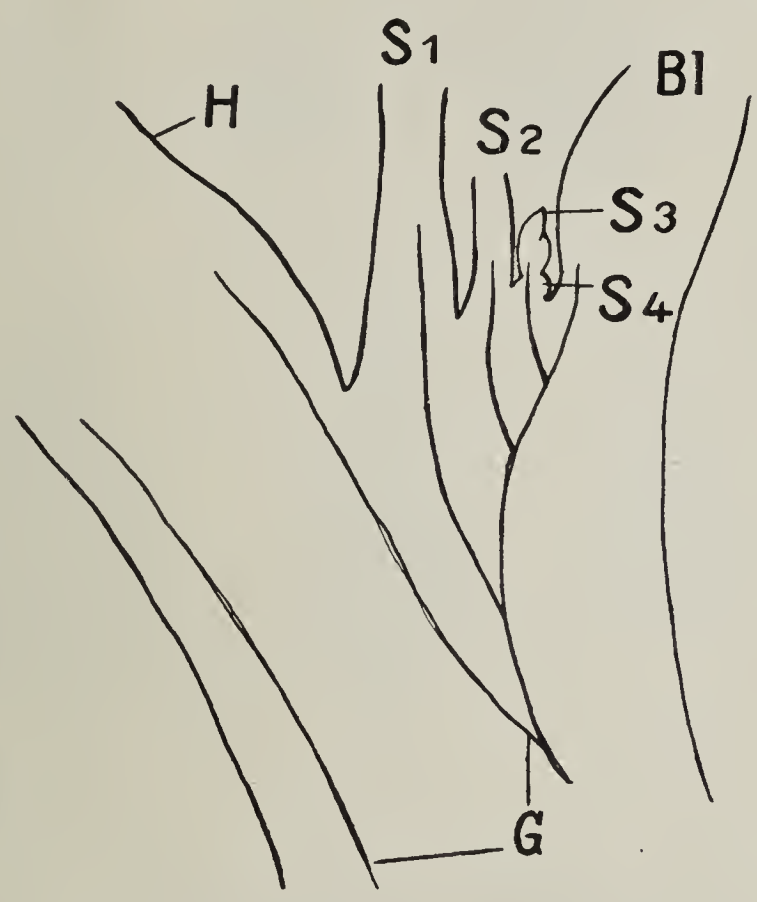

Fig. 4. Schema der Verzweigung bei Atriplex hortensis. (Näheres im Text.)

verlauf veranschaulichen. Die Entstehung eines Sprosses aus dem vorhergehenden erfolgt aus meristematischem Gewebe, welches sich an dessen Basis erhält. Die Versorgung mit Leitungsbahnen geht stets von denen des Blattes aus, nicht geschieht sie also durch seitliche Abzweigung von den zu den Einzelsprossen führenden Bahnen. Somit ist ein direkter Anschluß jedes Sprosses an das Hauptleitungsnetz gegeben.

Es kann nun an Stelle eines jeden Sprosses eine einzige ♀ Blüte mit zwei Vorblättern entstehen, welche letzteren einfach die umgewandelten, ersten paarig gestellten Blätter des Sprosses sind. Daß man

1) Moquin-Tandon, in De Candolle, Prodr. XIII, 2, pag. 89—90.

es wirklich mit einer Umformung zu tun hat, verdeutlichen die nebengezeichneten Übergangsformen.

Diese wurden infolge eines später zu erwähnenden Eingriffes hervorgebracht (vgl. Versuch 8), pag. 85.

In Fig. 5, 1 ist ein gewöhnliches Vorblatt abgebildet; die Stelle, von der aus die Teilung der Adern stattfindet, liegt ziemlich weit von dem Ansatz des Vorblattes an der Achse entfernt, oder, was auf dasselbe hinauskommt, das Blatt greift bis zur Anheftungsstelle flügelartig herum. Die Hauptadern sind ziemlich gleichartig ausgebildet. Bei 2, 3, 4 rückt der Verzweigungspunkt der Gefäßbündel tiefer herab, die Form des Blattes wird eine mehr gestreckte und so gewinnt auch die Mittelader ein Übergewicht. Blatt 5 hat nur noch einen sehr kurzen Blattstiel und würde durch Verlängerung desselben und seitliche Ausbildung der Lamina zu Zipfeln das gewöhnliche Blatt 6 ergeben.

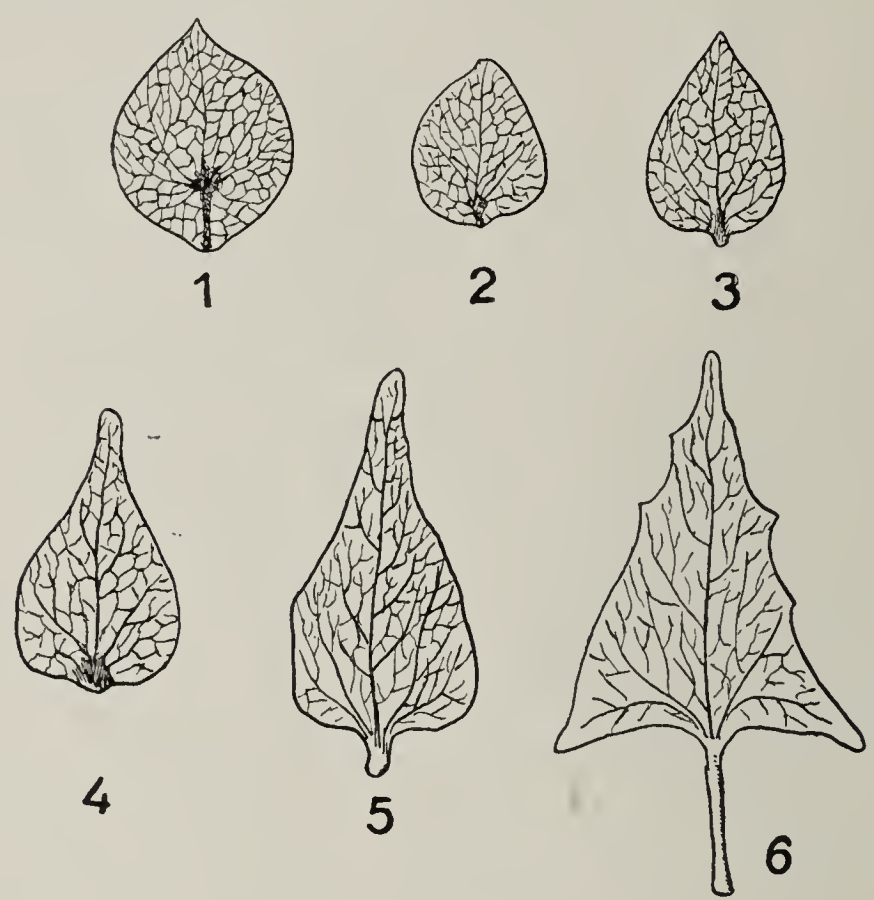

Fig. 5. Atriplex hortensis. *1* Normales Vorblatt; *6* normales Blatt; *2—5* Übergangsformen. (Näheres im Text.)

(♀) Blüten (das Zeichen bedeutet ♀ Bleisproßblüte mit zwei Vorblättern) können nach dem vorhin Gesagten an Stelle eines Sprosses (am häufigsten bei mangelhafter Ernährung) in der Blattachsel entstehen, und auf dieselbe Weise werden sie in der Blütenregion in der Achsel des Tragblattes gebildet. Hier gehen sie entsprechend aus meristematischem Gewebe der zuerst gebildeten eigentlichen Dichasialblüten hervor. Die in Fig. 2 mit *I*, *II* und *III* bezeichneten (♀) Blüten sind die eben besprochenen.

Ein Vergleich mit Fig. 4 zeigt die Verhältnisse deutlich. Dem Blatte *Bl* entspricht Tragblatt *A*. Der erste Sproß *S I* ist hier in Form einer vollständigen Blüte vorhanden, deren Vorblätter durch ihr Fertilsein den dichasialen Aufbau bedingen, selbst allerdings bald nach dem Erscheinen zugrunde gehen. Dem Sproß *II* entspricht (♀) Blüte *Ia*. Ihre Vorblätter werden nicht fertil und die Blüte in der Mehr-

zahl der Fälle bis auf das Mindestmaß reduziert, dafür die Vorblätter aber voll entfaltet. Wiederum durch das Experiment (vgl. Versuch 8 pag. 85) gelang es, diese Vorblätter fertil zu bekommen und somit eben eine zweite Dichasialanlage. *S III* entspricht der zwar nur der Anlage nach vorhandenen (♀) Blüte *Ib*. Diese kommt aber bei Atr. hortensis niemals zur Entwicklung.

Dem eben Gesagten zufolge kann man also die Beisproßblüten auffassen als reduzierte Dichasien. Das Vorblatt *α* ist zugleich Tragblatt der Blüte 2 und daher läßt sich für dasselbe auch die eben angegebene Betrachtung ausführen und so fort.

Bei Atr. littoralis L. zeigen sich gegenüber von Atr. hortensis einige Verschiedenheiten, zwar nicht im Bauplan der Verzweigung, sondern in der Blütenausbildung. Die Vorblätter der eigentlichen Dichasialblüten werden nicht mehr angelegt, sie sind jedenfalls auf Kosten der größeren Zahl der Blüten verschwunden. Sodann zeigen aber die Dichasialblüten den Unterschied, daß sie alle ♂ sind. Die entwicklungsgeschichtliche Anlage ist zwar die gleiche wie bei der vorigen Art, indessen kommt das Gynaeceum höchstens bis zur Anlage der Narben, dann tritt stets Stillstand im Wachstum auf. Ob durch das Experiment die Ausbildung des Gynaeceums und somit ein Fruchtbarwerden der Blüten erzielt werden kann, wäre möglich und soll später versucht werden. Es wurden nämlich beim Durchmustern einer großen Zahl von Früchten, die von Pflanzen auf gutem Boden gewachsen, herrührten, einige im fünfblätterigen Perigon gefunden, wodurch das Gesagte wahrscheinlich wird. An Dichasialblüten konnten bis zu 20 gezählt werden. Beisproßblüten waren aber immer entsprechend mehr vorhanden. Diese entstehen nicht, wie aus Eichlers[1]) Diagramm hervorgeht, in 1-Zahl, sondern die in Fig. 2 punktierten Blüten *Ib* und *IIb* entwickeln sich stets, vielleicht entsteht sogar noch eine weitere (♀) Blüte, die dann *S IV* in Fig 4 entsprechen würde. Es kann dies aber bei dem knäuligen Zusammenstehen der Blüten nicht leicht entschieden werden.

Der Gattung Atriplex steht am nächsten Chenopodium, sie unterscheidet sich im wesentlichen nur durch das Fehlen der Beisproßblüten und die damit eingeleitete andere Ausgestaltung eines Teiles der Früchte, die man also danach wohl als eine sekundäre Bildung auffassen könnte. Die Blütenentwicklung bietet in der Mehrzahl der Arten nichts Neues. Die Stellung der Samenanlage ist bei einigen Arten wie bei Atriplex

1) Eichler, a. a. O. pag. 82, Fig. 35 *E*.

teils vertikal, teils horizontal. So wurden in den kleinen dicht gedrängten dichasialen Knäueln von Chenopodium ambrosioides L. in den ersten zwitterig ausgestalteten Blüten Horizontalstellung beobachtet. Weitere Blüten waren ♀ durch Verkümmerung oder Nichtausbildung des Androeceums und zwar hatten, die dem Auftreten nach ersten, noch meist horizontal, die übrigen vertikal gerichtete Samenanlagen. Wenn man hierüber bezüglich der Stellung nach einer Zweckmäßigkeit fragen wollte, könnte man vielleicht sagen, daß die Vertikalstellung in den letzten Blüten des Dichasiums wegen des ihnen zur Verfügung stehenden engen Raumes die vorteilhafteste ist. Es können so in dem kleinen Knäuel mehr Samen herangereift werden, ohne daß sie sich wesentlich gegenseitig in der Entwicklung behindern. Während man hier also eine einigermaßen gleichmäßige Aufeinanderfolge in der Stellung der Samenanlage und somit auch des Samens sieht, kann bei Atr. hortensis nicht davon die Rede sein. Die wirkliche Ursache bezüglich der Frage wird kaum zu ermitteln sein, da ein Experimentieren mit den kleinen Blüten sehr schwierig ist.

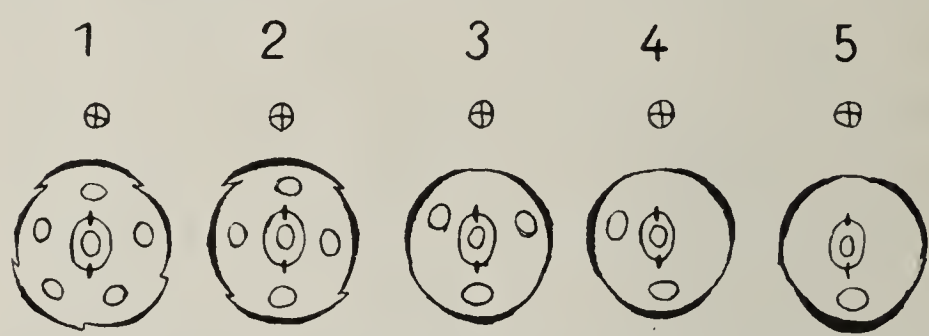

Fig. 6. Blütendiagramme von Chenopodium virgatum L.

Bei Chenopodium cristatum F. v. Müller kommt eine weitgehende Reduktion im Androeceum vor. Hier findet sich nur ein Staubblatt bei Erhaltung der 5-Zahl im Perigon. Es erscheint früher als die beiden letzten Perigonblätter, ist bei ihrer Entstehung bereits ein ansehnlicher Höcker. Stets wird es in der Achsel des ersten Perigonblattes gebildet. Ob gelegentlich auch noch mehr Staubblätter auftreten, konnte an dem spärlich vorliegenden Herbarmaterial nicht festgestellt werden [1]).

In der Sekt. V, Blitum, der Gattung Chenopodium (nach Volkens in Engler-Prantl) bietet Chenopodium virgatum L. wieder ein Beispiel dafür, daß Reduktion der Blüten auf ein und derselben Pflanze

---

1) Die Pflanze ist von F. v. Müller in Fragmenta phytogr. Australiae VII, pag. 11, beschrieben, woraus aber die Anzahl der Staubblätter nicht zu ersehen ist. Weiter ist auf die Transact. Phil. Inst. Vict. II, pag. 73, hingewiesen, welche Abhandlung hier nicht zu erhalten war. Bentham u. Hooker, Gener. Plant. III, pag. 51, geben für Unterabteilung Orthosporium, zu der Chenopodium cristatum gehört, an: Stamina saepissime solitaria.

vorkommt. Schon Wydler[1]) beobachtete, daß die Gipfelblüte, mit welcher der Sproß abschließt, bei Ch. capitatum L. 5-zählig war. Dasselbe gilt auch für Ch. virgatum, wo genannter Autor allerdings keine bemerkte. Sie kommt vielleicht nicht immer zur Entfaltung, läßt sich aber stets nachweisen. Für sie gilt eines der Diagramme in Fig. 6, entweder 1, 2 oder 3, je nachdem der Sproß, der sie trägt, kräftig ist. Bei reichlicher Ernährung ist hier wieder, worauf schon bei Atriplex hingewiesen wurde, radiäre Ausbildung, wenigstens in bezug auf Perigon und Androeceum, vorhanden. Mehr wie zwei Fruchtblätter wurden nicht gefunden. Für die Entstehung der verschiedenzähligen Blüten gilt das oben bei Atriplex Gesagte. Außer den Gipfelblüten sind noch nach Diagramm 3, oder auch nach 4, gelegentlich die Mittelblüten des dichasialen Knäuels gebaut, während für die am meisten auftretenden Blüten Diagramm 5

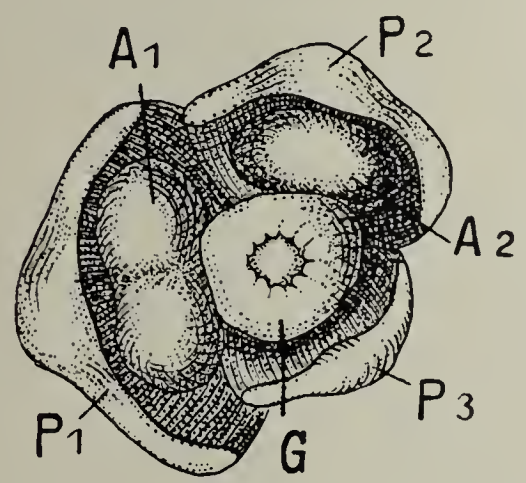

Fig. 7. Blüte von Chenopodium virgatum L. (s. Diagr. 4 in Fig. 6). *P* Perigon; *A* Androeceum; *G* Gynaeceumanlage.

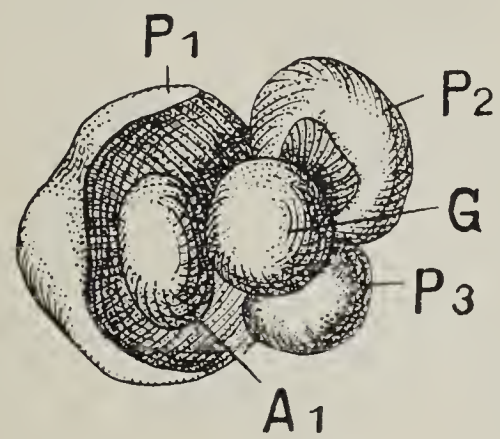

Fig. 8. Junge Blüte von Chenopodium girgatum (s. Diagr. 5 in Fig. 6). *P* Perivon; *A* Staubblatt; *G* Gynaeceumanlage.

gilt. Eichler[2]) gibt nun statt des Diagramms 4 ein anderes, welches keine Opposition der einen Anthere zeigt, vielmehr soll diese nach hinten zwischen Perigonblatt 2 und 3 fallen, somit würde dies Diagramm gegen Goebel's Theorie sprechen (vgl. pag. 51). Es konnte aber bei dem vielen daraufhin untersuchten Material niemals dies Stellungsverhältnis nachgewiesen werden, so daß wohl ein Irrtum vorliegen dürfte. Fig. 7 zeigt die nach Diagramm 4 gebaute Blüte, also deutlich Opposition der Antheren. Fig. 8 bringt den gewöhnlichen Fall, Diagramm 5 entsprechend, zur Darstellung[3]). Die Entstehung der Perigonblätter geht

1) Wydler, Pringsheim's Jahrb., Bd. XI: Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände, pag. 326.

2) Eichler, a. a. O. pag. 79, Fig. 33 *A* 2.

3) Die Lage der Perigonblätter zur Achse ist in beiden Figuren nicht den Diagrammen entsprechend gezeichnet, man braucht sich aber, um dies zu erreichen, *PI* in beiden Figuren nur bis nach vorne gedreht denken.

mit deutlicher Größendifferenz nach $^1/_3$ vor sich. Wenn nur ein Staubblatt angelegt wird, scheint es vor den beiden übrigen Perigonblättern zu entstehen, ähnliches geschieht ja nach vorhergehendem bei Chenop. cristatum. Am Grunde verwachsen die Perigonblätter mehr oder weniger; Vorblätter konnten nicht gefunden werden.

Eine gleichzeitige Reduktion von Androeceum und Perigon zeichnet die Gattung Monelepis aus, z. B. Mon. trifida Schrad. Im gewöhnlichsten Fall, Fig. 9, *1*, haben wir ein nach vorn gewendetes Perigonblatt, in seiner Achsel das einzige Staubblatt tragend. Es konnten auch entwicklungsgeschichtlich keine Spuren weiterer Perigon- oder Staubblätter nachgewiesen werden. Die beiden vorhandenen Fruchtblätter stehen in der Medianebene. Die Blüten sind dicht gedrängt in dichasialen Knäueln vereinigt. Es werden an der Primärblüte schon bei der Entstehung des Perigonblattes die Anlagen der Sekundärblüten

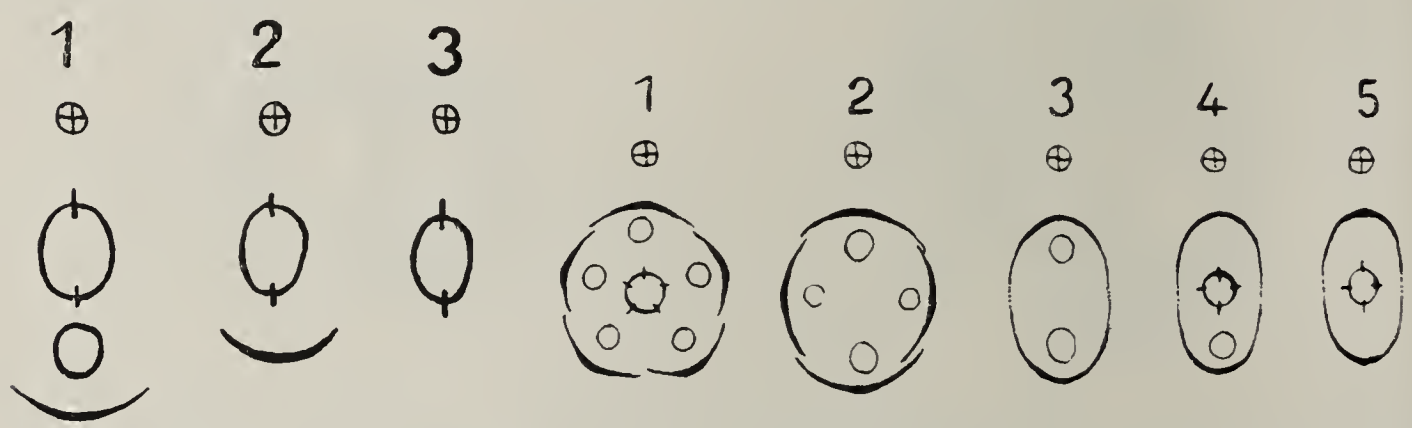

Fig. 9. Monolepis trifida. Vorkommende Blütendiagramme

Fig. 10. Blütendiagramme von Spinacia oleracea L.

sichtbar, also schon bevor das erste Staubblatt entsteht. Wohl die dichte Stellung der Blüten und die damit zusammenhängende mangelhafte Ernährung ist schuld, daß die Reduktion noch weiter fortschreitet, wie es Diagramme 2 und 3 zeigen, zuerst schwindet das Staubblatt (Diagramm 2) und weiter geht auch das einzige Perigonblatt noch verloren (Diagramm 3).

Ferner wäre über die Blütenentwicklung bei Spinacia oleracea L. zu berichten. Hier können wiederum sehr weitgehende Reduktionen im Perigon und Androeceum statthaben, jedoch nicht im Gynaeceum. Opposition bleibt in allen Fällen gewahrt. Fig. 10 bringt die beobachteten Blütendiagramme. Diagramm 1 stellt einen seltenen Fall mit radiärer Ausbildung in allen Wirteln dar. Solche Blüten wurden an kräftigen männlichen Pflanzen einigemale gefunden, ebendort auch 4-zählige ☿. In der Regel sind die ♂ Blüten nach Diagramm 2

gebaut. Eichler[1]) meint, daß sich solche Blüten wie dimere Monokotylenblüten verstehen lassen, die medianen Staubblätter sollen dann einem tieferen Quirl angehören, was daraus hervorgehe, daß sie früher stäuben. Indessen ist es einfacher, diese Blüten aus der ja auch hier vorkommenden 5-Zahl durch Reduktion entstanden, anzunehmen. Bei der gewöhnlich 4-zähligen Blüte werden die Anlagen wie folgt ausgebildet. Zunächst, kurz nacheinander, das vordere und hintere Perigonblatt; ebenso dann die beiden seitlichen. In derselben Reihenfolge treten die Antheren auf. Früh sieht man bei den gekreuzt stehenden Paaren eine Größendifferenz, die meist sehr deutlich durch Bevorzugung der Medianebene an der fertigen Blüte zum Ausdruck kommt und auch das frühere Stäuben der median angeordneten Antheren veranlaßt. Da die mediane Richtung so besonders betont wird, kann es sogar zum Schwinden der seitlichen Teile kommen, wie aus Diagramm 3 hervorgeht, eine Blütenform, die an einer Pflanze ziemlich zahlreich auftrat. Bei den ♀ Blüten (Diagramm 5) konnten nie mehr als zwei Perigonblätter gefunden werden. Diese sind fast ganz verwachsen und haben daher ein etwas anderes Aussehen als bei den ♂ Blüten. Ihre Entstehung zeigt Fig. 11. Die drei ersten jungen Blüten des Dichasiums sind darin gezeichnet. Die Perigonblätter entstehen als freie Höcker am Vegetationskegel (s. Anlage II), verbinden sich aber frühzeitig (s. Blüte I). Eine Größendifferenz ist in der Regel zu bemerken, das hintere ist etwas größer. Warum im Gynaeceum keine Zurückführung auf die 2-Zahl geschieht, ist nicht zu ermitteln, stets sind vier Narben vorvorhanden. Sie scheinen als vier selbständige Höcker angelegt. Dagegen meint Stomps: „. . . bleek het mij, dat de carpellen optreden als twee median gelegene verhevenheden. . . . Aan den top vertakken zij zich meestal, zoodat in den regel vier stempels gevormd worden.“ Bei dieser Auffassung wäre also auch hier Reduktion eingetreten und erst nachträglich Verzweigung, wie sie auch bei Chenopodium und Atriplex, hier freilich in späterem Stadium gelegentlich beobachtet wurde. Man sieht häufig das Auftreten von ♂ Blüten an den weiblichen Pflanzen.

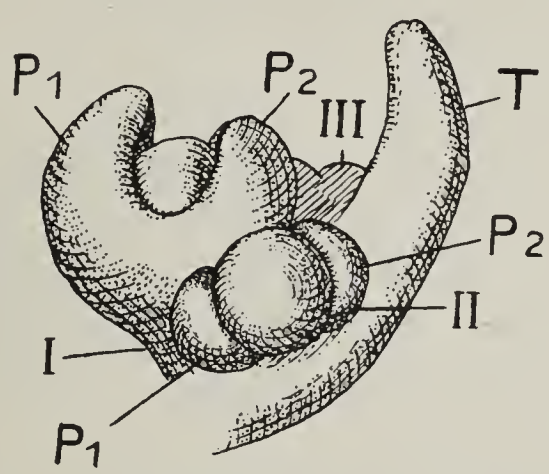

Fig. 11. Die ersten 3 ♀ Blütenanlagen *I*, *II*, *III* des dichasialen Knäuels von Spinacia oleracea L. *T* Tragblatt; *P* Perigonblatt. Vergr. 235.

1) Eichler, a. a. O. pag. 78, Anm. 1.

Vielleicht dürfte diese Einrichtung zur Sicherung der Bestäubung gelegentlich stattfinden, oder die ♂ Blüten kommen durch ungenügende Nahrungszufuhr im Laufe der Entwicklung zustande, man findet sie fast nur als die zuletzt angelegten im Dichasium. Experimentell soll dies Verhalten später geprüft werden. Diagramm 4 muß noch besonders Erwähnung finden, es geht daraus klar hervor, daß die Blätter nicht, wie Volkens[1]) meint, Vorblätter sind, sondern Perigonblätter. Es bedarf eigentlich keiner weiteren Erörterung, denn ihre Stellung weist schon die Auffassung von Vorblättern zurück, die doch eine transversale sein müßte. Das eine Staubblatt steht dem ersten Perigonblatt opponiert. Das Aussehen der Blüte ist ganz das der ♀; durch die Öffnung, die bei der Verwachsung des Perigons noch übrig bleibt, schiebt sich die Anthere hindurch. Die Blüte fand sich zu mehreren mit den nach Diagramm 3 gebauten an einer überwiegend ♀ Pflanze.

Fig. 12.

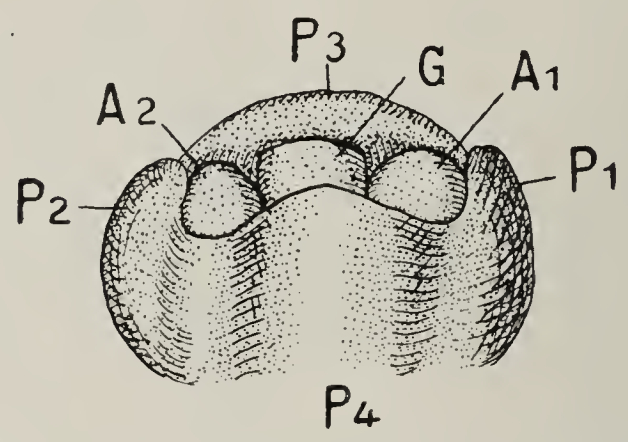

Fig. 13.

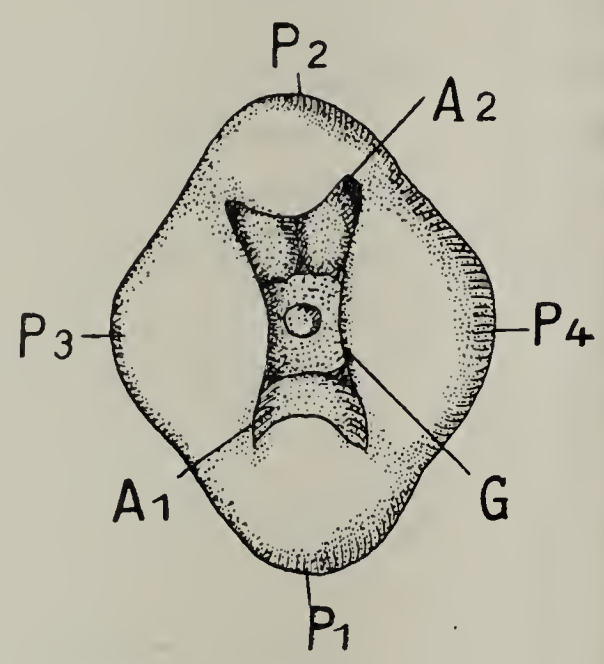

Fig. 12. Salicornia herbacea L. Junge Blüte. *A* Androeceum; *P* Perigon; *G* Gynaeceum.
Fig. 13. Salicornia herbacea L. Junge Blüte, älter als die in Fig. 12 gezeichnete. (Bezeichnung wie dort. Von oben gesehen beide Figuren stark vergrößert.)

Weiter wurde Salicornia, sowohl herbacea L., als auch fruticosa L. studiert, aber in bezug auf Blütenentwicklung kein Unterschied gefunden. Die Untersuchung erstreckte sich auf sehr viel Material, um besonders das Eichler'sche Diagramm (Fig. 33 *B1*) zu prüfen, welches wiederum keine Opposition zeigt; hier ist das vordere Staubblatt alternierend gezeichnet. Bei der Untersuchung wurden stets vier Perigonblätter gefunden, in der üblichen Reihenfolge mit $^1/_2$ Divergenz kurz hintereinander angelegt. Im Gegensatz zu den bisher betrachteten Blüten scheint aber das hintere Perigonblatt das erste der Anlage nach zu sein. Die freien Höcker verwachsen an der Basis gleich nach dem Entstehen. Nur in der medianen Richtung werden dann meist

1) Volkens, a. a. O. pag. 64.

zwei Antherenanlagen, die hintere zuerst gebildet; oft kommt diese allein zur Entwicklung. In Fig. 12 ist ein noch junges Entwicklungsstadium gezeichnet. Die Perigonblätter *P 1—4* sind schon verwachsen. Die Staubblattanlage *A 1—2* wurden der Deutlichkeit halber in Querstellung gezeichnet. *G* ist Gynaeceumanlage. Die Perigonblätter verwachsen im weiteren Verlauf zu einer Masse mit vierzipfeligem Rande, wie Fig. 13 zeigt. Die Benennung ist wie in Fig. 12. Im fertig ausgebildeten Zustand decken sich die Zipfel und verschmelzen sogar manchmal. Zwischen ihnen schiebt sich dann, zuerst das hintere, darauf das vordere Staubblatt zum Verstäuben hindurch. Die Bevorzugung der Hinterseite leitet über zur 3-zähligen Blüte, indem die vordere Anlage verkümmert, sie war aber bei allen untersuchten Blüten anfangs vorhanden. Früh bleibt sie nur zurück und die beiden seitlichen Perigonblätter verbinden sich miteinander, so daß eine 3-zählige Blüte, dem Eichler'schen Diagramm *B 2*, Fig. 33, pag. 79 entsprechend zustande kommt. Das vordere Staubblatt wurde bei diesen 3-zähligen Blüten nie mehr angelegt. Somit kann das Eichler'sche Diagramm *B 1* nur auf einem Irrtum, der leicht bei der Betrachtung einer ausgebildeten Blüte mit ihren undeutlichen Verhältnissen entstehen konnte, beruhen. Baillon gibt allerdings die Entwicklungsgeschichte wirklich 3-zähliger Blüten an, die indessen bei dem verschiedensten Material nicht zu finden war, selbst nicht bei kümmerlich ernährten Exemplaren, welche ausgebildete 3-zählige Blüten in großer Menge produzierten, die aber stets nach der 4-Zahl angelegt waren und die, wie oben beschrieben erst 3-zählig wurden. Indessen paßt Baillon's Ausführung nur für Eichler's Diagramm *B 2*, ein vorderes Staubblatt bei 3-Zahl gibt auch er nicht an. Die Blüten stehen in kleinen 3-blütigen Dichasien ohne Vorblätter. Baillon hebt solche aber als stets übersehen besonders hervor, es konnte aber niemals auch nur eine Andeutung von Vorblättern angetroffen werden. Die Mittelblüte ist gewöhnlich vierzählig entwickelt, die beiden anderen sind oft zu 3-zähligen verkümmert.

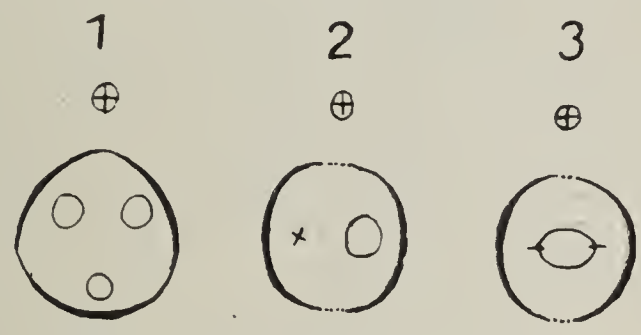

Fig. 14. Ceratocarpus arenarius. Blütendiagramme.

Bis jetzt fanden wir nur bei statthabender Reduktion diese zugunsten der Medianebene, indessen zeigt Ceratocarpus einen Fall, wo die Transversalebene den Vorzug hat. Die Blüten sind monözisch. Bei den ♂ kommen selten 3-zählige vor, wie sie Fig. 14 (Diagramm 1) zeigt. Gewöhnlich ist Diagramm 2 mit nur einem Staubblatt. Diese

Blüte dürfte sich am einfachsten aus der nach der 3-Zahl gebauten durch Schwinden des vorderen Perigonblattes (ähnliches bei Salicornia) und Einrücken der beiden anderen in die transversale Stellung, ableiten lassen. Ein Staubblatt wird meist auch nur angelegt. Die frei entstehenden Perigonblatthöcker verwachsen im Lauf der Entwicklung zu einer keulenförmigen Röhre, die oben in zwei Lappen gespalten ist. Vergleicht man mit den ♂ die ♀ Blüten, so findet man hier an Stelle der zwei Staubblätter einfach zwei Fruchtblätter. Die Perigonblätter sind etwas umgestaltet, in eine Spitze auslaufend. Volkens[1]) meint (vgl. bei Spinacia), daß die ♀ nicht Perigon-, sondern Vorblätter hätten, was man hier aus ihrer Stellung wohl schließen könnte, indessen ein Vergleich mit den ♂ Blüten, wo sicher ein Perigon vorhanden ist (was das Diagramm 1 beweist), zeigt auch die Natur der ♀ Blütenhüllgebilde als Perigonblätter deutlich. Zudem dürfte das Opponiertstehen der beiden Fruchtblätter gegen Volkens' Ansicht sprechen (bei Vorblättern, wie bei Atriplex stehen diese alternierend). Überhaupt werden wohl nach genaueren Untersuchungen fast alle als Vorblätter bezeichneten ♀ Blütenhüllen bei den Chenopodiaceen als Perigonblätter zu deuten sein, die zum Schutze der Frucht oder zu deren Verbreitung Umgestaltungen erfahren haben. Vielleicht bei Atriplex allein sind Vorblätter vorhanden, die, wie vorhin gezeigt, eben auf einem besonderen Zustandekommen beruhen.

Die Betrachtungen sollen abgeschlossen werden mit den stark abweichenden Verhältnissen, die sich in der Gattung Corispermum finden. Die Blüte ist zwar auch nach der 5-Zahl gebaut, aber in allen Wirteln dorsiventral. Im seltenen Falle der Vollzähligkeit entstehen alle fünf Perigonhöcker; von diesen zuerst das hintere, dann die seitlichen links und rechts, endlich die beiden vorderen links und rechts, — also eine erhebliche Abweichung von dem sonst zu beobachtenden Stellungsverhältnis. In derselben Reihenfolge werden auch die Antheren angelegt, aber hier macht sich gleich ein großer Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit geltend: Die erste Staubblattanlage entsteht ungefähr zur Zeit der seitlichen Perigonanlagen und sie wächst dann sehr schnell heran. Ihr folgen die beiden seitlichen Antheren in ziemlicher Entfernung nach, dann zeigen sich, aber erst weit später, die vorderen, wenn sie überhaupt angelegt werden. Durch das schnelle Wachstum des ersten Staubblattes und den damit verbundenen großen Raumverbrauch, könnte es vielleicht bedingt sein,

---

1) Volkens, a. a. O. pag. 67.

daß die beiden Narben nach der Seite ausweichend angelegt werden und so also in die transversale Stellung gelangen. Das Gesagte geht aus nebenstehender Zeichnung Fig. 15 *a* u. *b* hervor. In *a* ist ein noch ziemlich junges Stadium wiedergegeben; mit *P 1—5* sind die Perigonblatt- und mit *A 1—5* die Antherenanlagen bezeichnet, mit *G* das Gynaeceum. Man kann wohl in Abbildung *a* erkennen, daß die beiden Narbenhöcker, die gerade angelegt werden, am günstigsten bei gleichmäßiger Ausbildung seitlich stehen. Die Lage und Größe des ersten Perigonblattes ist nach hinten punktiert angedeutet. Recht auffällig ist das bei anderen Blüten nicht beobachtete starke Zurücktreten des Perigonteiles, oft wird nur das hintere Blatt mit unregelmäßig gezacktem Rand ausgebildet (s. in *b*, *P 1*). In der in *b* gezeichneten Blüte ist

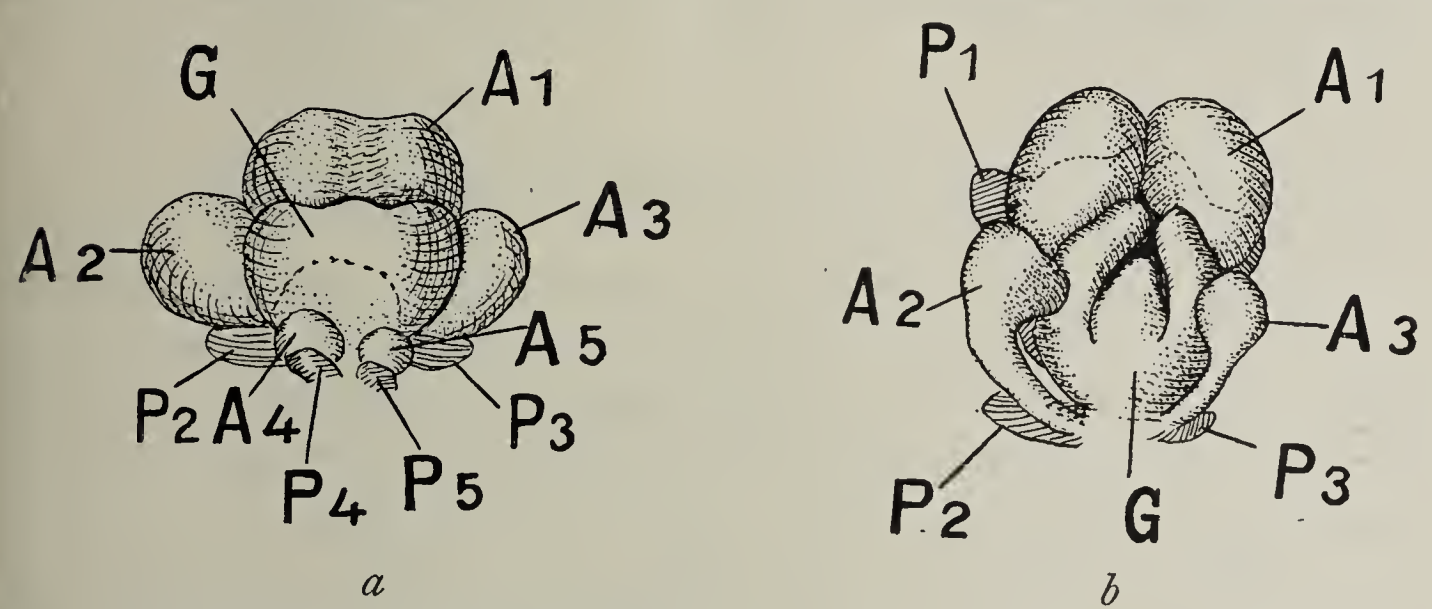

Fig. 15 *a* u. *b*. Junge und ältere Blüte einer Corispermum-Spezies. (a viel stärker vergrößert als b.)

bereits der vordere Teil vollständig verschwunden. Die Reduktion geht nacheinander so weit, daß zuerst das Perigon ganz verschwinden kann, dann auch das Androeceum, so daß nur das Gynaeceum übrig bleibt. Fälle, in denen außer diesem nur noch ein Staubblatt, natürlich das hintere, meist begünstigte vorhanden ist, sind häufig anzutreffen. In den einzelnen Spezies geht die Reduktion verschieden weit, wohl in allen lassen sich alle möglichen Stadien der Ableitung aus der vollzähligen Blüte auffinden, wenn auch gewöhnlich die eine oder andere Form vorherrschend ist.

Methode zur Untersuchung der Blütenentwicklung.

Hierüber dürfte in Kürze vielleicht einiges gesagt werden, da es nicht so ganz leicht ist, Einsicht in die jungen Entwicklungsstadien zu erhalten, weil diese oftmals noch nicht $^1/_{10}$ mm im Durchmesser besitzen. Es wurden die zu untersuchenden Blüten einen halben Tag in

10%ige Kalilauge gelegt, dann ausgewaschen und mit Eau de Javelle einige Stunden gebleicht; darauf die gewünschten Stadien frei präpariert, was nur mit ganz fein angeschliffenen dünnen Insektennadeln möglich war. Sie wurden weiter in Glyzerin übertragen und hierin wenigstens einen Tag belassen, um die eintretende Schrumpfung aufzuheben. Wenn man die kleinen Blütenanlagen nun in Hämatoxylin zum Färben bringt, nehmen sie in wenigen Sekunden eine gleichmäßig violette Tönung an. Hierbei lieferte gute Resultate altes Hämatoxylin, nach Ehrlich hergestellt. Zurück überführt in Glyzerin kann man sie, wenn die neuerliche Schrumpfung ausgeglichen ist, infolge ihrer Kleinheit in der dichten Flüssigkeit in allen Stellungen ohne Deckglas unter dem Mikroskop beobachten. Herbarmaterial, in Alkohol und Kalilauge aufgeweicht und genau wie vorhin behandelt, lieferte auch ganz gut brauchbare Objekte zur Untersuchung.

Weitere Untersuchungen über Atriplex hortensis.

Im ersten Teil vorliegender Arbeit wurden die verschiedenen Blüten von Atr. hortensis betrachtet, und wie schon lange bekannt, liefern diese so ganz verschiedene Früchte[1]). Moquin-Tandon[2]) berichtet hierüber als Charakteristikum für Sekt. Dichospermum folgendes: „Flores monoici; in femineis nunc brackteae fructiferae omnino distinctae, calyx nullus et semen verticale; nunc calyx 5-phyllus et semen horizontale.“ Es ist aber offenbar aus dieser kurzen Beschreibung nicht viel zu ersehen. Clos[3]) erst hat sich etwas eingehender mit der interessanten Tatsache der Heterocarpie beschäftigt. Er beobachtete gelbbraune und schwarze Samen, hat auch schon Keimungsversuche angestellt, aus denen resultierte, daß die gelben Samen gut keimten, aber die schwarzen überhaupt nicht. Hierüber wird später noch die Rede sein. 1873 teilte Scharlock[4]) Ascherson seine Beobachtungen „Über die dreifach gestalteten Samen von Atriplex nitens Schkuhr“ mit (zwischen Atr. nitens und Atr. hortensis ist diesbezüglich kein

---

1) Wir haben es mit Früchten zu tun. Die dünne Gynaeceumwand legt sich dem Samen an, ohne aber wesentlich zu schützen. Jedenfalls verwittert sie wohl bald. Der bequemeren Ausdrucksweise halber sei im folgenden gestattet, von Samen zu sprechen.

2) Moquin-Tandon, a. a. O. pag. 90.

3) Clos, Les grains de l'Atriplex hortensis et leur germination. Bull. Soc. bot. de France 1857, T. IV, pag. 441—444.

4) Scharlock, Bot. Zeitung 1873, Bd. XXXI, pag. 317—319.

Unterschied vorhanden). Letzterer schrieb ihm, daß bereits Lange[1]) hierüber Aufzeichnungen gemacht habe. Alle bisherigen Schilderungen ergänzt und erweitert Becker[2]) in einer neuen Arbeit und gibt eine Übersicht von Blüten und Samen, die aber auch noch nicht ganz die wirklich vorkommende Mannigfaltigkeit erschöpft. Vergleiche auch Goebels[3]) Aufsatz über Heterokarpie.

Über eine weitere neue Arbeit von Fučskó[4]) konnte ich mich nicht orientieren wegen der mir unverständlichen ungarischen Sprache.

Der Deutlichkeit halber soll, ähnlich wie es Becker getan hat, eine vollständige Tabelle über Blüten und Samen an den Anfang gestellt werden.

Tabelle 1. Atriplex hortensis (Samen).

	Blüte	Perigon	Vorblätter	A. gewöhnlich		B. außergewöhnlich	
				I. Stellung	II. Aussehen	I. Stellung	II. Aussehen
Dichasialblüten	1) ☿	+	0	horizontal	schwarz, wie bei Chenopodium	a) horizontal b) schräg c) vertikal	a) gelbbraun b) Zwischenform
	2) ♂	+	0	—	—	—	—
	3) ♀	+	0	horizontal	schwarz, wie bei Chenopodium	a) horizontal b) schräg c) vertikal	a) gelbbraun b) Zwischenform
Beisproßblüten	4) ☿	+	+	sehr selten, kommt wenig in Betracht			
	5) ♀	+	+	vertikal	a) gelbbraun b) schwarz linsenförmig	—	—
	6) ♀	0	+	vertikal	a) gelbbraun b) schwarz linsenförmig	—	—

+ = vorhanden, 0 = fehlt.

Aus Blüte 4 geht hervor, daß man die anderen leicht aus dieser durch Reduktion ableiten kann, sie ist indessen so selten anzutreffen, daß sie nicht weiter in Betracht gezogen zu werden braucht. Die

1) Lange, Bidrag til belysning af Atr. hortensis. Bot. Tidssk. 1866, pag. 12. Om de tre formede frøe hos Atr. hortensis. Ebenda 1867—1868, pag. 147—156. Referat von Warming, in Flora 1869, pag. 114.

2) Becker, Über die Keimung verschiedener Früchte und Samen bei derselben Spezies. Diss. Münster.

3) Goebel, Über Heterocarpie. Naturw. Wochenschr. 1911, N. F., Bd. X.

4) Fučskó, Über den Polymorphismus und die Keimfähigkeit der Samen von Atriplex. Mag. bot. Lap. 1911.

Stellung der Samen ist, wie ersichtlich, eine recht verschiedene, von der wagerechten durch die schräge Richtung hindurch zur senkrechten. Bei genauerem Zusehen kommen die beiden letztgenannten Orientierungen gar nicht so selten vor, wie aus späteren Tabellen (bei Versuch 3 aufgeführt, pag. 82) hervorgeht. Doch zeigen diese Stellungsverschiedenheiten nur die Samen im 5-blätterigen Perigon, an den Beisprossen ist sie konstant die vertikale, hier vielleicht durch den seitlichen Druck der beiden Vorblätter bedingt. Die auftretende Form, Färbung usw. der vorkommenden Samen ist aus der Tabelle leicht ersichtlich, so soll nur einiges noch bemerkt werden. Schwarz, wie bei Chenopodium soll heißen, daß diese Samen den in der Gattung Chenopodium auftretenden entsprechen. Die Perigonblätter, die sich für gewöhnlich schützend um den jungen Samen herumlegen, verfehlen diesen Zweck ganz, wie aus der nebenstehenden Fig. 16 hervorgeht. Sie zeigt einen

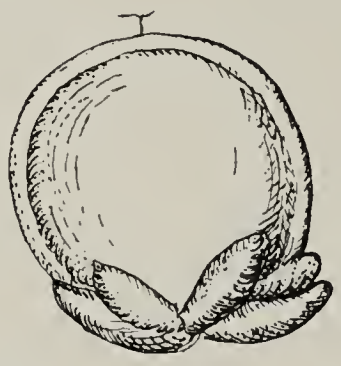

Fig. 16. Atriplex hortensis. Gelbe Frucht in vertikaler Stellung im fünfblättrigen Perigon.

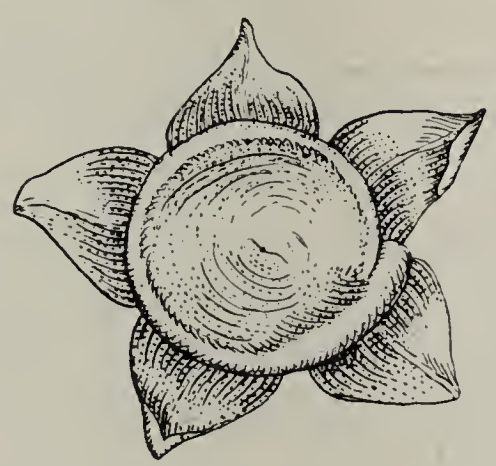

Fig. 17. Atriplex hortensis. Gelbe Frucht in horizontaler Lage im fünfblättrigen Perigon.

in der Tabelle unter 1) oder 3) B, I, c; II, a angeführten Samen, die Perigonblätter sind ganz klein geblieben. Fig. 17 bringt die Abbildung von einem Samen, unter 1) oder 3) B, I, a; II, a angegeben. Er ist für das Perigon auffallend groß und drängt es frühzeitig auseinander. In der Tabelle finden sich noch Zwischenformen verzeichnet, die bisher nicht beachtet worden sind. Es sind dies Samen, die man nicht unter die drei typischen Formen einreihen kann, vielmehr bilden sie Übergänge, was aus Farbe und Bau der Samenschale, Größe usw. hervorgeht.

Da gibt es 1. solche, die die Formen mit den gelbbraunen teilen, allerdings nur vielleicht halb so groß sind. Die Schale ist aber mehr den schwarzen ähnlich, nur nicht so dunkel, etwas ins rotbraune spielend.

2. Wurden andere gefunden, die die Form der schwarzen besaßen, aber sich wieder durch jene rotbraune Farbe von diesen unterschieden.

3. Kamen, allerdings sehr selten, den gelben an Gestalt und Größe völlig gleichende vor, indessen sah ihre Samenschale weit dunkler aus, als es bei diesen sonst üblich ist. Da die Farbe der Samen nur auf der Ausbildung der Schale beruht, so soll diese eingehender untersucht werden. Sie nimmt bekanntlich ihren Ursprung aus den Integumenten, deren bei Atriplex zwei vorhanden sind, die den Nuzellus umgeben. Wir wollen zusammenhängend die ganze Samenanlage betrachten.

In Fig. 18 ist eine solche nach einem Mikrotomschnitt gezeichnet. Sie ist kampylotrop. Die beiden Integumente sind je zweischichtig. Der Embryosack ist durch sekundär erfolgte Teilung weit in den Nuzellus hineinverlagert. In ihm sieht man alle Kerne in normaler Zahl und Lage. Zwei Antipoden sind nur gezeichnet, die dritte fiel außerhalb des Schnittes. Von diesen abgewendet der Chalaza zu, bemerkt man schon einen, in der Figur durch Punktieren hervorgehobenen Zellenkomplex, dessen Wände verquellen und dessen Kerne sich auflösen. Diese Zellen werden von dem nach der Befruchtung schnell heranwachsenden Embryosack verdrängt und vom Embryo resorbiert. Im Außenintegument markiert sich schon jetzt besonders die äußere Zellage durch Desorganisation der Kerne und allmählige Größenzunahme. Die Zellen in der Konkavseite des Embryosackes lassen bereits eine Teilung, die sich in radiärer Richtung von der Ansatzstelle des Funikulus aus erstreckt, erkennen.

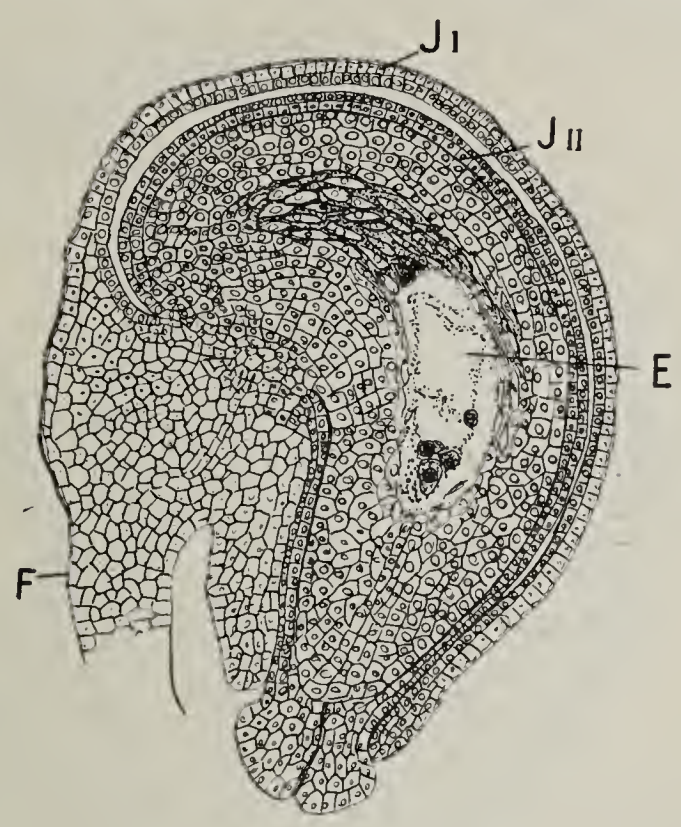

Fig. 18. Erstes Stadium (Samenanlage empfängnisreif) von Atriplex hortensis L. *J I* äußeres, *J II* inneres Integument; *F* Funikulus; *E* Embryosack. Durchmesser 0,0357 mm an breitester Stelle.

Fig. 19 bringt ein weiter vorgeschrittenes Stadium zur Darstellung. Der Embryosack hat sehr an Ausdehnung gewonnen. Man sieht in ihm reichlich Protoplasma und Kerne. Am Chalazaende ist eine größere Ansammlung von Protoplasma stets zu beobachten, auf die auch Hegelmaier[1]) hinweist, hier wohl durch Stauung angehäuft. Der Embryo

1) Hegelmaier, Untersuchungen über die Morphologie der Dicotylenendospermen. In: Nov. Acta d. Ksl. Leop. Carol. Acad. d. Naturf. 1887, Bd. XLIX, pag. 59—63.

ist bereits vielzellig (auf dem Schnit etwas tief getroffen). Die Teilung des Nuzellargewebes ist in radialstrahliger Richtung eine schon sehr weitgehende. In dem kleinzelligen Gewebe des Funikulus sind die Zuleitungsbahnen eingebettet (in der Figur nicht gezeichnet, da im Schnitt nicht getroffen). Der Embryosack verdrängt mehr und mehr auch die nach der Peripherie zu gelegene Nuzelluszellen. Die Integumente erleiden jetzt eine weitere Umgestaltung. Bis zu diesem Entwicklungsgrad ungefähr gilt für alle Samenformen das gleiche, von hier aus aber entscheidet es sich, welche Gestalt, Farbe usw. die Samen annehmen. Dies beruht wesentlich einerseits auf der weiteren Ausgestaltung der Integumente zur Samenschale, andererseits auf dem früheren oder späteren Aufhören der Perispermbildung.

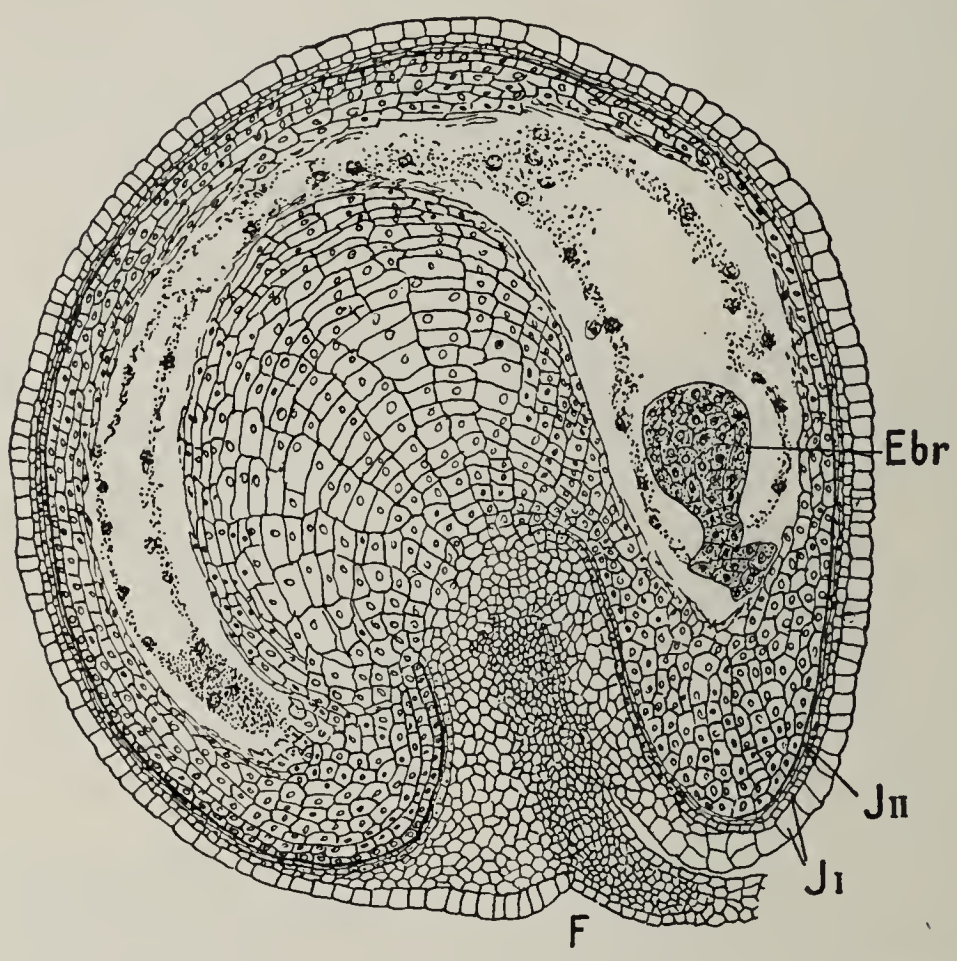

Fig. 19. Zweites Stadium der Samenentwicklung von Atriplex hortensis. *JI* äußeres, *JII* inneres Integument; *F* Funikulus; *Ebr* Embryo. Durchmesser 0,1643 mm an breitester Stelle.

Bei der Entwicklung eines gelbbraunen Samens beginnt das innere Integument sein Wachstum einzustellen und sich zu desorganisieren (vgl. Fig. 19, in *JII* zu erkennen). Im weiteren Verlauf wird es zusammengedrückt (s. Fig. 20 in *JII*) und ist im ausgebildeten Samen gänzlich verschwunden. Das Außenintegument dagegen vergrößert seine äußere Zellage bedeutend (s. Fig. 19, 20 *JI*), während die innere nur langsam mitwächst. Doch da nur eine sehr schwache Verstärkung der Zellwände erfolgt, fallen beide Schichten zur Reifezeit, jedenfalls infolge von großem Wasserverlust ziemlich zusammen und bilden immerhin einen genügend wirksamen Schutz für die Innengewebe. Die Perispermbildung erreicht eine weitgehende Ausdehnung. Der Embryosack verdrängt fast das ganze peripher gelegene alte

Nuzellusgewebe, in Fig. 20 finden sich nur noch wenige dieser mit *N* bezeichneten Zellen. Beim ausgereiften Samen endlich verschwinden sie bis auf eine Kappe, die das Wurzelende ein Stück weit, gewöhnlich in einer zwei Zellagen dicken Scheide, umgeben. Eine ähnliche Kappe gibt Gibbs[1]) bei den verwandten Alsinoideen an.

Eine andere Ausgestaltung gibt sich zu erkennen, wenn ein schwarzer Samen gebildet wird, doch ist bei seinen beiden Formen kein wesentlicher Unterschied hierin zu konstatieren. Es bleiben vor allem die beiden Schichten des inneren Integumentes erhalten. Das äußere Integument gewinnt in seiner Außenlage ein ganz anderes Aussehen. Große Mengen von Verdickungsstoffen werden hier schichtenweise eingelagert, so daß im fertigen Zustand ein Bild wie in Fig. 22*4*

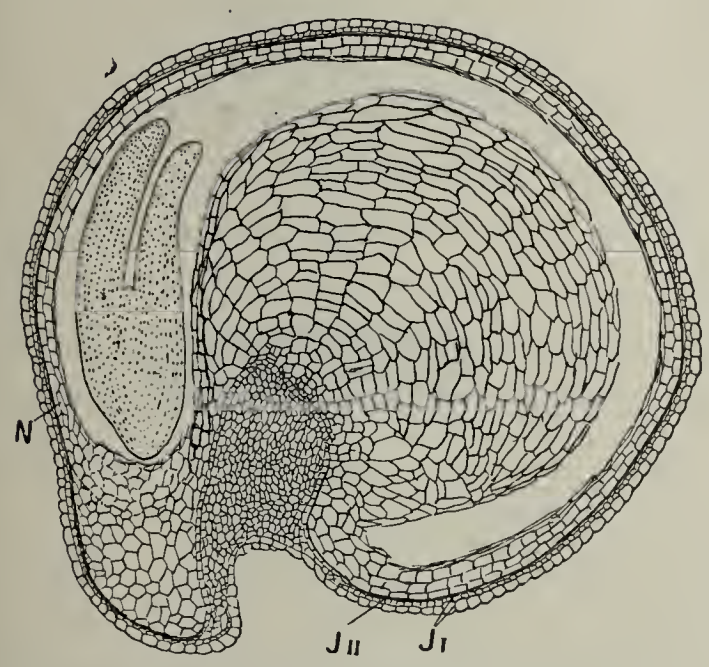

Fig. 20. Drittes Stadium der Samenentwicklung (der gelben Samen) von Atriplex hortensis L. *JI* äußeres, *JII* inneres Integument; *N* Rest alter Nuzelluszellen. Durchmesser 0,3428 mm an breitester Stelle.

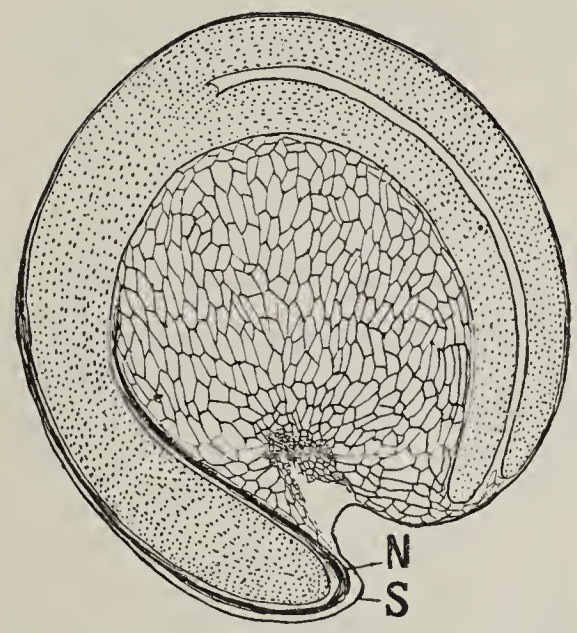

Fig. 21. Schnitt durch den fast reifen gelben Samen von Atriplex hortensis L. *N* Nuzelluskappe; *S* Samenschale.

entsteht. Über diese Schalenverdickungen, die bei den schwarzen Samen der Chenopodiaceen allgemein vorkommen, hat Meunier[2]) ausführliche Schilderungen und Abbildungen gegeben. Noch eine weitere Verstärkung erleidet die innerste Zellschicht (s. Fig. 22*4*, *JIIb*), die dazwischen liegenden werden komprimiert. Leider fehlten die Stadien, die genau den Eintritt der Verdickung zeigen konnten. (Später sollen noch diesbezügliche Untersuchungen vorgenommen werden.) Andererseits ist es auch schlecht möglich schon bei geringen Verdickungen

1) Gibbs, Notes on the development and structur of the seed in the Alsinoideae. Annals of Botany, Vol. XXI, pag. 25.

2) Meunier, Les téguments séminaux des Cyclospernées. In: La Cellule, T. VI, fasc. 2, pag. 299—394.

noch Mikrotomschnitte, aus denen man allein ein klares Bild gewinnen kann, herzustellen, da sofort ein Ausspringen aus dem Paraffin erfolgt. Die Perispermbildung ist hier eine lange nicht so intensive, was schon daraus hervorgeht, daß die schwarzen Samen nur ungefähr halb soviel wiegen, wie die gelbbraunen (vgl. Gewichtstabelle pag. 73). Sie hört auf oder wird wenigstens eingeschränkt, sobald die Verdickungsschichten in der Samenschale zur Ablagerung gelangen.

Da nur eine allen Formen gemeinsame Anlage zugrunde liegt, so müssen gewisse Faktoren vorhanden sein, die nach dieser oder jener Richtung bestimmend eingreifen. Dafür ist vor allem die Ernährung verantwortlich zu machen.

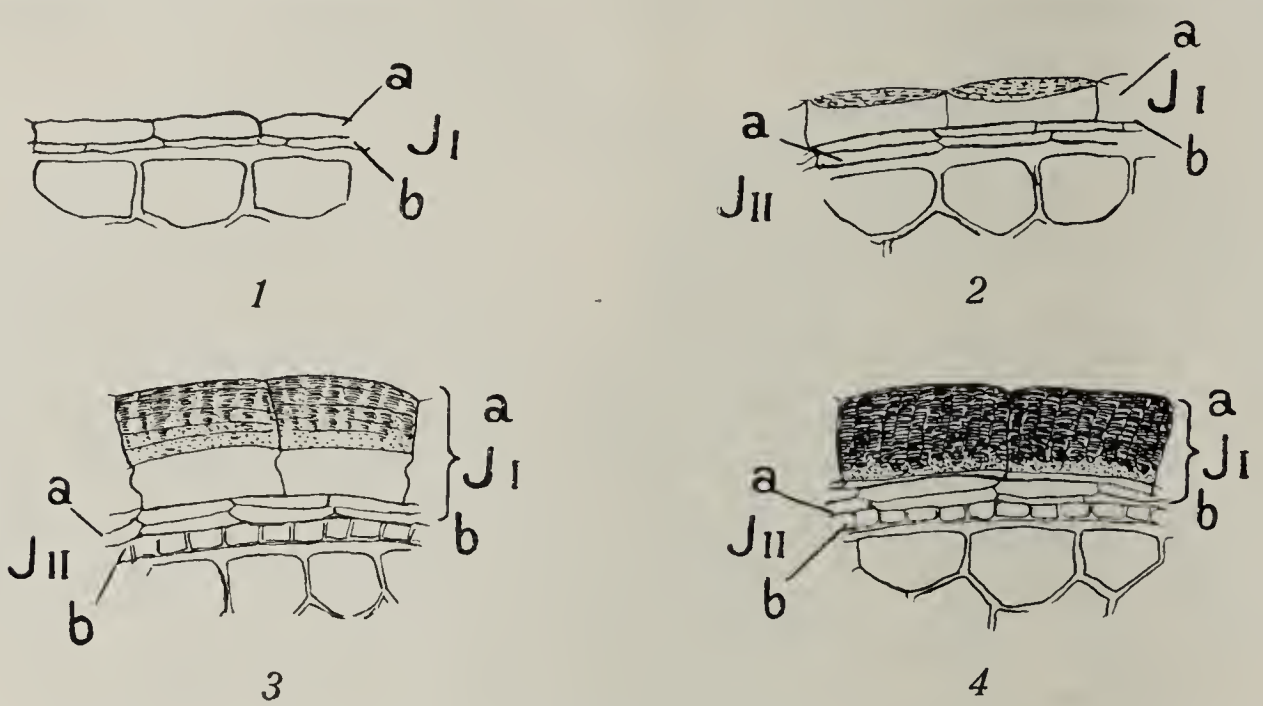

Fig. 22, *1—4*. Vergr. ca. 200. *J I* äußeres, *J II* inneres Integument. *1* Atriplex hortensis; Schnitt durch die gelbbraune Samenschale. *2* und *3* Atriplex hortensis; Schnitte durch die Samenschalen von Übergangsformen. *4* Atriplex hortensis; Schnitt durch die schwarze Samenschale.

Jetzt dürften die Zwischenformen auch völlig klar sein, da es wohl vorkommen kann, daß infolge von unregelmäßiger Ernährung im plastischen Stadium der Samenentwicklung eine Neigung einmal zur gelben, dann wieder zur schwarzen Form oder umgekehrt vorhanden sein könnte, was sich in der Bildung der Samenschale und des Perisperms äußert. Jedenfalls wird aber solch ein Ernährungswechsel ziemlich selten auftreten, was aus den selten zu findenden Zwischenformen hervorgeht. Man darf auch wohl annehmen, daß das plastische Stadium ein schnell vorübergehendes ist; ist daher einmal die Entwicklung nach einer bestimmten Richtung entweder zur schwarzen oder zur gelbbraunen Form eingeleitet, so wird sie schwerlich noch umschlagen, sondern die Ernährung kann dann nur noch die Größe des

Samens bestimmen, diese schwankt recht bedeutend (vgl. die Gewichtstabelle pag. 79).

In Fig. 22 *2* und *3* sind Schnitte durch die Samenschalen der Übergangsformen abgebildet. In *2* ist eine solche von der vorhin (pag. 70 u. 71) unter 3 angeführten Zwischenform wiedergegeben. Der Samen ist genau dem gelben ähnlich, nur dunkler gefärbt, was eben durch die der äußeren Integumentschicht *JIa* eingelagerte Verdickungsschicht bewirkt wird. Infolge der Versteifung sind auch die Zellen nicht zusammengefallen. Das eben angeführte Beispiel zeigt deutlich, was den Bau der Samenschale anbetrifft, eine Vermittlung zwischen beiden üblichen Ausgestaltungen.

Weniger ist dies bei Zwischenformen der Fall, die oben unter 1 und 2 angeführt wurden, da sie sich ziemlich gleich verhalten, genügt die Abbildung *c* für beide. Hier hat gewissermaßen bei dem Ablagerungsprozeß ein frühes Aufhören stattgefunden, da die äußere Lage im Vergleich zu *4* nur wenig verdickt ist, deshalb hat ihre Farbe auch einen mehr ins rötlichbraune gehenden Ton, da nicht alles Licht absorbiert wird, wie dies bei den schwarzen Samen der Fall ist.

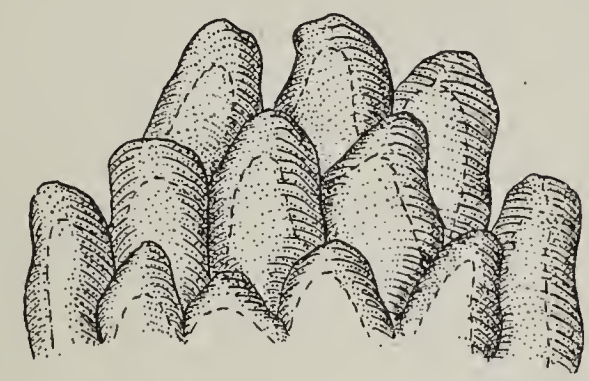

Fig. 23. Atriplex hortensis. Kappe aus papillenartigen Zellen zum Schutze des Würzelchens des gelbbraunen Samens. Stark vergrößert.

Erwähnt soll noch werden, daß zum Schutze des Würzelchens bei dem gelbbraunen Samen eine Kappe aus papillenartig vorgewölbten Zellen vorhanden ist, deren Wände nach der Außenseite stark verstärkt sind. In der Fig. 23 ist dies durch Punktierung angedeutet. Wo die Zellen aber gegeneinander grenzen, unterbleibt eine Verdickung. Die Kappe wird bei der Keimung durch Reißen des darunter liegenden dünneren Zellengewebes abgehoben. Ebenfalls eine papillöse Vorwölbung der Zellen sieht man auch an entsprechender Stelle bei den schwarzen Samen, nur nicht so stark ausgeprägt. Ihre Verdickung ist dieselbe wie bei den anderen Zellen.

Es wurde oben erwähnt, daß die Form und Farbe des Samens abhängig ist von den ihm zu Gebote stehenden Nährstoffen. Dies wurde bisher noch nicht beobachtet, man suchte vielmehr, allerdings vergeblich, aus ihrer Stellung an den Zweigen hierfür nach einer Erklärung. So sagt u. a. Becker in seiner Arbeit: „Hinsichtlich der Stellung der dreierlei aus fünf (!) verschiedenen Blüten hervorgegangenen Samen an den Zweigen der Atr. hortensis bzw. nitens bin ich zu

keinem genauen Ergebnis gekommen.“ Dies ist nach dem eben angeführten auch ganz unmöglich. Bevor über das Gesagte Beweise angeführt werden, soll noch zuvor über die Keimung einiges bemerkt werden.

Es sind schon wiederholt Versuche darüber angestellt worden, und zwar die ersten im Jahre 1856 (vgl. pag. 68) von Clos, der ein leichtes Keimen für die gelbbraunen Samen beobachtete, aber die schwarzen für keimunfähig hält. Eine Erklärung wird sich im weiteren Verlaufe für seine Meinung ergeben. Pons[1]) schreibt: „Per quante prove io abbia fatte i semi neri e piccoli non germoglierono mai!“ Bei Pavolini[2]) steht sogar, daß ihnen der Embryo fehle. Lubbok[3]) berichtet nur kurz über einen Keimungsunterschied der gelben und schwarzen Samen. Weitgehende Versuche hat erst Becker[4]) angestellt. Auch von mir wurden solche vorgenommen, die ich aber bald, als mir die Arbeit Becker's bekannt wurde, etwas in den Hintergrund stellte. Es sollen einige ergänzende Beobachtungen angeführt werden.

So kann man bei frisch eingeernteten gelbbraunen Samen die Bemerkung machen, daß in der Keimfähigkeit dieser gegenüber älteren kein Unterschied liegt und auch nur ein unmerklicher in der Geschwindigkeit. Die ersten frischen Samen keimten nur ungefähr einen Tag später. Anders aber ist es bei den schwarzen Formen. Hier rühren sich die frischen überhaupt nicht. 100 Samen liegen schon seit August 3 Monate lang auf feuchtem Fließpapier ohne zu keimen, mit Ausnahme von dreien, die infolge starker Verletzung der Schale nach einigen Wochen austrieben. Die schwarzen Samen bedürfen also einer längeren Ruhezeit. Auch der Reiz, der durch die Verletzung herbeigeführt wurde, wirkte bei frischen im Vergleich zu älteren Samen recht langsam, welche letzteren durch gewaltsame Sprengung der Samenschale große Keimbeschleunigung erfahren. Es ist also nicht nur die stark verdickte Samenschale Schuld an der langsamen Keimung den gelben gegenüber, sondern auch das Stadium der Ausreifung.

Nun kommt aber noch etwas ganz Wesentliches in Betracht, und das ist ein erheblicher Unterschied, der sich bei den schwarzen Samen erweist, wenn sie zur Keimung auf Fließpapier ausgelegt waren oder

---

1) Pons, Primo contributo per una rivista critica delle spec. ital. del. gen. Atriplex. Nuova Giornale bot. ital. 1912, T. IX, pag. 405.

2) Pavolini, Contributo allo studio della eterocarpia. Estr. dal. Bull. d. Soc. bot. ital. 1910, pag. 140.

3) Lubbok, On seedlings, Vol. II, pag. 426.

4) Becker, a. a. O. pag. 111.

in die Erde gesät. Über letzteres findet man bei Becker nichts, es entspricht doch allein dem Zustand in der Natur. Bevor dies ausgeführt werden wird, soll noch auf die beiden schwarzen Formen bezüglich der Keimung aufmerksam gemacht werden. Meine Versuche bestätigen Beckers Beobachtung, daß die etwas größeren linsenförmigen, an den Beisprossen entstandenen Samen besser und schneller austreiben als die mehr rundlichen aus den Dichasialblüten hervorgegangenen. Dies ist insofern eigenartig, als wir gesehen haben, daß in ihrer Ausbildung kein merklicher Unterschied besteht. Ein durchschnittlich etwas größeres Gewicht der ersteren dürfte dadurch verursacht sein, daß ihnen, als an Beisprossen gebildet, etwas günstigere Ernährungsbedingungen zustanden, als den in den eigentlichen Dichasialblüten meist zu mehreren gebildeten Samen. Sind doch die Beisprosse direkt, wie oben gezeigt (vgl. pag. 57), an die Hauptzuleitung der Nährstoffe angeschlossen. Die verschiedene Geschwindigkeit in der Keimung kann vielleicht darauf beruhen, daß die linsenförmigen dem Wasserzutritt eine etwas größere Oberfläche darbieten als die anderen mehr rundlichen. Wohl aber können auch innere Ursachen maßgebend sein. Verletzt man die Samenschale beider Formen, so keimen sie, wie auch Becker beobachtet hat, ziemlich gleich schnell.

Sät man nun schwarze Samen in die Erde, so bekommt man von denen auf Fließpapier ausgelegten große Keimungsunterschiede. Hundert Samen wurden ins freie Land ausgelegt und es keimten in diesem Jahre (1912) davon nur sechs. Von 50 Ende des Winters dieses Jahres in einen Topf gesteckten Samen zeigten sich überhaupt keine Keimlinge, auch nicht im Laufe des Sommers. Die merkwürdigen Umstände könnten folgendes vermuten lassen: Die Keimung der schwarzen Samen ist in hohem Grade von der Feuchtigkeit und auch von der Temperatur abhängig. Betrachten wir daraufhin den ersten Versuch, so wird man finden, daß wohl die erste Forderung gerade in diesem feuchten Sommer hinreichend erfüllt war — und trotzdem ein so schlechtes Keimergebnis! (vielleicht war die Schale der sechs gekeimten Samen verletzt). Dies beruht aber wieder auf der geringen Wasserdurchlässigkeit der stark verdickten Samenschale und der nicht tiefen Lage der Samen unter der Bodenoberfläche. Hier trocknet die Erde schnell wieder aus und damit auch der Samen und dieser fortwährende Wechsel von feucht und trocken veranlaßt keine Keimung. Dies zeigt gut der oben erwähnte zweite Versuch. Der Topf wurde in ein geheiztes Haus gestellt, aber nur morgens begossen, so daß die Erde bald wieder trocken war: es keimten überkaupt keine Samen. Jedoch in einem Topf, dessen

Erde bei gleichmäßiger Feuchtigkeit gehalten wurde und unter denselben Bedingungen, wie der vorige Versuch, stand, kamen von 50 Samen bald 18 Pflänzchen zum Vorschein. Genauere Resultate können erst bei späteren noch zu machenden größeren Versuchsanstellungen nach der angegebenen Richtung hin erlangt werden. Die Mißerfolge bei den vorhin (pag. 68) erwähnten Keimversuchen von Clos und Pavolini finden aus dem Gesagten eine Erklärung. Die Zeit, die Clos z. B. für seine diesbezüglichen Keimversuche angibt, ist eine zu kurze.

Bei einer Betrachtung der teleologischen Bedeutung der Formenverschiedenheit der Samen kommt man leicht zu dem Resultat, daß wenigstens in unserem Klima die Produktion von gelben Samen für die Ausbreitung der Pflanze unter Umständen nicht von Vorteil sein kann. So sah ich in den wenigen warmen Herbsttagen hier im Garten, eben infolge ihrer leichten Keimbarkeit eine große Anzahl ausgetrieben. Bei uns kann aber in diesem Zustand kein Überwintern stattfinden, der

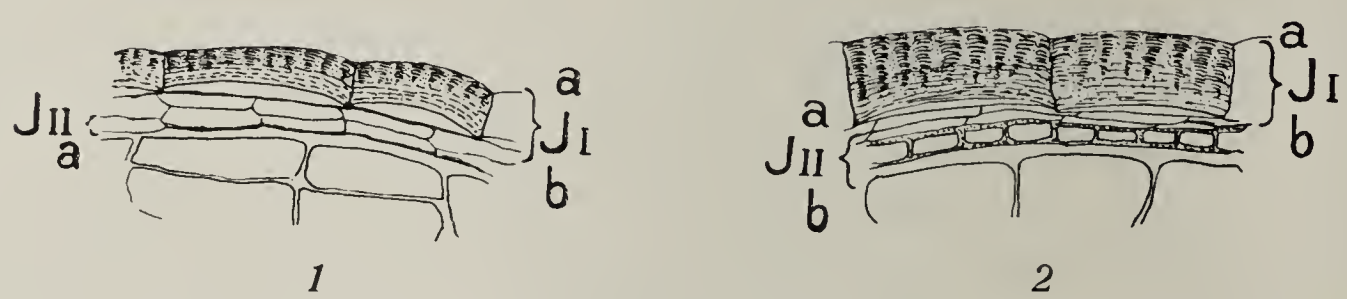

Fig. 24, *1* u. *2*. Atriplex littoralis. Schnitte durch die beiden verschiedenen Samenschalen. *JI* äußeres, *JII* inneres Integument. Vergr. ca. 200.

Frost zerstört die Pflänzchen sofort. Da sind denn die schwarzen Samen für die Erhaltung und Ausbreitung der Art von großem Vorteil, da diese wohl einige Jahre lang in der Erde ihre Keimfähigheit behalten und erst reichlich nach Verwitterung der harten Schale keimen. Dies wird aber den Umständen nach verschieden schnell vor sich gehen, so daß für die Erhaltung der Art gut gesorgt ist. Die in großen Mengen hervorgebrachten gelbbraunen Samen sorgen indessen für eine schnelle und reichliche Verbreitung. Wie sich bei der Erdkeimung die beiden schwarzen Formen verhalten, soll ebenfalls durch spätere Versuche ermittelt werden, jedenfalls werden auch hier die linsenförmigen relativ früher austreiben.

Einige Mitteilungen über Atriplex littoralis sollen angeschlossen werden. Diese Spezies hat nur zwei verschiedene Fruchtformen. Eine dritte fällt hier fort, da die eigentlichen Dichasialblüten alle nur ♂ sind. Ob diese durch geeignete Eingriffe auch fruchtbar werden können,

wäre möglich (vgl. oben gesagtes pag. 59). Hier ist das Größenverhältnis der Samen ungefähr dasselbe wie bei Atr. hortensis, aber der Bau der Schale ist bei den Samen die den gelbbraunen entsprechenden wesentlich anders. Es sind, wie in Fig. 24 *1* zu sehen ist, in der äußersten Zellage ziemlich viel Verdickungsmassen eingelagert, aber im Vergleich zu *2 b*, welche Zeichnung die Verhältnisse bei der schwarzen Form bringt, doch weniger stark, auch fehlt jenen die innere Verstärkungsschicht *J II b*, die vielleicht wesentlich für Wasserdurchlässigkeit in Betracht gezogen werden dürfte. Bei den Keimungsversuchen zeigte sich, daß die großen schwarzbraunen Samen, wenn auch erst später, als die entsprechenden gelben von Atr. hortensis, frisch oder alt reichlich keimten. Die Verzögerung tritt hier nur durch die stärkere Samenschale ein. Die schwarzen verhalten sich genau wie die von Atr. hortensis. Frische auf Fließpapier ausgelegte rühren sich schon ebenfalls von August ab 3 Monate lang nicht.

Jetzt zurück zu Atr. hortensis: Die Samen enthalten verschieden viel Nährmaterial gespeichert, wie aus einem Gewichtsvergleich zu ersehen ist. Die hier gemachten Angaben stimmen mit denen Becker's nicht überein, die Zahlen sind nur wenig mehr als halb so groß, was sich aber leicht aus der Verschiedenheit der Individuen erklärt, die je nach schwächerer oder stärkerer Ausbildung auch in der Samengröße beträchtlich variieren. Doch stehen die Zahlen mit den von Becker angeführten in demselben Verhältnis zueinander.

Folgende Gewichte der Samen wurden gefunden (in mg angegeben):

	Mittel aus 100	der größte: Mittel aus 3	der kleinste: Mittel aus 3
1. gelbbraune	275	533	100
2. schwarz, wie bei Chenop. .	130	133	93
3. schwarz, linsenförmig . .	178	233	93

Die verschieden großen Mengen gespeicherter Reservestoffe müssen auch bei den jungen Pflanzen zum Ausdruck kommen. Es wurden je 100 Keimpflänzchen, aus gelben und schwarzen (unter 2. angegeben) Samen hervorgegangen, in einen Kasten mit guter Erde gesteckt. Umstehende Photographie (Fig. 25) stellt den Habitus der jungen Pflänzchen, wie sie ihn nach ca. 6 Wochen zeigten, dar. Man bemerkt im Durchschnitt eine deutliche Größendifferenz zwischen den Pflanzen aus gelben Samen — links — und aus schwarzen — rechts. Solche

von schwarzen linsenförmigen Samen stehen ungefähr in der Mitte. Derselbe Versuch, aber mit nährstoffarmer Sanderde, zeigte ein noch stärkeres Überwiegen der aus gelben Samen hervorgegangenen Pflanzen. Die Differenz wird die ganze Vegetationsperiode über auch bezüglich der Fruchtbildung beibehalten. Über Resultate von letzterer vergleiche die Tabellen, die unter Versuch 3 und 4 angeführt sind (pag. 82 u. 83).

Versuche mit Atr. hortensis, um darzutun, daß die Bildung der verschiedenen Samen wesentlich von der Ernährung abhängig ist.

Voran soll noch einmal betont werden, daß aus der Stellung der Samen an den Zweigen kein Schluß auf ihre Ausbildung gezogen

Fig. 25. Atriplex hortensis L. Keimlinge, links aus gelben Samen, rechts aus schwarzen Samen erwachsen.

werden kann. Nachfolgende Versuche beweisen, wie unter verschiedenen Kulturbedingungen und durch verschiedene Eingriffe die Samenbildung beeinflußt wird.

Versuch 1: Eine größere Zahl von angekeimten gelben und schwarzen Samen wurde auf gutem Boden im Freien in genügender Entfernung voneinander ausgesät. Die Unterschiede, die man bei den aus verschiedenen Formen hervorgegangenen Pflanzen findet (vgl. oben), kommen bei einer geringen Zahl wenig in Betracht, zumal nicht bei guten Ernährungsbedingungen. Die Pflanzen erreichten eine Höhe von fast 2 m. Es wurden reichlich Dichasien und Beisprosse gebildet. die (♀) Blüten schienen zu überwiegen, genaues ließ sich aber

bei der großen Zahl schlecht feststellen. An Samen wurde in den Dichasien selten mehr als einer ausgebildet und dieser war, da reichlich Nahrung zu Gebote stand, gelb, natürlich auch alle Beisproßsamen. An 10 daraufhin geprüften Pflanzen fanden sich überall die gleichen Verhältnisse, schwarze Samen waren nur hier und da zu bemerken, an drei Pflanzen war überhaupt nicht einer. Zahlenverhältnisse hier anzuführen würde nicht sonderlich instruktiv sein, ganz abgesehen von der großen Mühe, die es machen würde, bei 10 Pflanzen die Samen auszuzählen, man würde sehr viele Tausende finden. Jedenfalls geht aus dem Versuch hervor, daß bei den günstigsten Ernährungsbedingungen fast nur gelbe Samen auftreten.

Dies ändert sich sofort, wenn nur scheinbar geringe Abweichungen vorgenommen werden, wie dies in folgendem Versuch geschehen ist.

Versuch 2: Es wurden nur im Vergleich zu 1 die Keimpflänzchen dichter gesteckt, so daß sie sich gegenseitig in der Ernährung beeinträchtigen. Die Folge davon war ein Auftreten von schwarzen Samen in ziemlicher Anzahl im Perigon und auch zwischen den Vorblättern, wenn auch genug gelbe Samen selbst noch im Perigon ausgebildet wurden. Es liegt dies natürlich an den Pflanzen, die sicher durch irgendwelche Umstände diese oder jene Blüte mehr begünstigen. Immerhin ist, im ganzen betrachtet, eine Reaktion erfolgt.

Versuch 3: Die Pflanzen, die Fig. 25 zeigt, wurden in dem Kasten mit guter Erde belassen, also, wie ersichtlich, bei sehr gedrängter Stellung. Die hervorgebrachten Samen sind in folgenden Tabellen zusammengestellt. Die erste gibt dieselben an von Pflanzen gelber, die andere von solchen schwarzer Abstammung.

Es bedeutet:

1. 5 P— = 5-blätteriges Perigon, horizontale Stellung des Samens,
2. 5 P/ = 5-blätteriges Perigon, schräge Stellung des Samens,
3. 5 P | = 5-blätteriges Perigon, vertikale Stellung des Samens,
4. (♀) = Beisproß mit zwei Vorblättern [hier ist die Stellung des Samens stets vertikal, der schwarze ist linsenförmig].

(Siehe Tabelle 2 u. 3, pag. 82.)

Wie schon vorhin bemerkt, gehen aus gelben Samen kräftigerere Pflanzen und dementsprechend auch mehr Samen hervor als aus Pflanzen schwarzsamiger Abstammung. Die Ernährungsbedingungen sind in diesem Versuch im Vergleich zu 1 und 2 schon bedeutend verschlechtert, daher der merkliche Unterschied in der Samenzahl der beiden Tabellen, nämlich 744:459. Wenn man aus den angeführten Einzelpflanzen auch nicht

Tabelle 2. Samen.

Pflanze Nr.	1. schwarz				2. gelbbraun (♀)
	5 P—	5 P/	5 P |	(♀)	
1	122	4	12	12	21
2	45	2	6	10	5
3	37	1	4	6	2
4	71	6	10	28	20
5	28	1	2	8	4
6	53	3	5	17	11
7	8	—	2	1	17
8	26	1	3	2	—
9	40	3	6	3	17
10	36	1	4	18	5
Summe:	466	22	54	105	102

Tabelle 3. Samen.

Pflanze Nr.	1. schwarz				2. gelbbraun (♀)
	5 P—	5 P/	5 P |	(♀)	
1	21	—	1	7	5
2	35	2	4	13	1
3	14	1	2	7	10
4	50	3	7	15	5
5	26	2	6	7	2
6	24	1	4	4	2
7	18	1	2	10	3
8	30	1	1	12	2
9	28	2	4	8	—
10	27	—	5	12	2
Summe:	273	13	36	95	32

zu viel schließen darf, da ihr ganzer Habitus wesentlich die Samenbildung beeinflußt, — was man aber schlecht in einer Tabelle ausdrücken kann — so steht, im ganzen genommen, doch fest, daß im Perigon keine gelben Samen mehr auftreten. Weiter wird auch die gelbe Form in den Vorblättern allmählich durch die schwarze ersetzt. Wie besonders bei Versuch 1 die Beisprosse begünstigt zu sein schienen, werden es hier wohl die Dichasien. Man findet oft in letzteren drei Samen ausgebildet, die höchste überhaupt beobachtete Zahl. Die Verhältniszahlen von schwarzen und gelben Samen sind nach Tabelle 1, 647 : 102, nach Tabelle 2, 417 : 32. Man ersieht auch aus der Tabelle, daß das Auftreten von schrägen und vertikalen Samenstellungen keineswegs so selten ist.

Es resultiert also aus diesem Versuch, daß bei weiter zunehmender Verschlechterung der Ernährungsbedingungen ein starkes Hervor-

treten der schwarzen Samen und allmähliches Zurückweichen der gelben erfolgt.

In Versuch 4 sollen die Samenergebnisse von den auch schon vorhin erwähnten (vgl. pag. 80) je 100 gelb- und schwarzsamigen Nachkömmlingen, die im Kasten mit fast reinem Kies aufwuchsen, betrachtet werden. Wieder wurden je 10 Pflanzen herausgegriffen und in beiden folgenden Tabellen zusammengestellt.

Tabelle 4. Samen.

Pflanze Nr.	schwarz				gelbbraun	
	5 P—	5 P/	5 P |	(♀)	(♀)	5 P—
1	1	—	—	2	5	—
2	7	—	1	5	2	—
3	6	1	2	4	—	—
4	15	—	2	5	1	—
5	—	—	—	—	—	2
6	8	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	3	—
8	9	—	1	6	—	—
9	12	—	2	4	—	—
10	4	1	—	1	1	—
Summe:	62	2	8	27	12	2

Tabelle 5. Samen.

Pflanze Nr.	schwarz				gelbbraun	
	5 P—	5 P/	5 P |	(♀)	(♀)	5 P—
1	1	—	—	2	1	—
2	3	—	—	1	—	—
3	9	—	1	4	2	—
4	—	—	—	—	—	1
5	4	—	—	3	—	—
6	3	—	—	2	—	—
7	1	—	—	—	4	—
8	1	—	—	1	—	1
9	11	—	—	3	—	—
10	6	—	—	2	—	—
Summe:	39	—	1	18	7	2

Aus diesen Tabellen geht nun ein noch weiteres Verdrängtwerden der gelben Samen hervor, in 1) sind es von diesen 14 gegenüber 99 schwarzen und in 2) 9:57. Da man besonders bezüglich der Bestäubung in solchen schlecht ernährten Kulturen nicht für alle Pflanzen die gleichen Verhältnisse schaffen kann, da so wenig Pollen gebildet wird und jede einzelne Blüte schlecht künstlich zu befruchten ist, so

kommt es leicht vor, daß, wie in Tabelle 1 z. B., unter 5) nur zwei Blüten befruchtet wurden, deren Samen durch die ihnen jetzt allein zu Gebote stehenden Nährstoffe im 5-blätterigen Perigon gelb wurden, ein recht deutliches Ergebnis für das zu beweisende — und so könnte man bei der Durchsicht der Tabellen noch ähnliche Fälle finden (vgl. Versuch 6).

Jedenfalls resultiert aus diesem Versuch, daß unter den schlechtesten Ernährungsbedingungen (weiter wie in diesem Versuch kann man es nicht treiben, denn dann gehen die Pflanzen schnell zugrunde) ein noch weiteres Hervortreten der schwarzen Form und ein Rückgang der gelben bis zum Verschwinden stattfindet.

Weiter sollen etwas speziellere Versuche besprochen werden, die infolge von Eingriffen das Geforderte beweisen sollen. Um eine bequeme Handhabung zu ermöglichen, wurden Topfkulturen verwendet. Zur Beschaffung von frühem Experimentiermaterial war es nötig, die Kulturen in ein (nicht geheiztes) Gewächshaus zu stellen, in dem sie schnell heranwuchsen.

Versuch 5: An einigen Pflanzen wurden sämtliche Dichasialblüten entfernt; es traten dann niemals an den Beisporen schwarze Samen auf, was ja leicht erklärlich ist, da ihnen jetzt alle verfügbaren Nährstoffe zukamen.

Versuch 6: Im Gegensatz zum vorigen Versuch wurden nun alle Beisprosse frühzeitig abgeschnitten. Sofort war ein großes Auftreten von gelben Samen bemerkbar, nur an schwächeren Ästen fanden sich noch einige schwarze. Verband man aber mit dem Entfernen der Beisprosse auch ein Zurückschneiden der Zweige, was sich stets zur besseren Übersicht empfiehlt, so traten keine schwarzen Samen mehr auf. Es standen also nunmehr die ganzen Nährstoffe den Dichasialblüten zur Verfügung, die darauf mit gelben Samen reagierten.

Versuch 7: Dieser soll den Einwand zerstreuen, den man machen könnte, indem man sagte, es wäre möglich, daß es Rassen gebe, von denen die einen mehr zu der gelben, andere mehr zu der schwarzen Samenausbildung neigen. Es wurde ein Steckling von einer Pflanze gemacht, der unter einer Glasglocke sich gut bewurzelte und auch gut zur Entwicklung kam. Aus den Achselknospen der beiden Blätter (als Steckling wurde ein Blattwirtel benutzt) entwickelten sich ansehnliche Zweige mit Dichasial- und Beisproßblüten, die letzteren blieben aber, da sie stark proterogyn sind und die ♂ Organe noch nicht zum Stäuben reif waren, unbefruchtet. Es zeigten sich nun in sämtlichen Perigonhüllen nur gelbe Samen, wieder infolge der ihnen jetzt allein zustehenden

Nährstoffe. Ein Vergleich mit der Mutterpflanze ergab, daß diese normalerweise alle Samenformen besaß.

Versuch 8 endlich lieferte die schon vielfach im ersten Teil verwendeten Resultate. Es wurde an einigen sehr kräftigen Pflanzen der Hauptsproß in einiger Entfernung vom Erdboden abgeschnitten. In Fig. 26 ist *St* der dürre Stumpf desselben. Weiter erfolgte ein Kappen in der linken Blattachse von Sproß I u. II, in der rechten nur von Sproß I (vgl. Fig. 4). Infolge der nun den anderen Sproßanlagen zu Gebote stehenden reichlichen Nahrung wuchsen einerseits Sproß III u. IV, andererseits nur II u. III aus. Hieran fanden sich alle Übergangsformen von Blättern zu Vorblättern (vgl. pag. 58). Die Vorblätter wurden fertil, zeigten Dichasialanlagen (vgl. pag. 59), es entwickelten sich auch reichlich Beisproßblüten, wie alles schon oben besprochen. Was nun die Samen anbetrifft, so waren sie, wie auch zu erwarten war, gelb.

Fig. 26. Atriplex hortensis. Operativer Eingriff. (Näheres im Text.)

Noch einige kleine Beobachtungen und Versuche besonders betreffs Atriplex hortensis.

Zunächst soll einiges über die Befruchtung gesagt werden. Angesichts der vielen Samen könnte man auf den Gedanken kommen, daß vielleicht Parthenogenesis vorliegen könnte. Um dies zu prüfen, wurden einige kastrierte Pflanzen unter einer Glasglocke gezogen, die aber nicht einen Samen lieferten. Volkens[1]) meint, daß Atriplex mehr auf Tier- als auf Windbestäubung angewiesen sei. Hierzu einige Beobachtungen: Sicherlich wird der Pollen auch von den stets zu findenden Tieren übertragen, aber dies dürfte wohl nur von untergeordneter Bedeutung sein, was daraus hervorgeht, daß bei den Beisproßblüten, die sich oft weit vor der Reife der ♂ Organe befruchtungsfähig zeigen, diese, wenn letztere stäuben, bereits befruchtet sind. Tiere dürften hier

nicht von einer anderen Pflanze her den Pollen übertragen haben, da es sich unter diesen meist um ungeflügelte — besonders Blattläuse — handelt, die aber wenig umherwandern. Windbestäubung ist bei den meist gesellig wachsenden Pflanzen daher wohl die verbreitetste. Blattläuse brachten einem beträchtlichen Teil der Kulturen, im Freien sowohl wie im Gewächshaus, den Untergang. Neben diesen richtete eine besonders im Haus auftretende Minierlarve fast die ganzen noch übrigen Kulturen zugrunde, glücklicherweise waren aber die wertvollsten Beobachtungen schon gemacht.

Pollenschläuche wurden wiederholt auf Schnitten in der Umgebung der Mikropyle gesehen, aber mit völliger Sicherheit konnte kein Ein-

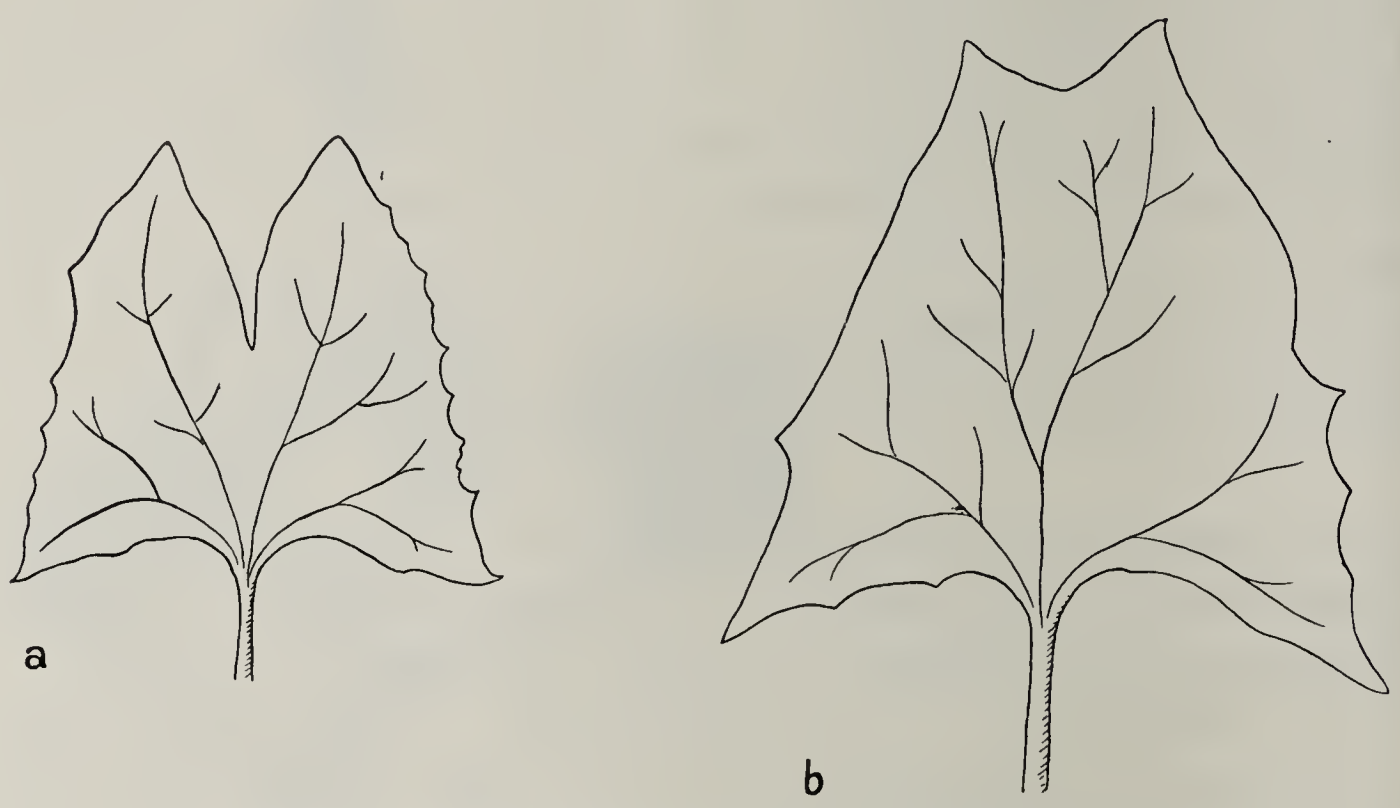

Fig. 27 *a* u. *b*. Atriplex hortensis. Geteilte Blätter.

dringen in diese festgestellt werden. Andeutungen zur Chalazogamie wurde indessen niemals beobachtet.

Gelegentlich wurden statt zweizähliger Blattwirtel dreizählige gefunden. Zu diesen leiten die beiden nebenstehenden Abbildungen von Blättern über. In Fig. 27 *a* ist eine Spaltung der Hauptader am Blattstiel zu erkennen, während in dem entsprechenden Blatt im darüberliegenden Wirtel (*b*) dieselbe erst in der Mitte erfolgt. Weiter oberhalb traten nur gewöhnliche Blätter auf.

Bekanntlich kommt Atriplex hortensis in verschieden gefärbten Varietäten vor. Grün bis tief dunkelrot. Es wurde nun ein Auge von einer roten Pflanze auf eine grüne und umgekehrt von einer grünen auf eine rote okuliert.

Sie wuchsen an und trieben bald gut aus, aber von der Unterlage wurde nichts angenommen. Das Anthocyan, welches auch in den unter der Epidermis gelegenen Zellen vorhanden ist, zeigte sich nicht in den Zellen des grünen Sprosses.

Endlich sei noch einiges über die Vermehrung durch Stecklinge gesagt. Diese macht man am besten, indem man ein zwischen zwei Internodien gelegenes Sproßstück einsetzt. Es erfolgt ein gutes Bewurzeln und Austreiben der blattachselständigen Sproßanlagen. Blattstecklinge regenerierten zwar die Wurzeln, aber nirgends konnte — auch nicht durch Verletzung — ein Austreiben von Sprossen veranlaßt werden. Das Überwintern der Pflanze durch Stecklinge gelang ebenfalls nicht, doch war ein solches bei Chenopodium ambrosioides erfolgreich. Diese Pflanze ist auch einjährig; im Herbst ins Gewächshaus gestellt, gingen die Pflanzen bald ein. Stecklinge, wozu alle möglichen Sproßteile Verwendung fanden, wurden im Oktober in einen mäßig warmen Raum gebracht. Sie bewurzelten sich gut und reichlich. Im Januar erfolgte ein langsames Wachsen, die alten noch teilweise vorhandenen Blüten wurden abgestoßen. Später ins Freie und ins Kalthaus gepflanzt, entwickelten die Stecklinge sich zu großen Büschen, die die aus Samen hervorgegangenen bei weiten übertrafen.

Stecklinge von Chenopodium murale überwinterten auch, allerdings recht schwierig und trieben im Frühjahr nur ein paar kümmerliche Blüten, die auch einige Früchte ausbildeten.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Als typische Blüte der Chenopodiaceen kann man die nach der 5-Zahl in allen Wirteln gebaute ansehen, aus der sich alle übrigen ableiten lassen, mit Berücksichtigung des Gesetzes der gleichmäßigen Verteilung im zur Verfügung stehenden Raum. Eichler's Erklärung jeder einzelnen Blütenform ist eine zu künstliche. Die Reduktion der Fruchtblätter geht bis zur 2-Zahl. Perigon und Andröceum können bis zum Schwinden reduziert werden, dabei zeigen sich im allgemeinen die Perigonblätter widerstandsfähiger als die Staubblätter.

2. Eine im Text beschriebene eigenartig ausgebildete Blüte ließe sich vielleicht als Stütze der von Wettstein'schen Theorie über die Entstehung der Angiospermenblüte verwenden.

3. Außer den gewöhnlich radiären Blüten kommen bei Corispermum nach der 5-Zahl dorsiventral gebaute vor, die ihrerseits auch bis zum Schwinden der Perigon- und Staubblätter (hier sind die Staubblätter widerstandsfähiger) reduziert werden können.

4. Goebel's Theorie der gepaarten Blattanlagen findet in den Stellungsverhältnissen der Chenopodiaceenblüten eine Stütze; einige Diagramme Eichler's, die dagegen sprechen, beruhen auf Irrtum.

5. Bei Atriplex hortensis sind die verschiedenen Fruchtformen wesentlich durch Ernährung bedingt, wie Experimente am Schlusse der Arbeit bestätigen, indessen um ganz sicher zu gehen, sollen später noch Versuche in größerem Umfange angestellt werden.

6. Für alle Fruchtformen existiert bei Atriplex hortensis eine gemeinsame Anlage bis zu einem bestimmten Stadium (plastisches Stadium), von dem aus, wesentlich durch die Ernährung bedingt, die endgültige Fruchtform sich entwickelt.

7. Es kommen Zwischenformen vor, die den Übergang von den gelben zu den schwarzen Früchten vermitteln, die jedenfalls durch Ernährungswechsel im plastischen Stadium entstanden sind.

8. Die Keimung der schwarzen Samen ist eine wesentlich andere, ob sie auf Fließpapier oder Sand geschieht, oder im Freien in der Erde. In der Letzteren keimen sie viel langsamer und nur unter günstigen Bedingungen (Feuchtigkeit, Wärme).

Vorliegende Arbeit wurde unter Leitung des Herrn Geh. Hofrats Prof. Dr. v. Goebel im Kgl. Pflanzenphysiol. Institut der Universität München ausgeführt, begonnen im W.-S. 1911/12.

Meinem hochverehrten Lehrer möchte ich an dieser Stelle für das große Interesse, welches er stets der Arbeit entgegenbrachte und für die gütigen Ratschläge herzlichst danken.

Literaturverzeichnis.

1) Baillon, Bull. mens. de la Soc. Linéenne de Paris 1886 et 1887.
2) Becker, Über Keimung verschiedener Früchte und Samen bei derselben Spezies. Diss. Münster 1912.
3) Bentham u. Hooker, Genera Plant., T. III.
4) Clos, Les grains de l'Atriplex hortensis et leur germination. Bull. Soc. bot. de France 1857, T. IV.
5) Eichler, Blütendiagramme, Bd. II.
6) Fučskó, Über Polymorphismus und Keimfähigkeit der Samen von Atriplex. Mag. bot. lap. 1911 (nicht gesehen).

7) Gibbs, Notes on the Development and Structure of the Seed in the Alsinoideae. Annals of Bot., Vol. XXI.
8) Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen: 19. Über gepaarte Blattanlagen. Flora, N. F., Bd. III.
9) Ders., Festschrift für Wiesner, 1907.
10) Ders., Über Heterocarpie. Naturw. Wochenschr. 1911, N. F., Bd. X.
11) Hegelmaier, Untersuchungen über die Morphologie des dikotylen Endosperms. Nova acta d. Ksl. Leop. Carol. Acad. d. Naturf., T. XLIX.
12) Lange, Bidrag til belysning of Atriplex hortensis. Botan. Tidsskrift 1866.
13) Ders., Om de tre formede frøe hos. Atr. hort. Bot. Tidsskrift 1867—1868.
14) Lubbock, On Seedlings, Vol. II.
15) Meunier, Les téguments séminaux des Cyclospermées. La Cellule, T. VI, fasc. 2.
16) Müller, F. v., Fragm. phytol. Australiae.
17) Ders., Transact. phil. Instit. of Victoria.
18) Moquin, Salsolaceae in De Candolle, Prodr. XIII, 2.
19) Pavolini, Contributo allo studio della eterocarpia. Estr. dal. Bull. d. Soc. bot. ital. 1910.
20) Payer, Organogénie comparée de la fleur.
21) Pons, Primo contributo per una rivista critica delle specie ital. del. gen. Atriplex. Nuovo Giornale bot. ital. 1912, T. IX.
22) Scharlock, Über die dreifach gestalteten Samen der Atriplex nitens Schkuhr. Bot. Zeitung 1873, Bd. XXXI.
23) Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacea oleracea. Amsterdam 1910.
24) Volkens, Chenopodiaceen, in Engler-Prantl: Natürliche Pflanzenfam., III. Teil, Teil 1, Abt. a.
25) Warming, Referat über Lange's Arbeit. Flora 1869.
26) v. Wettstein, Handb. der syst. Botanik 1911.
27) Wydler, Zur Morphologie hauptsächlich der dichot. Blütenstände. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XI.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 106

Autor(en)/Author(s): Cohn Fritz M.

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen 51-89