

Beiträge zur Kenntniss der Cabombeen und Nymphaeaceen.

Von

M. Raciborski.

Hierzu Tafel II B.

In diesen Beiträgen habe ich eine Reihe von kleinen Beobachtungen zusammengestellt, die ich während meiner Studien über die Morphologie der Nymphaeaceen (Flora 1894) und auch später gemacht habe. Diese beziehen sich auf: 1. Sprossverkettung bei *Brasenia*; 2. Braseninkrystalle; 3. Blüten von *Brasenia*; 4. *Cabomba caroliniana*; 5. die Untersuchungen des Herrn Schumann über die Blattstellung bei *Victoria* und meine Beobachtungen dazu; 6. die Perforationen der Victoriablätter; 7. die Gerbstoffe und Excrete der Nymphaeaceen; 8. Ueber Schleimbildung im Inneren der Nymphaeaceen; 9. Ueber die „mechanische“ Theorie der Blattstellung.

* * *

I. In der „Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen, Flora 1894“ konnte ich wegen des Mangels an geeignetem Material nichts über die Entstehung der charakteristischen Ausläufer berichten, die bei *Brasenia Schreberi* vorhanden sind und auch als Reservestoffbehälter functioniren. Im Frühjahr dieses Jahres habe ich noch einmal die Gelegenheit gehabt, mich mit der Sprossverkettung dieser Gattung unter Benutzung des lebenden Materials des hiesigen botanischen Gartens zu beschäftigen und die Entstehungsweise der Ausläufer zu verfolgen.

Nach Einpflanzung zerstückelter Sprosse der *Brasenia* treten an den Blattbasen reichlich Adventivwurzel hervor und die Axillarknospe wächst zu einem langen beblätterten Spross aus, deren erstes Blatt

als ein Niederblatt entwickelt ist; die folgenden bleiben untergetaucht und die späteren schwimmen. Das erste, durch das Niederblatt abgeschlossene Internodium des Sprosses ist sehr kurz, aber dick, die späteren sehr verlängert. Aus der Achsel dieses Niederblattes kommt ein ebenso gebauter Spross hervor und die ersten, stark verkürzten Internodien der aufeinander folgenden Sprosse bilden einen sympodialen, dicken, bewurzelten, mit Niederblättern bedeckten Wurzelstock.

Nachdem schon mehrere fluthende Sprosse an der sympodialen Achse gebildet worden, wächst gewöhnlich einer, seltener zwei von denselben mehr in die Dicke, seine Spitze, statt sich nach oben zu richten, biegt sich bogenförmig nach unten, bohrt sich in die Erde ein, wo sie bis zu einer Tiefe von mehreren Centimetern eindringt. Indem die jetzt unter die Erde gezogene Blattbasis des obersten Blattes sich bewurzelt, treibt die Achselknospe desselben einen sympodialen Wurzelstock mit zahlreichen fluthenden Laubsprossen, die Spitze des Ausläufers wächst aber weiter entweder horizontal unter der Erde oder bogenförmig nach oben und später nach unten, um sich bei dem nächsten Blatt wieder zu bewurzeln und wieder einen sympodialen Wurzelstock zu treiben. Wir haben also bei *Brasenia* ein Beispiel einer interessanten Sprossverkettung gefunden, wo die beblätterten (ev. blühenden) Sprosse an sympodialen Wurzelstöcken entstehen, die ihrerseits Achselprodukte eines monopodialen kriechenden, unterirdischen Rhizoms sind.

II. In den unterirdischen Rhizomen von *Brasenia* sammelt sich schon im Sommer die Stärke in grossen Mengen an. Die Stärkekörner sind sehr schön ausgebildet und gross. In sehr vielen der stärkeführenden Parenchymzellen finden sich — in lebenden Zellen — vereinzelt oder zu mehreren grosse, citronengelbe, rhombische Krystalle, deren chemische Natur von den bis jetzt bekannten Zellenbestandtheilen abweichend ist. Die Krystalle sind doppellichtbrechend, schwach pleiochroisch, in Alkohol, Chloroform, Schwefelkohlenstoff unlöslich, in warmem Wasser verdunkelt sich ihre Farbe und dabei erscheinen sie etwas corrodirt, ohne sich vollständig zu lösen. In Salzsäure (kalt oder warm), Schwefelsäure, kalter Salpetersäure, kaltem Eisessig, kalter Eisenchloridlösung sind diese Krystalle, die ich Braseninkrystalle nenne, unlöslich, in Kalilauge momentan gelöst, in warmem Eisessig verdunkelt sich ihre Farbe und dabei lösen sie sich langsam, schneller in der warmen Eisenchloridlösung, mit Milon's Reagenz, Schwefelsäure und Vanillin, Schwefelsäure und Di-

phenylamin, Osmiumsäure, Thymol Schwefelsäure, α -Naphthol-Schwefelsäure tritt keine sichtbare Reaction ein. Beim starken Erhitzen und Verbrennen verdunkelt sich ihre Farbe und verschwindet endlich ohne Rest.

Nach diesen Reactionen scheinen die Braseninkrystalle organisch zu sein, und gehören wahrscheinlich den Verbindungen der Fettreihe an.

III. In letzter Zeit konnte ich noch eine Anzahl von Braseniablüthen untersuchen. Die meisten stimmen vollständig mit dem als Typus beschriebenen und abgebildeten Fall, doch zeigen manche von ihnen kleine Abweichungen, von welchen die interessanteste das Ausbleiben des letzten Staminalwirtels ist, wodurch die Carpiden des äusseren Wirtels eine veränderte Stellung zu den Kronblättern einnehmen. Es kommen auch Verdoppelungen der Petalen und Staubblätter vor, so dass eine durch drei nicht theilbare Staubblattzahl resultirt.

IV. *Cabomba caroliniana* Asa Gray, die ich in diesem Jahre untersuchen konnte, weicht in manchen Beziehungen von der schon früher beschriebenen *C. aquatica* Aubl. ab. Aehnlich der *C. aquatica* bildet sie einen aufrechten, dicht bewurzelten, verkürzten, einige Millimeter dicken Wurzelstock, welcher sympodial, speciell schraubelartig verzweigt ist. Die Bildung dieses Sympodiums erfolgt auf dieselbe Weise, wie bei *C. aquatica*. Jeder relative Hauptspross, welcher sich später stark verlängert und zahlreiche Blattpaare untergetauchter, tief zerschlitzter Blätter trägt, besitzt auf seiner Basis zwei bis drei Paare lanzettlicher Niederblätter. An der Grenze zwischen den Niederblättern und den normalen Blättern sind vielfach Uebergangsformen zu finden, deren Blattspreite klein ist, und nur wenige Zipfel bildet. Das Niederblatt entspricht sonst einem ein wenig verbreiterten Blattstiel des normalen Laubblattes und trägt an seiner Spitze manchmal kleine Spuren der Blattlamina, welche in den erwähnten Uebergangsformen schon stattlicher entwickelt ist. Die fluthenden Sprosse wachsen sehr bedeutend in die Länge — in dem hiesigen Aquarium sind solche von über einem Meter Länge zu finden —, hie und da einen Seitenspross bildend.

Die untergetauchten Blätter ähneln denen von *C. aquatica*, nur die Blattzipfel sind gewöhnlich ein wenig schmaler; dagegen erscheinen die Schwimmblätter viel mehr reduzirt. Die Bildung der Schwimmblätter begleitet immer die Blütenbildung und zwar geht jeder fluthende Spross endlich zu derselben über. Die erste Blüthe bildet sich entweder schon in der Achsel eines zerschlitzten Blattes, oder erst in der Achsel eines wechselständigen Schwimmblattes, oder es steht mit einem Paar untergetauchter Blätter ein Paar der Schwimm-

blätter decussirt, von welchen eines eine Blüthe in der Achsel trägt. In allen Fällen schliessen sich höher an das erste blüthedeckende Blatt weiter nur die Schwimmblätter, zu einer der Hauptreihe gehörenden Spirale angeordnet, und in keinem Falle bildet ein Spross, der schon Blüthen trägt, bei dem weiteren Wachsthum noch untergetauchte Blätter (welche sich aber aus den Achselknospen bilden können). Die Schwimmblätter im Gegensatz zu *Cabomba aquatica* sind viel kleiner, pfeilförmig, aber von demselben anatomischen Bau.

Die Blüthen bei *Cabomba aquatica* Aubl. stehen, wie ich früher beschrieben habe deutlich extraaxillär, seitlich von der betreffenden Blattbasis. Bei *C. caroliniana* ist die seitliche „Verschiebung“ der Blüthen sehr wenig ausgeprägt. Die erste Blüthe, besonders wenn sie in der Achsel eines geschlitzten Blattes steht, sitzt genau oder fast genau centrisch oder ist nur wenig verschoben. Dagegen sind die späteren Blüthen deutlicher verschoben. In keinem Fall handelt es sich um eine Verschiebung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung; schon die ersten Anlagen treten mehr oder weniger excentrisch auf.

Bei der innigen Verwandtschaft beider *Cabomba*-arten kann die Extraaxillarität der Blüthen der *C. aquatica*, phylogenetisch gedacht, auf ein gesteigertes Verschieben der ursprünglich rein axillären Blütenanlagen zurückgeführt werden; die Analogie mit *Nymphaea* erweist sich als nur scheinbar, und eine der wenigen Analogien zwischen den *Nymphaeaceen* und *Cabombe*en ist damit wieder hinfällig geworden.

Die vorblattlosen Blüthen sind denen von *C. aquatica* ähnlich, aber die Petalen sind weiss und die Zahl der Carpelle fast durchgängig drei, nur in seltenen Fällen zwei. Bei der Zweizahl der Carpelle spricht nichts für einen ontogenetischen Abort, es ist auch keine Spur eines Gefässbündels vorhanden. Die Carpiden stehen in der Blüthe auf einer kleinen Erhöhung des Blütenbodens.

V. Herr K. Schumann hat in seiner eben erschienenen Besprechung meiner Morphologie der *Nymphaeaceen* (B. d. d. b. G. 1894 p. 173 f.) meine kurze Beschreibung der Stellung und Entstehung der seitlichen Organe an dem *Victoria*- und *Euryale*-stamme breit interpretirt und ist dabei an zwei Stellen zu irrthümlichen Schlüssen gekommen. Um einer Weiterverbreitung dieser Irrthümer gleich vorzubeugen, will ich hier bemerken, dass die Primordien der Blätter in der weitesten Lücke der Vegetationsfläche erscheinen, dagegen nicht die Blütenprimordien, deren Anlegungsstelle durch die Position der etwas früher

angelegten Blätter bestimmt ist. Während also bei *Nymphaea* ebenso die Blatt- wie die Blütenprimordien in der weitesten Lücke der Vegetationsfläche erscheinen, treten die Blütenprimordien bei *Victoria* und *Euryale* zwischen den schon angelegten Blattprimordien auf, wie das an meiner Figur 9 gezeichnet ist, wo z. B. Blütenprimordium VI zwischen dem Blattprimordium 6 und 8 zum Vorschein kommt.

Was meine Beschreibung der Blatt- und Blütenstellung an den erwachsenen Wurzelstöcken von *Victoria* und *Euryale* anbelangt, so glaubt Herr Schumann auf Grund einer längeren theoretischen Deduction (l. c. p. 175) zwei „offenbare Irrthümer“ in meiner Beschreibung nachweisen zu können. Herr Schumann ist zu dieser Meinung gekommen auf Grund einer logischen Auseinandersetzung. Ich glaube, dass man in der speciellen Morphologie viel leichter und sicherer auf Grund factischer Beobachtungen zum Ziele kommen kann und diese meine Meinung ist auch in dem vorliegenden Falle bestätigt, indem beide Schumann'sche Richtigstellungen thatsächlich unrichtig sind, wie man sich leicht an jedem Wurzelstock oder an der (falsch nummerirten aber schönen) Abbildung Seidel's überzeugen kann. Wie ich geschrieben habe, ordnen sich die Blattnarben zu mehr oder minder deutlichen 3er-, 5er- und 8er-Zeilen. An der 3er-Zeile (durch einen Druckfehler ist l. c. 8er-Zeile geschrieben) treten etwas seitlich die Blütenbasen zum Vorschein. Nun ist Herr Schumann nach seiner theoretischen Auseinandersetzung zu dem Schluss gekommen, „dass die Blütenbasen nicht bloss seitlich von der 8er-Zeile, sondern auch seitlich von jeder beliebigen anderen die Blätter verbindenden Parastiche auftreten“. Eben dieser logischen Deduction folgen die Wurzelstöcke der *Victoria* und besonders deutlich die von *Euryale* nicht, an der 8er-Zeile sind vielmehr die Blüten und Blattbasen in regelmässiger Aufeinanderfolge in derselben Parastiche angeordnet, so dass übereinander z. B. Blatt 1 Blüthe 4, Blatt 9 Blüthe 12, Blatt 17 Blüthe 20 u. s. w. fallen. Ich benütze gerne die mir jetzt durch Herrn Schumann gebotene Gelegenheit, um diese Thatsache hier zu erwähnen. Zugleich gebe ich auf der Tafel ein Schema der Blatt- und Blütenstellung von *Euryale*, um zu zeigen, dass auch, was meinen zweiten vermeintlichen Irrthum anbelangt, der Irrthum auf Seite des Herrn Schumann ist. Ich habe nämlich geschrieben, dass „die 5er-Zeile eigentlich eine Doppelzeile ist, aus zwei parallel neben einander verlaufenden Parastichen, einer oberen, auf welcher die Blätter, und einer unteren, auf welcher die Blüten in denselben Abständen von einander stehen“. Herr Schu-

man n glaubt dagegen, „nun ist die blätterverbindende Kurve nicht immer die obere; in den vorliegenden (also meinen M. R.) Zeichnungen würde sie sogar gegen Herrn Raciborski's Angabe die untere sein; (hier liegt vielleicht ein Schreibfehler vor)“. Unter Hinweis auf meine frühere Zeichnung der Stammspitze von Euryale (Fig. 9 pag. 27) und die jetzt gegebene schematische Tafel bemerke ich, dass hier meine oben citirten Worte eine wirkliche Thatsache beschreiben, dass kein Schreibfehler in meine Beschreibung sich eingeschlichen hat, und dass unter die die Blätter 3, 8, 13, 18, 23 etc. verbindende 5er-Zeile die parallele, die Blüten III, VIII, XIII, XVIII, XXIII etc. verbindende fällt; über dieselbe kommt dagegen die Blütenzeile VI, XI, XVI, XXI etc. Die Blütenbasen werden nämlich bei dem nachträglichen Dickenwachsthum der Sprosse sehr bedeutend verschoben und zwar so, dass jede von ihnen von sechs benachbarten Organen begrenzt wird, z. B. die Blüthe XI von den Blättern 11, 16, 13, 8 und von den Blüten 6 und 16. Ich werde in Anbetracht dieser jederzeit leicht constatirbaren Thatsachen auf das Hervorheben der logischen Irrthümern, die Herrn Schumann zu den erwähnten Trugschlüssen verleitet haben, verzichten.

VI. Die Blätter der *Victoria regia* sind im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Nymphaeaceen durch zahlreiche kleine Perforationen der Blattlamina ausgezeichnet. In der systematischen Litteratur vielfach erwähnt, waren dieselben von Unger (Einiges über die Organisation der Blätter der *Victoria regia*, Wien 1853) entwickelungsgeschichtlich und mit Ausnahme eines gleich zu erwähnenden Punktes richtig beschrieben. Später beschäftigte sich mit ihnen Blenk (Ueber die durchsichtigen Punkte in den Blättern, Flora 1884, p. 101) ohne, wie es scheint, die Unger'sche Arbeit zu kennen und auch ohne etwas Neues beizubringen.

Diese Perforationen sind nur an dem dem Wasser flach anliegenden Laminatheile der Victoriablätter entwickelt, an dem nach oben gehobenen Rande derselben fehlen dieselben gänzlich oder sind nur sparsam vertreten. Es lässt sich in ihrer Localisation keine Regelmässigkeit erkennen, an manchen Orten stehen viele dicht neben einander, während gleich daneben mehrere Quadratcentimeter der Blattlamina davon frei sind. Natürlich fehlen sie über den Blattrippen vollständig, über den dünnsten Gefässbündeln sind sie doch hie und da zu finden, wobei natürlich die entsprechenden Gefässbündelchen unterbrochen werden. An einem grösseren Blatte von 2 m Durchmesser kann ihre Zahl etwa 60 000 betragen.

Ganz junge Blätter vor Bildung der Spaltöffnungen besitzen noch keine Perforationen, dieselben bilden sich erst kurz vor der Entfaltung des Blattes schon nach der Anlegung der Luftspalten, aber vor vollendeter Streckung der Zellen, und deswegen erscheinen die perforirten Stellen immer etwas dünner als die normalen der nebenliegenden Lamina des erwachsenen Blattes. Eine rundliche Zellgruppe geht zu Grunde, die Parenchymzellen derselben zerfallen vollständig, dagegen die Epidermzellen bleiben länger erhalten, und in den meisten Fällen verschliesst die Cuticularschicht der Blattoberseite während der ganzen Vegetationsperiode des Blattes die Perforation. Die an die Perforation anstossenden Parenchymzellen wölben sich etwas nach aussen, verwachsen vollständig mit ihren Flächen, und schliessen so die Interzellularräume des Blattes von der Perforation ab. An alten Blättern findet man fast immer an diesen Perforationen eine Ansiedelung von Oscillarien und Lyngbyen, ausserdem Niederschläge von Kalkcarbonat.

Was für eine Rolle diese Perforationen im Leben der Pflanze spielen, konnte ich ebensowenig wie Unger ergründen. Sachs hat vor Kurzem die Vermuthung ausgesprochen (Flora 1893, p. 61—62), dass durch dieselben die in den blasigen Waben des jungen Victoria-blattes eingeschlossene Luft beim Ausbreiten derselben freien Austritt nach oben gewinnt. Auch konnte man vermuthen, dass durch dieselben das Regenwasser durchsickern könnte. Die letzte Vermuthung scheint eine Stütze zu haben in der Unger'schen Bemerkung, dass die Perforationen für Wasser sehr leicht passirbar sind. In der That sind sie allein an der Blattoberfläche benetzbar, doch ist es mir nie gelungen, trotz zahlreicher Versuche das Unger'sche Experiment zu wiederholen. Unter dem Druck von 3 cm Wasser, welches mit Eosin gefärbt war, drang keine Spur desselben nach unten, ebenso wenig von unten nach oben.

Auch vergeblich habe ich viele Blätter stark belastet, nie war Wasser durch die Perforationen nach oben getreten, aber ebenso wenig Luft, welche unter der Blattlamina eingeführt war. Wahrscheinlich ist mir, dass wir es in diesem Falle nicht mit einer zweckmässigen Anpassung zu thun haben, sondern, analog wie bei Ouvirandra, mit einem vorzeitigen Absterben der Zellgruppen, dessen Ursache wahrscheinlich in den während der Zellstreckung stattfindenden Ernährungsstörungen zu suchen ist. Die Perforationen bilden sich übrigens schon an ganz kleinen Jugendblättern der Pflanze, die nur einen 12 cm grossen Durchmesser haben.

VII. Die Nymphaeaceen gehören zu den gerbstoffreichen Pflanzen, und manche von ihnen wurden schon in dieser Beziehung chemisch und botanisch untersucht. Aehnlich wie bei vielen anderen Pflanzen, kann man mit Kraus auch bei den Nymphaeaceen den primären (an dem Licht gebildeten) und den secundären „Gerbstoff“ unterscheiden, d. i. der Gerbstoff, welcher sich ohne Lichteinwirkung an den wachsenden Vegetationspunkten, also Spross und Wurzelspitzen, bildet. Nach der Behandlung einer Wurzelspitze mit Kaliumbichromat, Osmiumsäure oder Methylenblau erhalten wir in der Wurzelhaube, in den vereinzelter Zellen des Parenchyms unmittelbar an der Höhe des stärksten Zuwachses der Wurzel und etwas tiefer in den gestreckten Zellen der Gefässscheide eine sog. „Gerbstoffreaction“. Aehnlich nach der Behandlung der Sprossspitze zeigen alle Schleimhaare, viele Parenchymzellen und Gerbstoffschläuche der Gefässbündel die Reaction.

Es ist klar, dass die in den Haaren, der Wurzelhaube oder in der die ausbrechenden Wurzel noch lange bedeckenden Rhizomschicht sich ansammelnden Stoffmengen nur Excrete darstellen, da alle diese Gerbstoffbehälter früh, mit dem Gerbstoff, abgeworfen werden. Ueber das Schicksal des in den Gefässcheiden oder Parenchymzellen sich ansammelnden Gerbstoffes sind wir nicht im klaren, es scheint jedoch, dass er wenigstens zum Theil fortgeleitet, eventuell umgebildet werden kann.

Bei den Nymphaeaceen, ähnlich wie bei vielen anderen Pflanzen, ist das von der Pflanze nicht mehr benützte, in den Wurzelhauben oder Trichomen abgelagerte Excret chemisch verschieden von diesen gerbstoffähnlichen Stoffen, welche in der Pflanze verbleiben.

Die für die Pflanze ganz verloren gehenden Excrete der Haare und der Wurzelhaube geben eine rothe Reaction mit Vanillin-, Cuminol-, Salicylaldehyd-, Zimmtaldehyd-, Anisaldehydsalzsäure und reduzieren die Fehling'sche Lösung, Reactionen, welche die im Periblem und Plerom sich ansammelnden, in der Pflanze verbleibenden oder wandernden Gerbstoffe nicht erzeugen. Die letzten geben dagegen mit Eisenchlorid eine schwarzblaue Reaction, während die ersten mit gesättigter warmer Eisenchloridlösung je nach der Pflanzenspecies verschiedene Reactionen geben, eine schwarzblaue die Haare von *Brasenia*, braune die von *Nuphar*, *Nymphaea* oder *Victoria*.

Die angeführten mikrochemischen Reactionen zeigen, dass der Excretstoff der Nymphaeaceen mit Phloroglucin nächst verwandt zu sein scheint, doch in mancher Beziehung abweicht. Das ganz ähnlich reagirende Excret des *Myriophyllum* habe ich *Myriophyllin* genannt.

7*

Ob manche von diesen mit Vanillin reagirenden Excreten der Pflanzen mit Phloroglucin identisch sind, andere verwandt, ist eine Frage, die im Wege der mikrochemischen Reactionen nicht zu lösen ist. Ueber das Vorkommen des Phloroglucin in der Pflanze besitzen wir zwar eine Menge von Angaben von Wiesner, Lindt, Waage etc. in der letzten Auflage des Handbuches von Beilstein findet sich auch die Angabe, dass Phloroglucin in den Pflanzen vorkommt, es ist mir jedoch keine Analyse bekannt, welche das Phloroglucin in der lebenden Pflanze nachgewiesen hat. Es erscheint zwar plausibel, bei der Verbreitung der Phloroglucosiden in den Pflanzen, auch die Existenz des freien Phloroglucins in denselben anzunehmen, doch muss ich auf die Untersuchungen Armand Gautier's aufmerksam machen, welcher nachgewiesen hat, dass aus Quercitin oder dem Weinfarbstoffe $C_{21}H_{20}O_{10}$ nicht Phloroglucin, sondern Isomere desselben, Querciglucin und Oenoglucin entstehen, und welcher glaubt, dass die Zahl der Körper, welche süß schmecken, nach ihren allgemeinen Eigenschaften als wahre aromatische Glycosen angesehen werden müssen, mit dem Phloroglucin gleiche Zusammensetzung haben und demselben sehr ähnlich sind, in dem Maasse sich vermehren wird, in welchem man dem Studium dieser Körper grössere Aufmerksamkeit zuwendet. Es scheint mir möglich und wahrscheinlich, dass wir es in dem vorliegenden Falle mit solchen Körpern zu thun haben.

Die physiologische Rolle dieser Körper als Excrete tritt z. B. bei Nuphar oder Victoria ungemein klar hervor. Sie sind hier in denjenigen Zellen angesammelt, welche dem Untergange anheimfallen.

Es stimmt dieser Excretstoff den mikrochemischen Reactionen nach vollständig mit dem von Crato studirten Physodeninhalt der braunen Algen. Alle die zahlreichen Reactionen, welche Crato angegeben hat (Botan. Zeitung 1893), habe ich nachgemacht und da sie alle bei dem Excrete der Nymphaeaceen und dem Physodeninhalte von Crato gleich ausgefallen sind, so ist man versucht die beiden Stoffe für identisch oder wenigstens für nächstverwandt zu betrachten. Während jedoch bei den Nymphaeaceen die phloroglucinähnlichen Excrete ohne Zweifel Excrete darstellen, die von der Pflanze als nicht mehr brauchbar ausgeschieden werden, meint Crato, dass diese Stoffe bei den braunen Algen chemische Baustoffe für die Pflanze darstellen, speciell bei der Neubildung des Plasma verbraucht werden. Es wäre sonderbar, wenn dieselben Inhaltsstoffe der Zelle bald als Excrete, bald als wichtige Baustoffe des Plasma hervortreten, leider konnte ich in der inhaltsreichen Abhandlung von Crato keine Beweise für die Annahme finden, dass der Inhalt der Physoden bei der Neubildung des Plasma verbraucht wird.

Ueber die Bedeutung dieser Körper als Schutzmittel kann ich nichts Bestimmtes sagen. Phloroglucin besitzt keine antiseptischen Eigenschaften und die toxische Wirkung desselben gegen höhere Thiere ist sehr schwach (Chem. Centralblatt 1890, II, 157).

Endlich will ich hier erwähnen die von Trécul beschriebenen und abgebildeten Vertiefungen, „osteola“ an den Spitzen der Stacheln der Victoria, welche De Bary einer Nachuntersuchung empfiehlt. Die ganz jungen Stacheln der Victoria tragen an ihren Spitzen je ein mit dem erwähnten Excret gefülltes Schleimhaar, dasselbe wird bald abgeworfen und seine vertiefte Basis bildet das Trécul'sche „osteolum“.

VIII. Die Eigenthümlichkeit der reichlichen Schleimbildung kommt bei den Wasserpflanzen nicht nur an den äusseren Trichomen oder Epidermzellen vor, sondern schleimartige, pektinenthaltende Substanzen werden auch im Inneren der Wasserpflanzen vielfach erzeugt.

Die schleimigen Auskleidungen der Intercellularräume bei Nuphar hat schon Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiologie 185) beobachtet und als Cuticula beschrieben. Später sind solche oder ähnliche Auskleidungen bei sehr vielen Land- und Wasserpflanzen von Russow, Berthold, Schaarschmidt, Terletzki als Plasmaauskleidungen der Intercellularräume ausführlich beschrieben. In keinem Fall sind jedoch hinreichende Beweise für die plasmatische Natur dieser Auskleidungen geliefert, meine Untersuchungen beweisen vielmehr, dass in keinem der untersuchten Fälle ein Eiweissgehalt in diesen Auskleidungen nachweisbar ist. Untersucht habe ich die Auskleidungen der Intercellularräume der Blatt- und Blütenstiele von Nymphaea, Nuphar und Victoria, weiter die von Russow citirten Rhizome von Aegopodium Podagraria, Veronica Beccabunga, Wurzeln von Lycopus europaeus und Blattparenchym von Aeschynanthus Devonianus.

Was die angewandten Eiweissreactionen anbelangt, so hat sich das von Krasser empfohlene Alloxan überhaupt für Nachweis der Eiweisslocalisation, wie es auch schon Klebs angegeben hat, unbrauchbar erwiesen. Die bekannten Reactionen mit Salpetersäure, dem Millon'schen oder Raspail'schen Reagens geben mit kleinen Mengen der Eiweissstoffe sehr schwach gefärbte, nicht distincte Reactionen, so dass deren Ausbleiben, eventuell Unsichtbarkeit, noch keineswegs als Beweis der Eiweissabwesenheit in dünnen Schnitten der Pflanzentheile angesehen werden darf. Dagegen besitzen wir in dem ausgezeichneten von Ritschl und Mikosch eingeführten Aldehydreactionen ein empfindliches und zuverlässiges Mittel, die Localisationen der Eiweissstoffe im Pflanzenkörper kennen zu lernen.

Ich benutze zu diesem Zwecke seit längerer Zeit Vanillinschwefelsäure, die bequemer zu handhaben ist als Salicyl, Zimmt, Anisaldehyd oder Cuminol, wobei ich ganz dünne Schnitte mit einem Tropfen einer fast gesättigten Lösung Vanillins in 50% Alkohol bedecke und gleich oder nach einer halben Minute einen Tropfen concentrirte Schwefelsäure zusetze. Die Reaction tritt entweder momentan oder erst nach einigen Minuten ein; durch ein gelindes Erwärmen kann man sie beschleunigen. Auf solche Weise behandelt, gaben Reiskleber, Albumin, Pepton momentan eine sehr starke Reaction, Pflanzenfibrin, Blutfibrin, Chondrin, Legumin, Papayotin, Emulsin, Pepsin, Pancreatin, Haemoglobin eine etwas schwächere, die nach schwachem Erwärmen intensiver wird; Elastin gibt eine sehr schwache Reaction, Glutin gar keine.

Die Vanillinschwefelsäurereaction kann aber auch zu Irrthümern Anlass geben und zwar auf verschiedene Weise. Der rothe nach Einwirkung der Reagenz auf Eiweissstoffe entstehende Farbstoff ist leicht löslich, diffundirt schnell durch das Gewebe und tingirt blass manche ursprünglich ungefärbten Theile des Präparates. Man muss also, um diesen Uebelstande vorzubeugen, den Verlauf der Reaction nach Zusetzen der Schwefelsäure unter dem Mikroskop beobachten und die Stellen des Eintretens der farbigen Reaction gleich bestimmen. Der andere Umstand, welcher zu Trugschlüssen führen kann, ist bedingt dadurch, dass nicht nur Eiweiss, aber auch viele andere Stoffe ganz ähnliche Reaction mit Vanillinschwefelsäure liefern, besonders das Phloroglucin und verwandte Körper (Myriophyllin etc.), die in vielen Pflanzen verbreitet sind. Es ist also in allen diesen Fällen, wo in den Zellen wie Phloroglucin reagirende Körper vorhanden sind, die Vanillinschwefelsäure nicht anwendbar. Die Anwesenheit solcher Stoffe ist mit Vanillinsalzsäure leicht nachweisbar, und muss immer vor Benutzung der Vanillinschwefelsäure, die betreffende Pflanze, oder die betreffenden Pflanzentheile mit Vanillinsalzsäure geprobt werden, und nur in solchen Fällen, wo mit Vanillinsalzsäure keine Reaction stattfindet, ist die Ritschl-Mikosch-Eiweissreaction mit Erfolg anzuwenden. Die sog. Plasmaauskleidungen der Intercellarräume der oben angeführten Pflanzen erweisen sich stets als eiweissfrei.

Bei *Brasenia*, *Euryale* und *Victoria* wachsen vielfach manche die Intercellarräume begrenzende Zellen ins Innere derselben höckerartig herein. An der Oberfläche solcher kurzen und dicken, trichomartig ausgewaschenen Zellen treten stärker lichtbrechende Tröpfchen einer schleimartigen Substanz hervor, die manchmal mit einander zusammenfliessen und sonst mit den Auskleidungen der Intercellular-

räume in ihren Reactionen übereinstimmen. Bei *Nuphar* und *Nymphaea* treten nach Verwundungen der Blatt- und Blütenstiele ebensolche Zellausstülpungen hervor, die massenhaft Schleim produciren und nach Art der Thyllen die Intercellularräume in der Gegend der verwundeten Stelle verschliessen. Normal treten aber bei manchen *Nymphaeen* und besonders schön bei allen untersuchten *Nuphararten* anders gestaltete innere Haare auf, die ebenfalls Schleim absondern. Die Zellen derselben gabeln sich durch schöne Dichotomien ein- bis mehrfach, die an einanderstossenden Wände verkleben mit einander und so bildet sich endlich ein Diaphragma in den Intercellularräumen, welches jedoch nicht luftdicht ist, und offenbar ähnlich den anderen Intercellular-diaphragmen der Wasser- und Sumpfpflanzen bei den Vorgängen des Gasaustausches bethätigt ist. Bei *Nuphar* sind solche Diaphragmen schon von Trécul beobachtet und abgebildet worden, sie bestehen aus sehr dünnwandigen Zellen, in welchen Stärkekörner, aber keine Excrete nachweisbar sind. Die Querwände derselben zeigen eine Cellulosereaction, von den Aussenwänden gibt nur die dünne innere Lamelle mit Chlorzinkjod eine Cellulosereaction, die äussere bleibt dagegen farblos, quillt sehr stark und geht ohne Grenze in die oben erwähnten Schleimtröpfchen über. Ebenso bleibt farblos und quillt stark diese äussere Lamelle mit Jod und Schwefelsäure, in kaltem Ammoniak wird sie langsam, in warmem schnell gelöst, auch in warmer Kalilauge. Mit Osmiumsäure ist keine Bräunung der Schleimtröpfchen oder der äusseren Lamelle erzielbar, dagegen speichern diese reichlich Cyanin aus Glycerinlösung, Safranin und Anilinblau. Offenbar haben wir es hier mit denselben oder ähnlichen schleimigen Ausscheidungen zu thun, die schon lange aus den Intercellularräumen der *Merathiaceen* bekannt, in letzter Zeit von Noack auch bei manchen anderen Pflanzen gefunden worden sind. Auch sind ähnliche, dichotomwachsende Schleimhaare schon im Pflanzenreiche bekannt, ich meine nämlich die durch Reiz der *Nostoccolonien* entstandenen Schleimhaare im Thallus von *Blasia*, die aus den Untersuchungen Janczewski's, Leitgeb's, Szymański's und Waldner's genau bekannt sind.

Die Verschiedenheit der Zellmembranen der Intercellularräume von denen des interstitienlosen Gewebes kann man auch makroskopisch schön demonstrieren. Dünne Querschnitte durch dicke Wurzelstöcke der Wasserpflanzen, am besten *Victoria regia*, mit Jodgrünfuchsin gefärbt und in Canadabalsam oder Glyceringallerte aufbewahrt, zeigen makroskopisch das Gewebe mit grossen Intercellularräumen grün, das andere mehr oder weniger röthlich.

Schleim wird auch reichlich in den Ovarhöhlen aller Cabombeae und Nymphaeaceae erzeugt, wo die Samenanlagen schon vor der Befruchtung in eine Schleimmasse eingebettet sind. Bei *Victoria* wachsen manche der die Ovarhöhle auskleidenden Zellen papillenartig ins Innere derselben und erzeugen auf ihrer ganzen Aussenfläche grosse Schleimmengen. Aehnlich bildet sich Schleim auch in der Ovarhöhle anderer Wasserpflanzen, z. B. der Hydrocharideen.

Beim Reifen werfen die Nupharfrüchte die äussere grüne, gerbstoffhaltige Hülle ab und zerfallen in so viele Abschnitte, als Fruchtblätter an der Fruchtknotenbildung theilhaftig waren. Diese Abschnitte, die infolge des reichlichen Luftgehaltes weiss erscheinen und auf der Wasseroberfläche schwimmen, sind von dünnwandigen Zellen umkleidet, welche sehr viel Schleim nach aussen produziren. Im Inneren dieser Zellen sind zahlreiche Stärkekörner vorhanden. In den oberflächlichen Zellen verschwinden die Stärkekörner gleichen Schritt mit der Schleimbildung, und es scheint mir in diesem Falle sehr wahrscheinlich, dass sie das Material zur Schleimbildung liefern.

Endlich will ich an dieser Stelle noch der Schleimdesorganisation des Endosperms von *Nelumbo speciosum* gedenken. Nach der Befruchtung entwickelt sich das Endosperm von *Nelumbo* ganz normal, wird jedoch später ganz verschleimt und bleibt lange als eine schleimige Masse zwischen den Cotyledonen liegen. Nach der Samenreife vertrocknet die verschleimte Endospermmasse, in welcher jetzt keine Struktur mehr erkennbar ist, zu einem Häutchen.

IX. In dem Schlusskapitel meiner Morphologie der Nymphaeaceae habe ich in kurzen Worten die Unhaltbarkeit der „mechanischen“ Juxtapositionstheorie besprochen. Meine Besprechung hat dem Herrn Schumann (B. d. d. b. G. 1894 p. 177) Anlass gegeben, seine jetzige Stellung zu dieser Frage zu beleuchten, woraus jedenfalls hervorgeht, dass sein Standpunkt seit dem Erscheinen der „Neuen Untersuchungen über den Blütenanschluss“ sich sehr geändert hat. Wir hören jetzt nichts mehr von den Stössen, welche die Primordien auf einander ausüben, von einem Druckminimum in den Wachsthumsscheiteln, von der Plasticität der Primordien, welche alle Ecken ausgiessen, als von den mechanischen Ursachen der Blattstellung. Indessen scheint doch Herr Schumann noch mit einem Fuss auf dem Boden der mechanischen Juxtapositionstheorie zu stehen, wenn er meint, „es kann nun keinem Zweifel unterworfen sein, dass aus dem Contact heraus gewisse eigenthümliche Erscheinungen im Aufbau der Organ-

complexe erklärt, d. h. unserem Verständnisse näher gebracht oder in der von mir gebrauchten Auffassung causal begründet werden“. Ich erlaube mir, diese Frage noch einmal zu besprechen.

S. Schwendener hat seine bis an die letzten Folgerungen consequent durchgeführte Theorie auf wenige Grundthatsachen zurückgeführt, nämlich auf die:

1. relative Grösse der Anlagen,
2. den Contact der neuen Organe mit den vorhergehenden,
3. geringe Schwankungen der Querschnittsgrösse zu Gunsten der Raumausfüllung,

und diese drei Punkte bilden das Postulat, auf welches die Schwendener'sche Theorie sich stützt (Mech. Blattstellungstheorie p. 57, 58).

Was den Contact anbelangt, so will ich betonen, dass in allen diesen Fällen, welche ich genauer untersucht habe, die an der Sprossspitze hervortretenden Primordien gar nicht in dem Contacte mit den schon früher angelegten entstehen, sondern in gewissen Abständen davon. Der Contact kommt erst später zu stande in der Folge des weiteren Wachstums der Primordien, und desshalb kann man in allen diesen Fällen den Contact — also die später eintretende Erscheinung — nicht als Ursache der Anordnung der vor dem Eintritt des Contactes angelegten und sichtbaren Primordien betrachten. Ich bemerke weiter, dass man mit dem Constatiren des angeblichen Contactes bisher zu freigiebig war; eine Untersuchung der auspräparirten ganzen Sprossspitzen kann vielfach zu einer irrthümlichen Auffassung Anlass geben, dass die ersten Primordien im gegenseitigen Contacte stehen, weil nicht überall die Primordien von einander so entfernt sind, wie an den breiten Vegetationsflächen der Nymphaeaceen. Will jemand über das Vorhandensein des Contactes der Primordien einen sicheren Schluss gewinnen, so muss er die Vegetationsspitzen an entsprechend dünnen Mikrotomschnitten studiren; die Zeichnungen der auf einander folgenden Schnitte liefern uns in Isohypsen ein naturgetreues Bild der Verhältnisse an dem Stammscheitel. Auf solche Weise habe ich mich überzeugt, dass die ersten Blattanlagen bei *Sempervivum tectorum*, *Androsace sarmentosa*, *Iberis sempervirens*, *Costus speciosus*, *Stratiotes aloides*, *Abies pectinata*, *Equisetum limosum*, die Blütenanlagen bei *Ornithogalum umbellatum*, *Helianthus*, *Dahlia*, die Staubblattanlagen bei *Cabomba*, *Nymphaea*, *Ovulum*anlagen von *Nymphaea* oder *Victoria* ohne Contact mit den älteren Organen aber trotzdem an den in Voraus bestimmbaren Stellen angelegt werden. In der Litteratur findet man zwar unzählige An-

gaben von den angeblich im Contact angelegten neuen Primordien, doch nach exacten Beweisen des Contactes neu entstehender Organe habe ich in den Werken Schwendener's und Schumann's vergeblich gesucht und so erscheint das Schwendener'sche Postulat, auf welchem die ganze mechanische Blattstellungstheorie sich stützt, nicht nur unbewiesen, sondern widerlegt.

Da die ersten sichtbaren flachen Primordien nicht in gegenseitigem Contact stehen, so kann um so weniger von einem Druck, welchen sie aufeinander ausüben, die Rede sein, und es wurde ja auch die Existenz eines solchen Druckes von De Candolle (*Considération sur l'étude de la phytotaxie*) negirt. Die Beispiele, welche damals Schwendener (*Zur Theorie der Blattstellungen*) zur Bekämpfung der De Candolle'schen Ansicht gebracht hat, z. B. die Verschiebung der Schuppen auf dem zweijährigen Zapfen von *Pinus Pinaster*, Neigung der Staubgefäße bei *Abies*, *Pinus* etc. können doch nichts in der uns beschäftigenden Frage beweisen, weil es sich in allen diesen Beispielen nicht um Druck der jungen Primordien handelt, sondern um Contactwirkungen der längst angelegten und weiter wachsenden Organe. Die Druckverhältnisse hat Schwendener besonders bei Erklärung der Blattstellung an den Axillarknospen in Anspruch genommen. Dem gegenüber will ich die herrlichen Worte Hofmeister's zur Erinnerung bringen (*Allg. Morph.* 639), welche diese Frage in ungemein klarer Weise erörtern. „Der mechanische Druck, welchen ein in engen Hüllen rasch wachsendes Gebilde, eine beblätterte Knospe erfährt, kann Verschiebungen von Blattmedianen, Abplattung des Complexes der Blätter hervorrufen; die Pressung der umhüllenden Theile kann auf dem umhüllten tiefe Einprägungen zurück lassen; aber selbst bei derartigen Vorgängen sind eigenartige Wachsthumerscheinungen maassgebend betheiligt; und die durch die Pressung der benachbarten Gebilde auf die wachsende Knospe, das wachsende Blatt, geübte Modification der Gestaltung ist entweder rasch vorübergehend oder wenn bleibend ganz unerheblich. Die abgegliederten Sprossungen des Pflanzenkörpers erlangen ihre definitive Form im Allgemeinen durch Wachsthumsvorgänge, welche selbständig, nicht beeinflusst und geregelt durch Contact und Druck der im Knospenzustande an die betreffende Sprossung grenzenden Gebilde verlaufen.“

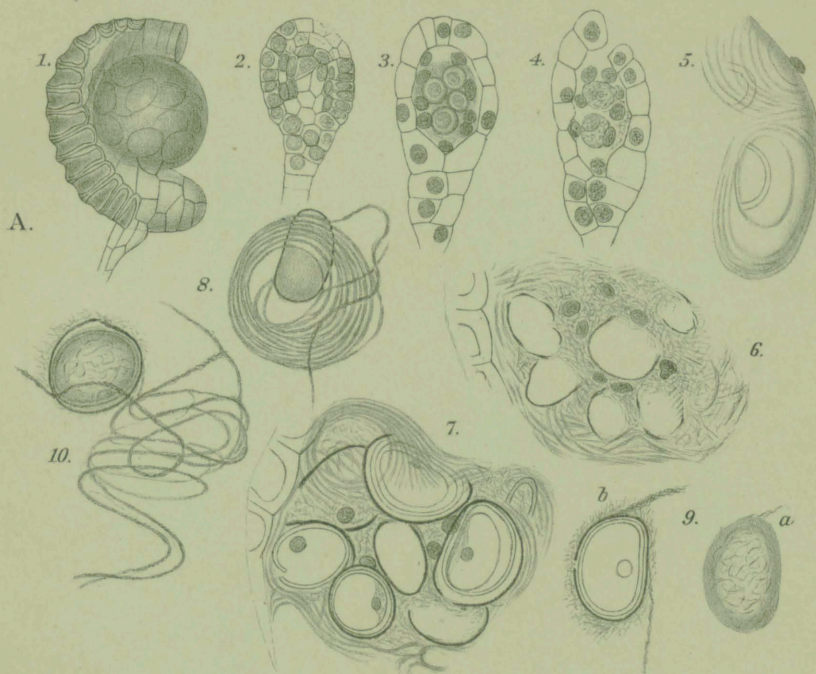
Jedem, der sich mit Blattstellungen beschäftigt hat, tritt mit ungemeiner Schärfe die Richtigkeit der alten Beobachtung Hofmeister's hervor, dass die Primordien sich in den meisten Fällen in (über oder unter) grösste Lücken gleichartiger zuvor gebildeter Anlagen einschalten.

Das ist die Haupteerscheinung, welche Schimper und Braun auf idealistische, Chauncey Wright auf eine teleogische, Hofmeister und Schwendener auf eine mechanische Weise aufzuklären gesucht haben. Die Hofmeister'sche Theorie, die ganz in Vergessenheit gerathen ist, will ich hier erwähnen, weil sie meiner Ansicht nach auf Grund einer viel richtigeren Naturanschauung als die Schwendener'sche entstanden ist. Hofmeister glaubt, wenn in einer gegebenen Zone eines Vegetationspunktes eine von dessen Längsachse divergirende Wachstumsrichtung sich einstellt, so wird die Festigkeit der freien Aussenwände der Zellen der Oberfläche dem Hervortreten der neuen Sprossung einen gewissen Widerstand entgegenzusetzen. Ist dieser Widerstand nicht in allen Punkten gleich, ist die Membran der freien Aussenfläche an einer Stelle dehnbarer als an den übrigen, so wird die Sprossung an dem Orte dieser grössten Dehnbarkeit über die Fläche der Achse sich erheben. Auf den Ort der Aussenfläche der betreffenden Zone, welche den Grenzen der letztentstandenen Sprossungen am fernsten liegt, hat jene Zerrung am wenigsten gewirkt. Hier ist die Stelle des geringsten Widerstands gegen das Streben zur Bildung einer neuen Ausstülpung, hier wird die neue Sprossung zum Durchbruch kommen. Das Unrichtige der Hofmeister'schen Theorie scheint mir in dem Umstande zu liegen, dass dieselbe die Wirkungen eines schon angelegten Organes nur in den (nichtbewiesenen und vielleicht nicht existirenden) Spannungsdifferenzen der Epidermwandungen sieht, das richtige dagegen sehe ich in dem Umstande, dass Hofmeister nach den die Blattstellung bestimmenden Kräften nicht ausserhalb des Sprosses in den mechanischen Druck- und Contactverhältnissen der schon angelegten Blätter, sondern innerhalb desselben sucht. Nun ist heute nachgewiesen (Jost, in Bot. Zeit. 1893), dass die wachsenden Blätter es sind, welche bestimmte Reizwirkungen auf bestimmte Zonen des sie tragenden Sprosses ausüben, wir wissen, dass in wachsenden Pflanzentheilen ein verwickeltes Spiel der inneren Kräfte und Reizwirkungen vor sich geht und ist meiner Ansicht nach jede Theorie der Blattstellungen verfehlt, welche die Vorgänge im Innern der wachsenden Sprossspitze nicht in Betracht zieht. Näher die Natur dieser Vorgänge zu bestimmen, steht bis jetzt nicht in unseren Kräften; wenn wir jedoch die hypotetische Annahme machen, dass die schon angelegten Primordien Vegetationscentra darstellen, welche eine gewisse Zone des wachsenden Sprossgipfels zu einer die Stoffe anziehenden Zone verwandeln, so steht diese hypothetische Annahme nicht nur mit der Grundthatsache der

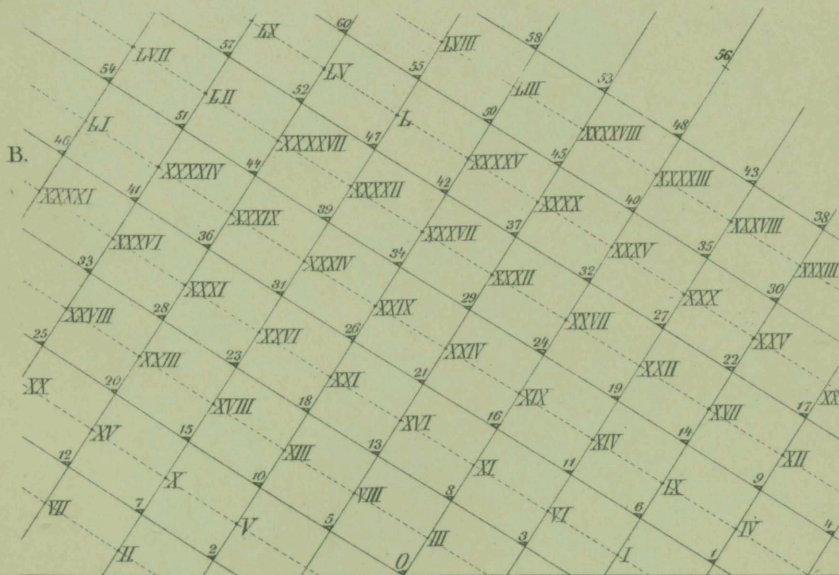
Blattstellung, dass die neuen Primordien in der weitesten Lücke zwischen den schon angelegten gleicher Valenz entstehen in vollem Einklang, sondern ermöglicht auch die Fälle zu erklären, wo die neuen Primordien thatsächlich nicht in grösster Entfernung von den schon vorhandenen entstehen, andererseits aber gewinnen wir eine Fragestellung, die auch einer experimentellen Prüfung fähig ist.

Figurerklärung.

Die beigegebene Zeichnung stellt die Anordnung der Blatt- und Blütenbasen an dem Spross des *Euryale ferox* dar. Mit arabischen Ziffern sind die Blattbasen, mit entsprechenden römischen, die an deren linken Flanke extraaxillar sitzenden Blütenbasen bezeichnet. In der Achterzeile stehen die Blüten und Blätter abwechselnd, die Fünferzeile ist eine Doppelzeile, die obere verbindet die Blätter, die untere die entsprechenden Blüten.



G. Karsten del.



Raciborski del

W.A. Meyn Lith. Inst

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [79](#)

Autor(en)/Author(s): Raciborski Marian

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntniss der Gabombeen und Nymphaeaceen. 92-108](#)