

Die Keimpflanze von *Berardia*

Von

F. MARKGRAF und P. ENDRESS

D. VILLAR(S), der die Gattung *Berardia* aufgestellt und zuerst (1779) genau beschrieben hat, teilt eine Beobachtung über ihre Keimung mit, die ihn überrascht hat: «une singularité de la *Berardia* c'est la manière dont les feuilles radicales naissent latéralement entre le support des cotyledons & le colet de la racine; les cotyledons alors se fanent et périssent, tandis que la feuille va sortir à un ou deux pouces à côté, comme si elle appartenait à une autre plante; nous avons tâché d'exprimer cette germination singulière à côté de la figure de la plante. Cette observation est due à M. CHAIX; nous l'avons vérifié depuis, même dans le jardin royal, avec M. THOUIN, en 1777.» Auf der zitierten Abbildung (1789, S. 29 und Taf. 22) sind zu sehen: 2 elliptisch-lanzettliche, sitzende Keimblätter über einem Stiel, an dem unten aus einer seitlichen Tasche die ersten Laubblätter hervorbrechen. Spätere Autoren sahen hierin eine Keimung «auf scheinbar monokotyle Weise» oder ein Weiterwachsen «durch seitenständige Adventivknospe». Neue Beobachtungen scheinen aber nicht angestellt worden zu sein.

Herr R. RUFFIER-LANCHE, chef de la Station Alpine du Lautaret, hatte die Freundlichkeit, noch im Herbst 1966 Früchte von *Berardia* am Col d'Izoard (südöstlich von Briançon) einzusammeln. Diese wurden im Botanischen Garten der Universität Zürich in Blumentöpfen auf der Bodenoberfläche ausgesät und keimten im März 1967 fast alle, allerdings sehr ungleichzeitig.

Bei Beginn der Keimung tritt aus dem unteren Ende der Frucht eine ganz kurze Spitze hervor, geschoben von einem etwas dickeren, stielrunden Strang, der \pm deutlich gegen sie abgesetzt ist. Er biegt abwärts um und wächst mit dem Spitzchen in den Boden hinein (Abb. 2). Bald verlängert sich auch dieses und dringt als zarte, weisse Wurzel weiter in die Tiefe, während der dickere Strang haltmacht, sobald er 2—4 cm Bodentiefe erreicht hat (Abb. 3 u. 6). Er unterschied sich an unseren Pflanzen ausserdem dadurch von der Wurzel, dass er gewöhnlich rosa getönt war. Auch bilden sich Wurzelhaare und Seitenwurzeln nur unterhalb von ihm. Die heranwachsenden Keimblätter entfalten sich einige mm über dem Boden zu zwei schmal verkehrt-eiförmigen, grünen Spreiten, die ganz allmählich in zwei schmale «Blattstiele» übergehen (Abb. 4 u. 7). (Sie sind nicht zugespitzt und sitzend wie auf der Abbildung von VILLARS.) Alle diese Teile sind kahl und glatt und fühlen sich etwas schwammig an. Die Masse eines so weit entwickelten Keimlings waren folgende:

Keimblätter mit Stiel 6 cm lang, Spreiten 7—8 mm breit, Stiele 2 mm breit, stielrunder Strang über dem Boden 1—3 cm lang, 2 mm breit, im Boden 2—4 cm lang, 2 mm breit, Wurzel 8 cm lang und kaum 1 mm breit.

So bleibt das Pflänzchen 2—3 Wochen scheinbar unverändert. Danach erscheint neben ihm in 2—10 mm Abstand (bei unseren Kulturen nicht 1—2 Zoll, wie VILLARS berichtet) eine weiss behaarte Spitze, die sich über dem Boden nach und nach als herz-eiförmige, etwas gezähnte Laubblattspreite auf langem Stiel entfaltet (Abb. 5). Der Eindruck, dass sie gar nicht zu der Pflanze gehöre, wird dadurch verstärkt, dass die übrigen bisher gebildeten Teile völlig kahl sind. Sie gehört aber doch dazu: man kann den behaarten Blattstiel in den Boden hinunter verfolgen und sieht ihn da dicht über der Verschmälerungsstelle zur Wurzel aus dem einseitig aufgeschlitzten Grund des stielrunden Stranges hervorbrechen, wie es auch VILLARS abbildet. Weitere behaarte Blattanlagen sind dort ausserdem erkennbar, und unter deren Ansatz ist eine 2 mm hohe Zone bis auf 3 mm Durchmesser angeschwollen.

Aber haben wir da wirklich einen seitlichen Adventivpross des Hypokotyls vor uns? Bei genauem Hinsehen fällt auf, dass die Keimblattstiele in ihrem unteren Teil mehr und mehr rinnig werden, bis sie schliesslich, mit den konkaven Flächen gegeneinander gekehrt, verwachsen. Querschnitte unterhalb dieser Stelle zeigen, dass der stielrunde Strang in der Mitte einen Kanal besitzt, der parallel zu den Stielflächen zusammengedrückt ist (Photo 3). Er verläuft abwärts bis zu dem Ursprung der Laubblätter. Der ganze stielrunde Strang ist also kein Hypokotyl, sondern eine lange Keimblattscheide¹. Was seitlich aus ihr hervorbricht, sind die anfangs von ihr umschlossenen Laubblätter. Die Plumula sitzt, eingeschlossen in der Scheide, auf dem kurzen angeschwollenen Stück. Nur dieses ist demnach das Hypokotyl (Abb. 4 u. 6).

Der anatomische Vergleich der einzelnen Abschnitte des Keimlings bestätigt und ergänzt diese Auffassungen.

1. Keimblattspreite (Abb. 7 u. 14, Photo 2). Das Mesophyll der Keimblattspreite besteht aus einem lockeren Parenchym mit kleinen und grossen Interzellularen. Gegen die flache morphologische Oberseite ist es dichter, gegen die etwas konvexe morphologische Unterseite wird es zu einem ausgeprägten Schwammparenchym. Hierdurch erklärt sich die schon beim Betasten auffallende Schwammigkeit und der etwas silbrige Glanz. Die Epidermiszellen der Oberseite sind etwas grösser als die der Unterseite und haben eine deutlichere Cuticula. Spaltöffnungen finden sich auf beiden Flächen, aber unterseits zahlreicher. An Leitbündeln erkennt man auf dem Querschnitt der breitesten Stelle ein stärkstes in der Mitte, zwei etwas kleinere seitliche und dazwischen verteilt z. B. 15 noch kleinere von verschiedenem Durchmesser. Die kleineren Bündel gehören zu den Maschen eines dichten Netzes, das die ganze Blattspreite durchzieht (Abb. 7).

¹ Dieser Deutung neigt VILLARS deutlicher als in der späteren Beschreibung schon in dem seltenen Werk von 1779 zu (S. 29): «Les premières feuilles ne sortent pas du centre des cotyledons comme dans les autres plantes, mais du collet de la racine, ou de la partie inférieure du support réuni des deux cotyledons, qu'elles ouvrent par une espèce de fente latérale et longitudinale. Les cotyledons alors se fanent et périssent avant ou dans le temps même qu'une feuille radicale qui leur paroît entièrement différente va naître à côté.»

Weiter unten geführte Querschnitte zeigen weniger Leitbündel: die kleineren münden im Absteigen in die grösseren ein. Die 3 Hauptbündel werden dabei immer stärker. Zuletzt, d. h. in dem auf 2 mm Breite zusammengezogenen Teil (dem «Blattstiel») sind nur noch die 3 Hauptbündel und 2 etwas schwächere «Kantenbündel» vorhanden, die zu äusserst am Blattrand verlaufen. Der Querschnitt gleicht hier einer fast halbkreisförmigen Mondsichel.

2. Keimblattscheide (Photo 3, Abb. 16—18). Die Verwachsung der Keimblätter erfolgt oben nur an den Kanten, weiter unten ergreift sie mehr und mehr von dem Mesophyll. In der Mitte bleibt jedoch der Kanal übrig. Er ist im oberen Teil weitlumig, nimmt abwärts eine zusammengedrückte Form an, annähernd parallel zu den Keimblättern, aber etwas schräg verschoben und im Querschnitt leicht S-förmig. Die Zellen, die seine Wand bilden, entsprechen denen der oberen Epidermen der beiden Keimblätter; jedoch sind sie gegen den Grund des stielrunden Stranges zunehmend dünnwandiger.

Die Leitbündel sind im oberen Teil der Keimblattscheide noch dieselben 10 wie in den freien Keimblattstielen: das Mittelbündel und die beiden Seitenbündel jedes Keimblattes folgen den abgeflachten Seiten des Kanals, während die 2 Paare von Kantenbündeln seinen Kanten vorgelagert sind. Da der Kanal einen S-förmigen Querschnitt hat, sind die Leitbündel etwas verschoben; die Mittelbündel liegen nicht genau einander gegenüber, von den Seitenbündeln sind die linken mehr gegen die Schmalseiten der Querschnittsellipse verschoben, die rechten mehr gegen die breite Seite (oder umgekehrt). Weiter abwärts vereinfacht sich das Bild: die 2 benachbarten Kantenbündel — die also nicht demselben Keimblatt angehören — vereinigen sich, und noch etwas tiefer unten schliessen sich diese je an das gegen die Ellipsenschmalseite verschobene Seitenbündel an. In einer noch tieferen Zone verschmilzt auch noch jedes linke Seitenbündel des einen Keimblattes mit dem rechten des anderen. Dann sind im ganzen nur noch 4 übrig, 2 vor den flachen Seiten und 2 vor den Kanten des Kanals. Sie werden aussen von einem rinnenförmigen Baststrang umhüllt.

An der Basis der Keimblattscheide spielt sich schon früh ein sonderbarer Zerstückungsvorgang ab. Das Gewebe zwischen den 4 Leitbündeln beginnt in der Nähe des Kanals, etwa zwei Zellschichten von seiner Epidermis entfernt, abzusterben. Es entstehen 4 Hohlräume, die sich vergrössern und auch aufwärts ausdehnen, sogar bis in die freien Keimblattstiele hinein (Photo 3, Abb. 18, 19). Schliesslich stellen nur noch 4 radiale Gewebebänder, die die Leitbündel enthalten, eine Verbindung zwischen den Schichten her, die der Ober- und Unterseite der Keimblätter entsprechen. Gerade an der Basis der Keimblattscheide hat dieses Absterben des Gewebes seine besondere Bedeutung. Es erleichtert ihre radiale Dehnung, die ja notwendig ist, weil das Hypokotyl in die Dicke wächst. Dabei kann dann auch das übrige Gewebe noch zerreißen, so dass die 4 Leitbündel allein, von etwas Parenchym umgeben, in das Hypokotyl eintreten. Zwischen ihnen entstehen Spalten — anfangs noch von einem dünnen Epidermisrest überzogen —, durch die man die Sprossknospe sehen kann, die in der Mitte steht (Abb. 8 a u. b).

Im weiteren Wachstum ist sie deutlich erkennbar durch die behaarten Laubblattanlagen, die sie ausgegliedert hat. Ihr erstes Laubblatt wächst stark heran, so dass

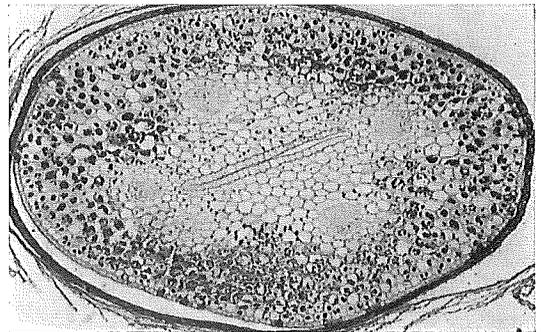
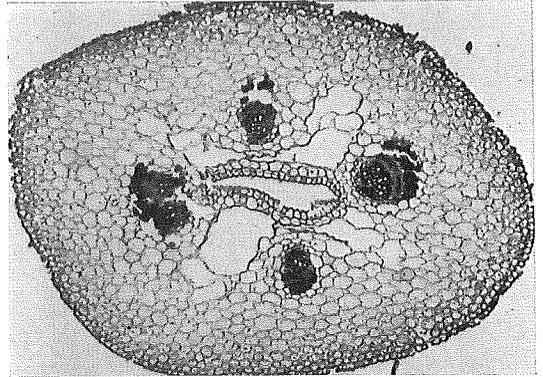
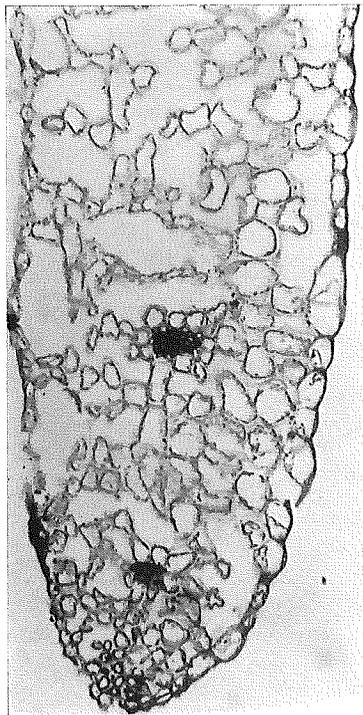
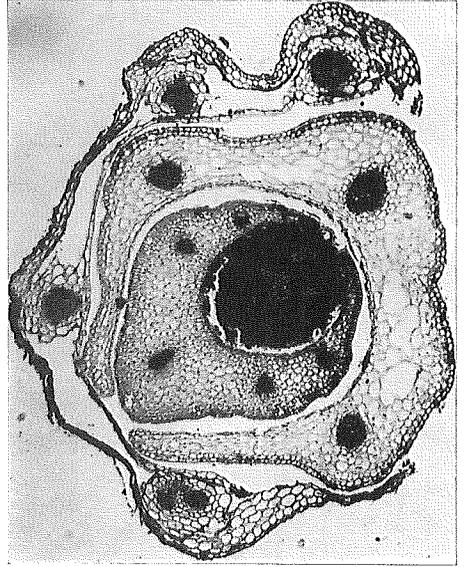
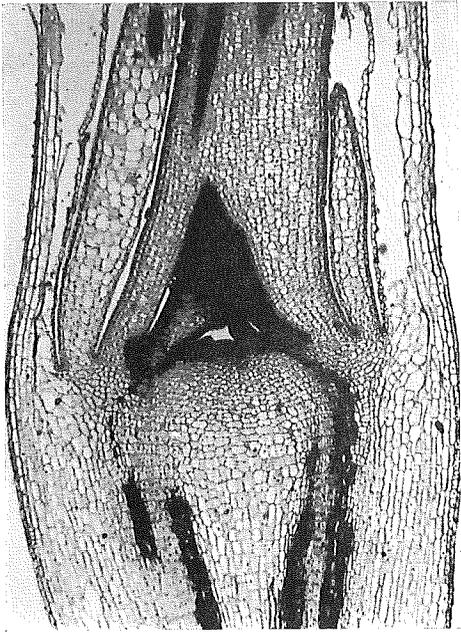
auf dieser Seite die Basis der Keimblattscheide breiter aufgerissen wird und alle 4 Leitbündel auf die gegenüberliegende Seite gedrängt werden (Abb. 19, Photo 4).

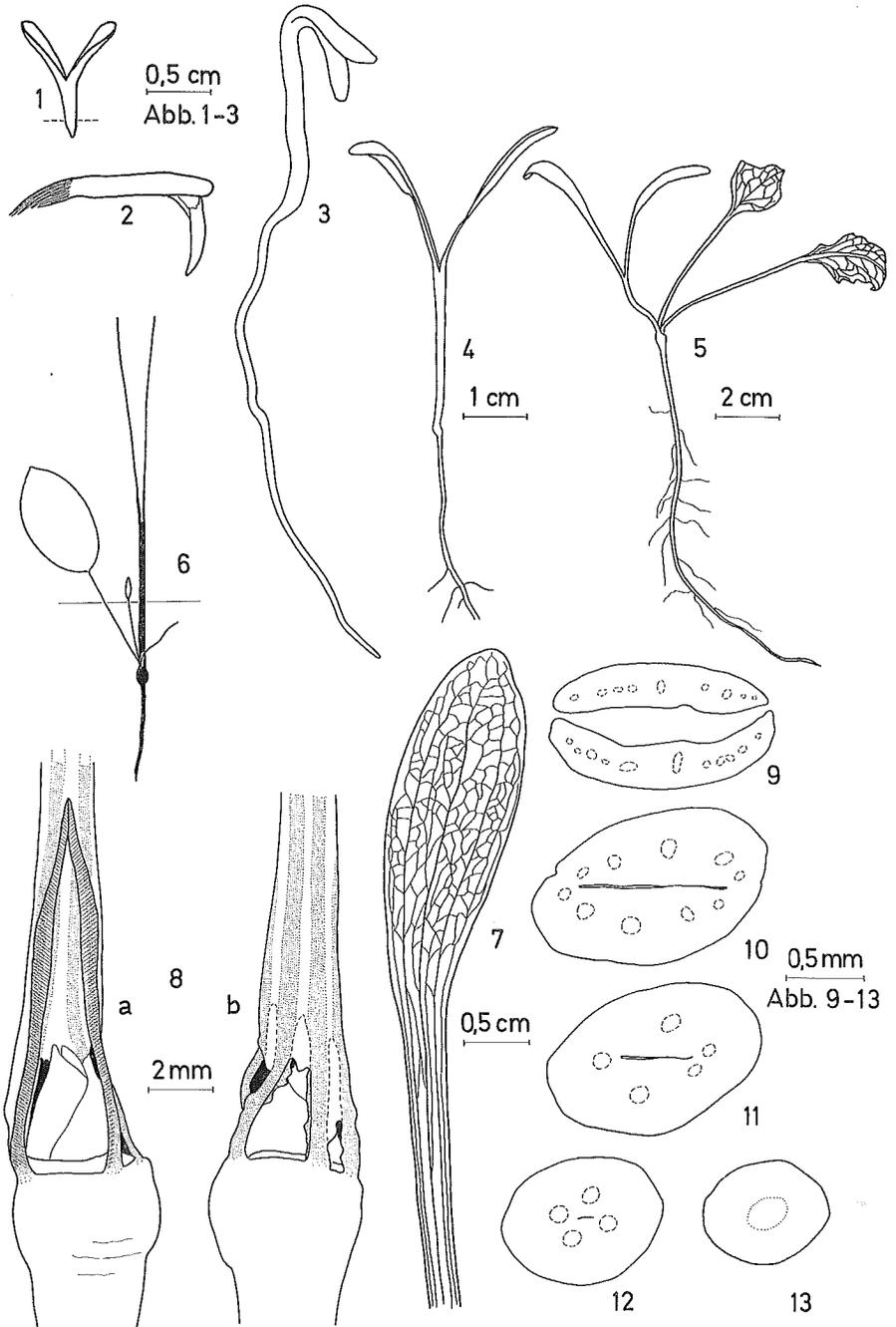
Aber auch die ganze Sprossknospe verbreitert sich. Das primäre Dickenwachstum des Vegetationskegels ist so stark, dass er sich zu einer «Scheitelebene» (vgl. TROLL 1948, S. 263) abflacht und niedrig bleibt (Photo 1). Alle seine Blattanlagen sitzen fast in derselben Höhe an. Deshalb ist die Bildung der Leitbündelstele des Stammes, der ja auch später gestaucht bleibt, schwer zu verfolgen. In den jüngsten Blättern ist ein Prokambium zu erkennen, das nach aussen bogig absteigt, mit anderen Worten: die Stele erweitert sich rasch gegen das Hypokotyl hinunter. In unseren Präparaten, in denen gerade die ersten Laubblätter die Keimblattscheide durchbrochen haben, nehmen am deutlichsten die 3 schon gut differenzierten Leitbündel des ersten Blattes und das Mittelbündel des zweiten Blattes hieran teil, während das undifferenzierte Leitgewebe der übrigen Spurstränge noch wenig hervortritt (Abb. 20, 21).

3. Hypokotyl (Abb. 21). Wo die Keimblattscheide aufhört, als selbständiges, wenn auch teilweise zerschlitzenes Rohr zu erscheinen und mit dem inneren Teil zu einem einheitlichen Gewebe wird, beginnt das Hypokotyl. In ihm fällt zunächst auf, dass ihre 4 Leitbündel sich noch nicht an die Stele anschliessen. Sie liegen jetzt wieder gut eingebettet in einem geschlossenen Gewebe. Die oben erwähnten Hohlräume zwischen ihnen lassen sich allerdings noch ein Stück weiter abwärts verfolgen. Man darf daher sagen, dass der obere Teil des Hypokotyls durch die Keimblattscheide berindet wird.

Wenig tiefer aber vollzieht sich der Übergang des Leitsystems in das der Wurzel. Im Absteigen beobachtet man, dass das Keimblattxylem allmählich einwärts biegt (Abb. 21, 22). In dieser Lage verlieren die Stelarbündel ihre Selbständigkeit, indem sich ihr Xylem einem nahegelegenen Keimblattxylem anschliesst oder sich, in 2 Stränge aufgeteilt, mit den beiden benachbarten Keimblattxylemen vereinigt. In ähnlicher Weise vereinigen sich seitlich auch die Phloemteile; nur ist der Verlauf am Xylem wegen seiner derberen Zellwände besser zu erkennen. So entstehen 4 Leitgewebsstränge, die allmählich aussen rinnig werden — im Querschnitt parabolisch — und aussen mit zwei Phloemrändern enden (Abb. 23). Die benachbarten Kanten dieser 4 Rinnen schliessen aussen aneinander. Damit ist der radiäre Leitbündeltyp der Wurzel gebildet, der Übergang vollzogen (Abb. 24).

- Photo 1 Längsschnitt eines Keimlings in Höhe der Plumula. Aussen die Keimblattscheide mit zerstörten Gewebeabschnitten, dann Laubblätter in verschiedenen Stadien, in der Mitte der flache Vegetationskegel, unten Hypokotyl mit Stele. 30 : 1.
- Photo 2 Randbezirk einer Keimblattspreite mit dem schwammigen Mesophyll und mit Spaltöffnungen in beiden Epidermen. 95 : 1.
- Photo 3 Querschnitt der Keimblattscheide mit Kanal, 4 Leitbündeln und 4 Zerstörungsfeldern. 50 : 1.
- Photo 4 Querschnitt eines Keimlings in Höhe der Plumula, mit aufgerissener Keimblattscheide. Vgl. Abb. 19. 30 : 1.
- Photo 5 Querschnitt durch die Keimblattscheide eines reifen Embryos. 50 : 1.





4. Wurzel. Das Innere der Wurzel enthält also ein tetrarches Leitgewebe. In unserem Stadium hat das sekundäre Dickenwachstum bereits eingesetzt. Ausserdem wird es jetzt möglich, eine Wurzelrinde und einen Zentralzylinder zu unterscheiden. In tieferen Regionen der Wurzel wird die Anordnung des Leitgewebes unübersichtlicher (Abb. 25): Auch in den 4 Rinnen erscheinen nun noch Xylem-Phloem-Stränge.

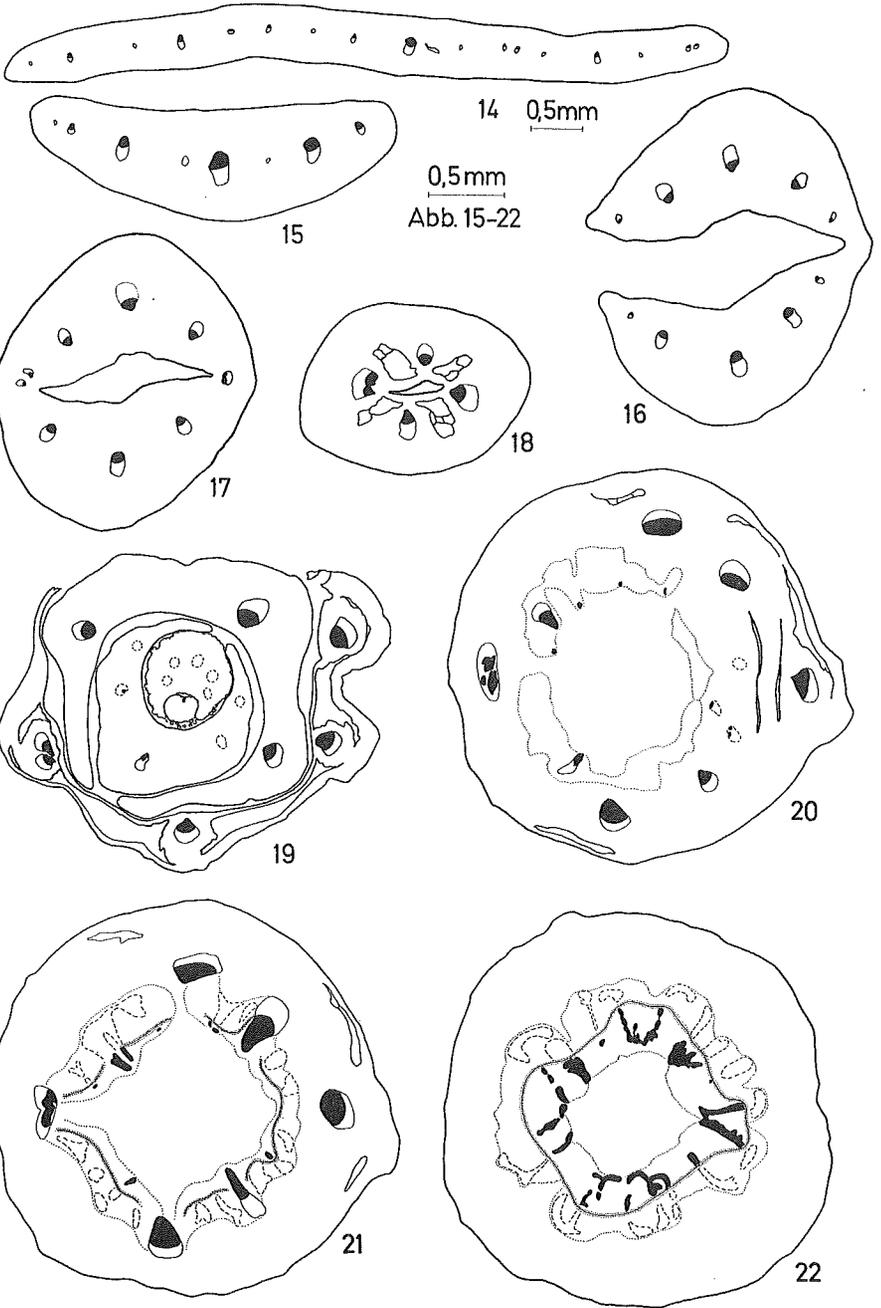
Wie gliedern sich nun die am Keimling beobachteten Abschnitte im Embryo einer ungekeimten Frucht (Abb. 1 und 9—13)? Ist die Keimblattscheide auch schon erkennbar oder wird sie erst bei der Keimung ausgebildet? Hierbei ist wieder das Augenmerk auf die plötzlich verschmälerte Stelle zu richten, die an der Keimpflanze so auffällig war. Sie befindet sich hier ganz am unteren Ende des Embryos, und der verschmälerte Teil ist nur 1,5 mm lang. Er besteht aus Wurzel und Hypokotyl. Die Keimblattspreiten liegen 5 mm lang frei nebeneinander; darunter sind sie verwachsen und bilden eine schon 3 mm lange Scheide, die unten die Plumula umfasst. Sie ist also schon deutlich vorgebildet. Im mikroskopischen Querschnitt ist auch hier schon der Kanal deutlich sichtbar. Er ist hier, auch in seinem obersten Teil, nicht weitleumig, sondern von Anfang an zusammengedrückt, weil die Keimblätter flach aufeinander liegen (Abb. 10—12, Photo 5).

Berardia hat also einen sinkotylen Keimling. Dieser Typ ist unter den Dikotylen in verschiedenen Familien hier und da angetroffen worden, besonders zahlreich unter den Ranunculaceen und Umbelliferen.

Die Herkunft der verwachsenen Keimblattscheide ist ja verständlich. Als gegen-

Erklärung der Abbildungen

- Abb. 1 Reifer Embryo, aus der Frucht herauspräpariert. Der Markierungsstrich bezeichnet das untere Ende der Keimblattscheide.
- Abb. 2 Keimende Frucht. Wurzel und Keimblattscheide treten heraus. Links die Reste des Pappus.
- Abb. 3, 4 Junge Keimlinge. Die Keimblattscheide reicht bis zu der Verschmälerungsstelle.
- Abb. 5 Älterer Keimling mit den seitlich hervorgebrochenen ersten Laubblättern.
- Abb. 6 Ein Keimling hat seine normale Bodentiefe erreicht. Die Anschwellung ist das Hypokotyl, der schwarz ausgefüllte Teil darüber die Keimblattscheide, das grosse Laubblatt ist das erste, das kleine das dritte, der Faden rechts der Stiel des zufällig abgestorbenen zweiten Laubblattes.
- Abb. 7 Keimblattspreite mit ihrer Nervatur.
- Abb. 8 Längs-Ansichten eines älteren Keimlings in Höhe der Plumula; a) von der Seite, wo die Laubblätter hervorbrechen: über dem verdickten Hypokotyl die offene Spalte der Keimblattscheide, darin die breite Narbe des künstlich entfernten ersten Laubblattes und die Anlagen der folgenden. Punktierte Streifen: die Leitbündel; schwarz: weitere Risse in der Wand der Keimblattscheide zwischen ihnen; b) dasselbe von der Rückseite. Die gestrichelten Linien umgrenzen die unzerstörten Reste der äusseren Epidermis, die gekreuzten sind Reste der inneren Epidermis.
- Abb. 9—13 Querschnitte durch den reifen Embryo, von der Keimblattspreite bis zur Keimwurzel. In der Mitte der Kanal. Gestrichelt: Umrise der Leitbündel, punktiert: Umriss des Zentralzylinders der Keimwurzel.



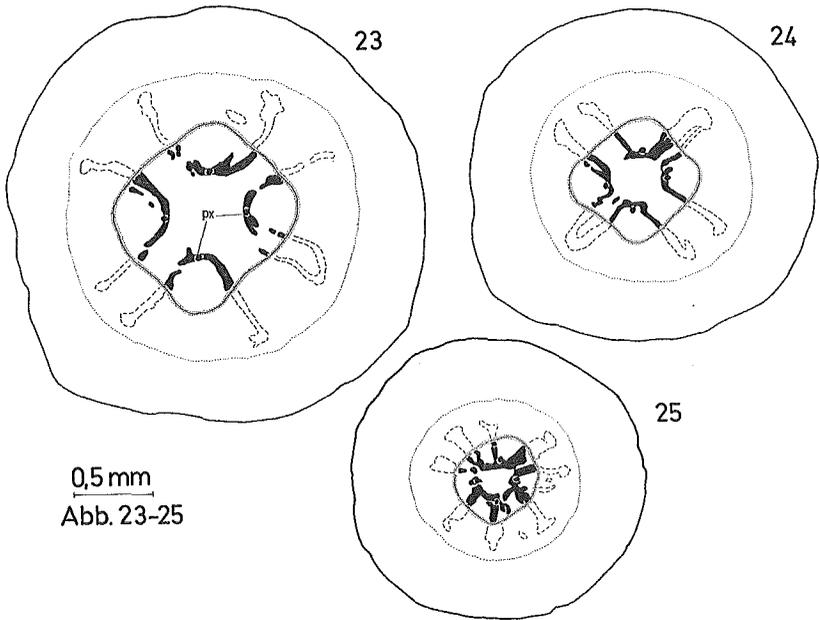


Abb. 14-25 Querschnitt-Serie des Keimlings.

- 14 Keimblattspreite.
- 15 Keimblattstiel.
- 16 Einseitiger Beginn der Verwachsung der Keimblattstiele.
- 17 Keimblattscheide; die Kantenbündel verschmelzen.
- 18 Die Seitenbündel sind miteinander und mit den Kantenbündeln verschmolzen, zwischen ihnen ist die Gewebeerstörung im Gange.
- 19 Querschnitt in Höhe der Plumula. Aussen die einseits aufgerissene Keimblattscheide mit 4 Leitbündeln und den zerstörten Gewebeabschnitten dazwischen, innerhalb davon das erste Laubblatt mit 3 Leitbündeln, dann das zweite mit seinem (voll umrandeten) Mittelbündel und (gestrichelten) Seitenbündeln, weiter innen das dritte und vierte.
- 20 Verschmelzung der Keimblattscheide mit der Achse (rechts noch nicht ganz vollzogen), die 4 Keimblattbündel noch zu äusserst. Etwas weiter innen rechts 2 noch selbständige Leitbündel, die dem Mittelbündel und dem linken Seitenbündel des ersten Laubblattes entsprechen. Die meisten anderen Bündel gehören bereits der (punktirt umgrenzten) Stele an.
- 21 Hypokotyl. Schwarz und ausgezogen: die noch nicht vollständig in die Stele eingliederten Blattspurstränge; gestrichelt: Phloem und kleinerzellige Gewebeteile, die nicht eindeutig als Phloem erkennbar sind; punktirt: Umriss der Stele, darin Kambiumstreifen.
- 22 Alle Leitbündel in einem Ring vereinigt.
- 23 Übergang zur Keimwurzel mit tetrarchem Leitsystem. px: Protoxylem.
- 24 Seitliche Verschmelzungen von Xylem und Phloem.
- 25 Etwas tieferer Abschnitt der Keimwurzel mit weniger regelmässiger Anordnung des Leitsystems.

ständige erste Blätter schliessen die Keimblätter mit ihrer Basis immer aneinander. Meist verbindet sie ein niedriger Saum, der die Höhe der Sprossknospe nicht erreicht. Oft wird die gemeinsame Scheide aber höher als die Sprossknospe. In den Zusammenstellungen von LUBBOCK (1892, 1896) und SYLVÉN (1906) wird sie immer wieder erwähnt und in allen Übergängen («forming a cup», «kort, långt, tydligt sammanväxt slidiga»). Für die Kompositen, die uns hier näher angehen, wird sie sogar als weithin vorherrschend bezeichnet (LUBBOCK, SYLVÉN, ROWLEE 1893, WINKLER 1886). Verlängerte oberirdische Scheiden von einigen Millimetern Höhe bilden einen Übergang zu dem Typus von mehreren Zentimetern Höhe, dem *Berardia* angehört. Er hat unter den epigäisch keimenden Pflanzen die Besonderheit ausgebildet, dass seine Keimblattscheide eine Aufgabe der zunächst ganz kurz bleibenden Keimwurzel übernimmt; nämlich in den Boden einzudringen (DARWIN und DARWIN 1881, VAN TIEGHEM 1891, ARZT 1933, HACCUS 1953). VAN TIEGHEM weist am Beispiel von *Bupleurum aureum* darauf hin, dass sie aus zwei geotropisch entgegengesetzt reagierenden Abschnitten besteht. Bei manchen Arten bildet sie sogar Wurzelhaare aus (*Delphinium nudicaule* nach DARWIN und DARWIN 1881, *Eranthis hiemalis* und *Podophyllum emodi* nach HACCUS 1953, *Megarrhiza californica* nach DARWIN und DARWIN [hypogäisch keimend], *Chaerophyllum bulbosum* nach IRMISCH 1853, HACCUS 1952, *Bupleurum aureum* nach VAN TIEGHEM 1891, *Smyrniium perfoliatum* nach HACCUS 1952).

Ein Erfolg dieser Vorgänge ist, dass die Sprossknospe früher und leichter in die Tiefe gelangt als etwa durch Zugwurzeln oder durch späteres Hinunterwachsen von Rhizomen oder Ausläufern. Nach HACCUS (1952) sind die Zugwurzeln bei den einkeimblättrigen Umbelliferen von minderer Bedeutung. Auch *Berardia* zeigte stellenweise die Querrunzeln, die man bei Zugwurzeln antrifft, aber ebenfalls nur geringfügig (Abb. 8). — Solch frühes Eindringen in den Boden ist vorteilhaft für Geophyten, d. h. Pflanzen, die unterirdisch überwintern. Die meisten dieser Arten sind tatsächlich Geophyten, z. B. alle von HACCUS untersuchten Umbelliferen mit ihren Hypokotylknollen. *Berardia* ist ein Pfahlwurzel-Geophyt mit alljährlich erneuerter Blattrosette. Jedoch gilt das nach ENGELMANN (1859) auch für *Quercus virens*, die als Keimling unter der Keimblattscheide auch eine versenkte Knolle bildet und dadurch tiefer in den Boden gelangt als andere Eichen.

Diesem ökologischen Vorteil steht der morphologische Nachteil gegenüber, dass die ersten Laubblätter der Sprossknospe unterirdisch in der langen Keimblattscheide eingeschlossen sind. Über dem Boden kann auch eine lange Scheide zerrissen werden und das erste Laubblatt sich sofort entfalten. Aus der Tiefe muss es sich langsam emporarbeiten — bei unseren Pflanzen in 2—3 Wochen —, und mindestens bis dahin müssen die Keimblätter arbeitsfähig bleiben. Wenn eine solche Scheide weit genug ist, kann das erste Blatt noch bis oben hindurch geschoben werden. Das geschieht bei *Prangos* und *Ferulago* (BERNHARDI 1832), *Smyrniium olus-atrum* (KLEBS 1885, HACCUS 1952), *Serratula radiata* (WINKLER 1886), *Polygonum sphaerostachyum* (HILDEBRAND 1892) und *bistorta* (WINKLER 1886). Bei der letztgenannten Art hat das erste Blatt im Zusammenhang damit sogar eine schmalere Gestalt.

Bei *Berardia* und anderen ist der Kanal in der Keimblattscheide aber viel zu eng, oder sogar ganz oder teilweise zusammengewachsen bei *Bupleurum aureum* (VAN

TIEGHEM 1891) und *Eranthis hiemalis* (STERCKX 1900, ARZT 1933, HACCIIUS 1953). Hier bleiben den Laubblättern nur zwei Wege zur Freiheit: entweder durchbrechen sie die Basis der Keimblattscheide, oder sie ruhen bis zum nächsten Jahr und überlassen die ganze Assimilationsarbeit des ersten Jahres den Keimblättern.

Beides ist beobachtet worden, der Scheidendurchbruch z. B. bei *Adonis pyrenaicus* (WINKLER 1894), *Anemone narcissiflora*, *alpina*, *hortensis* und *coronaria* (IRMISCH 1856, JANCZEWSKI 1892, WINKLER 1886, STERCKX 1900, CSÁPODY 1963), *Clematis recta* (WINKLER 1886), *Delphinium nudicaule* (NAUDIN 1872, DUCHARTRE 1872, HOLM 1891, LUBBOCK 1892), *Paeonia delavayi* (WEISSE 1930), *Trollius ledebourii* (LUBBOCK, WEISSE), *Podophyllum emodi* (DICKSON 1882, LUBBOCK 1892, LEWIS 1904, ARZT 1933, HACCIIUS 1953), *Ammi glaucifolium*, *Ferula asa-foetida* und *communis* (LUBBOCK 1892), *Smyrniun rotundifolium* (BERNHARDI 1832), *Dodecatheon meadia* (BERNHARDI 1832, IRMISCH 1856, MITTEN 1871), *Megarrhiza californica* (GRAY 1877, DARWIN u. DARWIN 1881) und jetzt auch bei *Berardia subacaulis*². Bei den zuvor genannten Arten, deren erstes Laubblatt durch die Keimblattscheide aufwärts wächst, müssen die folgenden ebenfalls seitlich hindurchbrechen.

Die zweite Möglichkeit, die Sprossknospe erst im zweiten Jahr austreiben zu lassen, wenn die Keimblätter abgestorben sind, verwirklichen folgende Arten: *Aconitum anthora* (IRMISCH 1873, WINKLER 1874, CSÁPODY 1963), *Anemone blanda* (HILDEBRAND 1892, 1899), *Eranthis hiemalis* (IRMISCH 1856, WINKLER 1884, ARZT 1933, TROLL 1937, CSÁPODY 1963), *Hydrastis canadensis* (HOLM 1899), *Leontice altaica* und *vesicaria* (BERNHARDI 1832), *Podophyllum peltatum* (HOLM 1899), *Dentaria*-Arten (aber nicht *D. bulbifera*, BERNHARDI 1832, IRMISCH 1856, WINKLER 1876), *Bupleurum aureum* (VAN TIEGHEM 1891).

Die Verzögerung des Laubaustriebes um ein Jahr setzt voraus, dass die Keimblätter langlebig sind. Dass sie diese Fähigkeit besitzen, zeigt sich schon bei Arten mit erstjährigem Laubtrieb. Mit Erstaunen bemerkten wir, dass unsere *Berardia*-Keimblätter 4 Monate frisch blieben, obgleich die 3 ersten Laubblätter schon neben ihnen ausgebildet waren.

Damit eröffnet sich auch die Möglichkeit, dass dieselbe Art beide Entwicklungsweisen durchführen kann. WINKLER (1876) hat beobachtet, dass *Chaerophyllum bulbosum* auf trockenem Boden erst im zweiten Jahr die Laubblätter hervorbringt, an Flussufern und im Gebüsch dagegen schon im ersten Jahr. Beide Keimweisen finden sich auch bei *Podophyllum emodi* nach DICKSON (1882) und bei *Ranunculus parnassifolius* nach WINKLER (1894). *Smyrniun perfoliatum* zeigt auf der Abbildung bei LUBBOCK (1892) Bd. 1 S. 39, Bd. 2 S. 29, (1896) S. 183, das erste Blatt seitlich durchbrechend, nach WINKLER (1886) erscheint es erst im zweiten Jahr.

² Dieser Artname wurde unserer Pflanze von VILLAR(S) beigelegt, und zwar in einer wenig verbreiteten Veröffentlichung: Prospectus de l'Histoire des Plantes de Dauphiné (Grenoble 1779) 28. Bekanntter ist die ausführliche Beschreibung in VILLARS, Histoire des Plantes de Dauphiné 3 (Grenoble 1789) 27. Dieselbe Pflanze war jedoch von LAMARCK in seiner Flore Française 2 (Paris 1779) 70 *Arctium lanuginosum* benannt worden. Dieser Artname wurde in FIORI, Flora Analitica d'Italia 3 (1904) 316 in *Berardia* übergeführt und dem anderen vorgezogen. Da aber beide gleich alt sind, ist es angemessen, denjenigen zu benutzen, den sie damals schon in der heute als gültig anerkannten Gattung führte. Vgl. M. BREISTROFFER in Procès verbaux mensuels de la Société dauphinoise d'Ethnologie et d'Archéologie 24 (1948), 25 février (ohne Seitenzahlen).

Berardia gehört also zu dem Typ mit versenkter Sprossknospe, der schon im ersten Jahr Laubblätter über den Boden bringt. Bei ihr ist die Keimblattscheide gut gegen die Wurzel abgegrenzt, indem sie keine Wurzelhaare trägt und der ganzen Länge nach von einem Kanal durchzogen wird. So wie wir sie schon im Embryo deutlich ausgebildet fanden, scheint sie auch sonst gesetzmässig angelegt zu werden. Bei *Podophyllum emodi* erkannte sie LEWIS (1904) im jungen Embryo. ARZT (1933) sah bei derselben Art und bei *Eranthis hiemalis* ihre Entstehung aus einer rings verlaufenden Wachstumszone am herzförmigen Stadium des Embryos. HACCIIUS (1953) verfolgte ihre Entwicklung ganz genau, da sie auch bei den einkeimblättrigen Umbelliferen vorhanden ist, und ermittelte sie auch in den reifen Embryonen mehrerer Umbelliferen-Gattungen.

Ihr innerer Bau scheint ebenfalls allgemein ähnlich zu sein. IRMISCH (1855) erwähnt 4 Leitbündel bei *Chaerophyllum bulbosum*, VAN TIEGHEM (1891) bei *Bupleurum aureum* (4 Leitbündel an der Basis der Keimblattscheide), wie wir sie auch bei *Berardia* antrafen. Bei *Aconitum anthora* (IRMISCH 1873), *Podophyllum emodi* (LEWIS 1904), *Eranthis hiemalis* (STERCKX 1900, HACCIIUS 1953) sind nur 2 vorhanden, die dicht unter der Plumula aus der Wurzel nach aussen biegen. In den grossen anatomischen Übersichten von GRAVIS (1943) und von STERCKX (1900) sind Verlauf und Anzahl der Leitbündel ausführlich dargestellt. Bei den meisten Arten scheint die Zahl 2 vorzukommen, 4 etwas weniger häufig. — Die merkwürdigste Übereinstimmung mit *Berardia* ist vielleicht die von IRMISCH (1873) erwähnte Tatsache, dass in der Keimblattscheide von *Aconitum anthora* an zwei Stellen zwischen den 2 Leitbündeln das Gewebe zerfällt, wie wir es vierfach angetroffen haben. Dasselbe geschieht nach IRMISCH (1855) an zwei Stellen im Stiel des einzigen Keimblattes von *Ranunculus ficaria*.

Zum Vergleich mit solchen Arten des gleichen Typs, aber von ganz anderer systematischer Stellung, war es vielleicht nicht unnützlich, die Keimung der schwer zugänglichen *Berardia* einmal genauer zu untersuchen.

Zusammenfassung

Der Bau der Keimpflanze von *Berardia* (Compositae) wird morphologisch und anatomisch beschrieben. Sie ist syncotyly. Die ersten Laubblätter müssen durch die Basis der mehrere cm langen Keimblattscheide durchbrechen und treten neben den langlebigen Keimblättern über die Bodenoberfläche hervor. Lückenbildungen im Gewebe zwischen den Keimblattleitbündeln begünstigen das Auseinanderweichen der Scheide unmittelbar über dem sich verdickenden Hypokotyl.

Dieser Keimungstyp — vor allem von einigen Ranunculaceen und Umbelliferen beschrieben — war bis anhin bei den Kompositen nicht bekannt.

Summary

The morphological and anatomical structure of the seedling of *Berardia* (Compositae) is described. It proves to be syncotylyous. The first leaves must break through the base of the cotyledonary sheath which is several cm long. They emerge from the

soil surface aside of the long-living cotyledons. The cotyledonary sheath then splits up, while the hypocotyl thickens. This splitting is favoured by obliteration of certain parts of tissue between its vascular bundles.

This type of germination — known chiefly in some Ranunculaceae and Umbelliferae — was unknown as yet among Compositae.

Literatur

- ARZT, TH. (1933): Über die Embryobildung von Pseudomonokotylen (*Podophyllum Emodi* und *Eranthis hiemalis*). Beih. Bot. Cbl. 50, I. Abt.: 671—696.
- BERNHARDI, J. J. (1832): Über die merkwürdigsten Verschiedenheiten des entwickelten Pflanzenembryo und ihrem Werth für die Systematik. *Linnaea* 7: 561—613.
- CSÁPODY, VERA (1963): Keimlingsbestimmungsbuch der Dicotyledonen. *Fragm. Bot. Mus. Hist.-Nat. Hungar., Budapest*, 3: 109—126.
- DARWIN, CH. und DARWIN, F. (1881): Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (übersetzt von J. V. CARUS). Stuttgart.
- DICKSON, A. (1882): On the germination of *Podophyllum Emodi*. *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 16: 129—130.
- DUCHARTRE, P. (1872): Quelques mots sur la germination du *Delphinium nudicaule*. *Bull. Soc. Bot. France* 19: 183—184.
- ENGELMANN, G. (1859): The acorns and their germination. *Trans. Acad. Sc. St. Louis* 4: 190—192.
- GRAVIS, A. (1943): Observations anatomiques sur les embryons et les plantules. *Lejeunia, Mém.* 3.
- GRAY, A. (1877): The germination of the genus *Megarrhiza* TORR. *Am. J. Sc. Arts*, 3rd. ser., 14: 21—24 (non vidimus).
- (1879): Botanical Textbook for Colleges, Schools, and private Students. 6 ed. I. Structural Botany. New York. S. 22 (non vidimus).
- HACCIUS, BARBARA (1952): Verbreitung und Ausbildung der Einkeimblättrigkeit bei den Umbelliferen. *Österr. Bot. Z.* 99: 483—505.
- 1953: Histogenetische Untersuchungen an Wurzelhaube und Kotyledonarscheide geophiler Keimpflanzen (*Podophyllum* und *Eranthis*). *Planta* 41: 439—458.
- HILDEBRAND, F. (1892): Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen. *Bot. Zeitg.* 50: 1—11, 17—24, 33—42.
- (1899): Die Keimung der Samen von *Anemone apennina*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 17: 161—166.
- HOLM, TH. (1891): Contributions to the knowledge of the germination of some North American plants. *Mem. Torrey Bot. Club* 2: 57—108.
- (1899): *Podophyllum peltatum* L. A morphological study. *Bot. Gaz.* 27: 419—433.
- IRMISCH, TH. (1855a): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. I. *Ranunculus Ficaria* L. *Abh. Natf. Ges. Halle* 2, Abhandlungen: 31—46.
- (1855b): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen II. *Carum bulbocastanum* und *Chaerophyllum bulbosum* nach ihrer Keimung. *Abh. Natf. Ges. Halle* 2, Abhandlungen: 47—56.
- (1856): Über einige Ranunculaceen. I. *Bot. Zeitg.* 14: 1—11, 17—29.
- (1873): Einige Bemerkungen über *Aconitum anthora*. *Abh. Natw. Verein Bremen* 3: 365—372.
- JANCZEWSKI, I. DE (1892): Sur le genre *Anemone* L. *Rev. Gén. Bot.* 4: 241—258, 289—304.
- KLEBS, G. (1885): Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. *Unters. Bot. Inst. Tübingen* I, 4. Heft: 536—635.
- LEWIS, CH. E. (1904): Studies on some anomalous dicotyledonous plants. *Bot. Gaz.* 37: 127—138.
- LUBBOCK, J. (1892): A contribution to our knowledge of seedlings, I and II. London.
- (1896): A contribution to our knowledge of seedlings. London.
- MITTEN (1871): (*Dodecatheon meadia*). *The Gardener's Chronicle* 31,1: 836 (non vidimus).
- NAUDIN, CH. (1872): Sur la germination du *Delphinium nudicaule*. *J. Soc. Centrale Hortic. France*: 153. Referat in *Bull. Soc. Bot. France* 19: *Rev. Bibl.* p. 4.
- ROWLEE, W. W. (1893): Studies upon akenes and seedlings of plants of the order Compositae. *Bull. Torrey Bot. Club* 20: 1—17.

- STERCKX, R. (1900): Recherches sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacées. Mém. Soc. Roy. Sc., 3e sér. 2, 2.
- SYLVÉN, N. (1906): Om de dikotyledonernas första förstärkningsstadium eller utveckling från frö till blomning. Kgl. Sv. Vetensk. Akad. Handl., n. F. 40, 2.
- TIEGHEM, P. VAN (1891): Sur la germination du Bupleurum aureum. Bull. Soc. Bot. France 38: 402—404.
- TROLL, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I, 1. Berlin.
- (1948): Allgemeine Botanik. Stuttgart.
- VILLAR(s), D. (1779): Prospectus de l'Histoire des plantes de Dauphiné. Grenoble.
- (1789): Histoire des Plantes de Dauphiné. III. Grenoble.
- WEISSE, A. (1930): Blattstellungsstudien an Sämlingen abnorm keimender Dikotylen. Beitr. Biol. Pfl. 18: 17—80.
- WINKLER, A. (1874): Über die Keimblätter der deutschen Dicotylen. Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 16, Verhandlungen: 6—21.
- (1877): Nachträge und Berichtigungen zur Übersicht über die Keimblätter der deutschen Dicotylen (Nachtrag Nr. 2). Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 18, Abhandlungen: 105—108.
- (1884): Die Keimblätter der deutschen Dicotylen. Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 26: 30—41.
- (1886): Über einige Pflanzen der deutschen Flora, deren Keimblatt-Stiele scheidig verwachsen sind. Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 27: 116—118.
- (1894): Die Keimpflanze des Ranunculus parnassifolius L. Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 35: 158.

Anmerkung

Während des Drucks dieser Arbeit erschien eine Studie von MARY L. ALESSIO (1967): Observations of seedling development in *Polygonum bistortoides* (Amer. J. Bot. 54: 1272—1274), in der für *Polygonum bistortoides* ebenfalls eine Keimblattscheide nachgewiesen wird, durch die sich das erste Laubblatt nach oben schiebt, während die folgenden den Grund der Scheide seitlich durchbrechen.