

Über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiospermen-Blüten.

Von Gottfried Staedtler.

Mit Tafel II u. III.

Purkinje hat 1830 als erster sich eingehender mit dem anatomischen Aufbau der Antherenwandung befaßt (Literaturverzeichnis Nr. 1). Von ihm stammt der Name Endothecium, der sich seitdem in der Literatur eingebürgert hat, für die hypodermale Faserzellschicht, die in der Regel die Dehiscenz der reifen Mikrosporangien bewirkt, als Gegensatz zum Exothecium, der Epidermis, die im Normalfall als gewöhnliche Zellage, nicht mit den charakteristischen Membranverdickungsleisten versehen, die Anthere nach außen abschließt.

Seitdem haben sich viele Autoren — es seien etwa H. v. Mohl^{2, 3)}, A. Chatin⁴⁾, H. Schinz⁵⁾, J. Schrodtt⁶⁾, C. Steinbrinck^{7, 8)}, S. Schwendener⁹⁾, J. F. Colling¹⁰⁾, E. Hannig¹¹⁾, J. M. Schneider¹²⁾, M. Schips¹³⁾ unter anderen hervorgehoben — mit dem Problem des Antherenbaues beschäftigt, wobei die physiologische Fragestellung, ob Membranschrumpfung der Verdickungsleisten oder aber ein Kohäsionsmechanismus wie beim Farnsporangium die reife Anthere zum Aufreißen bringe, — ein Streit, der übrigens heute noch nicht entschieden ist — weitaus das Interesse für anatomisch-morphologische Einzelheiten im feineren Aufbau der Antherenwand überwog.

Dabei ist nicht einmal das Prinzip, das Goebel des öfteren für den Wandbau der Antheren als charakteristisch aufgestellt und betont hat^{14, 15)}, daß nämlich der Öffnungsapparat der Mikrosporangien bei Pteridophyten und Gymnospermen mit Ausnahme von Ginkgo als Exothecium ausgebildet ist, daß dagegen bei den Angiospermen die Faserschicht im Endothecium liegt, in der einschlägigen Literatur richtig zur Geltung gekommen.

Daß es bei dieser Allgemeinheit eines Prinzips nicht Ausnahmen geben sollte, wollte Goebel gar nicht in Abrede stellen. Solche hat

sein Schüler Artopoulos¹⁶⁾ innerhalb des Familienkreises der Ericaceae eingehend beschrieben. Neuerdings¹⁷⁾ hat Goebel weiter beobachtet, daß bei den Urticiflorae der Antherenwandbau vom normalen angiospermen Typ abweicht.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit verdanke ich Herrn Geheimrat v. Goebel, der mich jederzeit mit Rat und Tat bei meinen Untersuchungen aufs beste unterstützte, wofür meinen herzlichsten Dank auszusprechen mir hier gestattet sei.

Innerhalb des Kreises der Urticiflorae und anderer Familien, die Engler in seinen natürlichen Pflanzenfamilien an den Anfang der Entwicklungsreihe der Angiospermen gestellt hat, tritt des öfteren die abweichende Erscheinung auf, daß der Öffnungsapparat der reifen Anthere, die Faserschicht, zu äußerst liegt, daß also das Exothecium die „aktiven“ Zellen enthält.

Diese Ausbildungsweise wäre zweifellos eine Reminiszenz an die Verhältnisse bei den Gymnospermen und sicher nicht belanglos für die Frage, ob jene betreffenden Familien als primitive sich „natürlich“ an die Gymnospermen angliedernde zu erklären sind.

Meine Untersuchungen gehen nun dahin, an verschiedenen Entwicklungsstadien der Antheren zu zeigen, daß das Exothecium in der reifen Anthere jener Angiospermengattungen normal als Endothecium in der Jugend angelegt wird, daß aber dann Reduktionserscheinungen in der Epidermis auftreten, die die Faserschicht scheinbar zur äußersten Zellage, zum Exothecium, gestalten.

Das Vorkommen des Exotheciums bei diesen Gattungen ist dann natürlich kein primitives Merkmal, sondern ein sekundär abgeleitetes vom normalem Typ, durch Rückbildung entstanden. Übergangsstufen in der Reduktionsreihe werden für diese Anschauung von ausschlaggebender Bedeutung sein.

Urticiflorae.

Beginnen möchte ich mit den Moraceae; denn diese allein haben einen Vertreter, bei dem der Antherenbau ein normaler ist. Das ist die Gattung Ficus.

Die Wand der reifen aufgesprungenen Anthere von Ficus acumi-
folia besteht aus dem Endothecium, dessen Verdickungsleisten ziemlich stark entwickelt sind. Darüber zieht sich eine kleinzellige, dünnhäutige Epidermis als geschlossene Zellage von der einen Antherenhälfte zur

anderen. Die Schicht der Tapetenzellen ist aufgelöst; diese haben ihren Inhalt als Nährstoffe an das sporogene Gewebe abgegeben.

Es muß unbedingt auffallen, daß es gerade die Gattung *Ficus* ist, die allein einen ganz normalen Wandbau der Mikrosporangien zeigt, wenn man bedenkt, daß die Antheren ständig im Innern des krugförmig geschlossenen Infloreszenzbodens stehen. Um so mehr sollte man hier vielleicht eine Reduktion des Antherenwandbaues erwarten, als die nächste Verwandte, die Gattung *Dorstenia*, deren Infloreszenzboden noch mehr oder minder eben ausgebreitet ist, ganz charakteristisch solch eine Rückbildung aufweist.

Fig. 1 stellt den Querschnitt einer Anthere von *Dorstenia elata*, die reif zum Aufspringen ist, dar. Über dem stark entwickelten Endothecium (*en*) vermissen wir die Epidermis, nur über dem Septum, das die beiden Pollensäcke einer Antherenhälfte trennt, zeigen sich vier kleine, ganz unbedeutende Epidermiszellen (*ep*), die in der Mitte bei der Dehiscenz auseinandergerissen werden. Aber auch bei jüngeren Stadien sind die Verhältnisse die nämlichen. Die Wand besteht nur aus den Zellen des Endotheciums, die natürlich die Verdickungsleisten noch nicht besitzen — diese werden ja immer erst ziemlich kurz vor dem Aufspringen der Antheren ausgebildet. Auch hier schon setzt sich die Epidermis über jeder Theka nur aus jenen vier Zellen (*ep*) zusammen; es wird überhaupt keine richtig geschlossene Epidermis angelegt. Bekanntlich sind bei *Dorstenia*, wie bei den meisten Urticiflorae, die jungen Antheren eingekrümmt, d. h. das Antheren-Filament ist umgebogen, die Anthere selbst steckt hier in der Knospenlage im Blütenboden. Infolgedessen steht auf diesen Schnitten das Filament (*fil*) dem Konnektiv gegenüber.

Ganz ähnlich gestaltet ist der Antherenwandbau bei *Broussonetia papyrifera*. Die Faserschicht (*en*) liegt auch hier scheinbar als Exothecium zu äußerst (Fig. 2), wohl aber besteht die Restepidermis (*ep*) über den Scheidewänden aus mehr Zellen als bei *Dorstenia*. Auffallend ist, daß die Endotheciumzellen, die längs der Dehiscenzlinie unter der Restepidermis liegen, keine Verdickungsleisten ausbilden. Vielleicht wird dadurch eine besondere Elastizität erreicht, wenn die Antheren „explodieren“. Sonderbarerweise besitzt ja *Broussonetia* noch eine regelrechte Faserschicht, obwohl die Antheren „explodieren“, worauf Goebel nachdrücklich in seinen Entfaltungsbewegungen¹⁷⁾ hingewiesen hat. Auch junge Stadien entsprechen ganz denen von *Dorstenia*, nur liegt zwischen den Endotheciumzellen und der Tapetenschicht noch eine Zwischenlage von Zellen, die aber ohne jede Bedeutung ist und meist gleichzeitig

mit den Tapetenzellen resorbiert wird. Die ursprünglich hypodermale Zellage hatte eben, wie das bei der Pollensackentwicklung oft der Fall zu sein scheint, durch Teilung nach innen die Tapetenlage, nach außen die spätere Endotheciumschicht abgegliedert, so daß die Wand aus drei Schichten zusammengesetzt ist.

Die Cannabinaceae *Humulus* und *Cannabis* liefern nun wichtige Übergangsstadien für das Zustandekommen eines scheinbaren Exotheciums. Querschnittsbilder durch ganz junge Antheren von *Humulus Lupulus* weisen eine kleinzellige Epidermis auf, die sich normal geschlossen über die Zellage erstreckt, die sich später zur Faserschicht umbilden wird. Während nun diese Zellen tangential zuwachsen, der Valvelumfang größer, die Anthere dicker wird, können die Epidermiszellen damit nicht „gleichen Schritt halten“, die Epidermiszellen werden daher auseinandergezogen und -gezerrt, noch bevor die Endotheciumzellen ihre Verdickungsleisten bekommen. Ein Schnitt durch eine reife aufgesprungene Theka (Fig. 3) zeigt das sonderbare Bild, daß über der Faserschicht sich einzelne, isolierte Epidermiszellen erheben. Zweifellos bildet dieses Auseinandergleiten der Epidermiszellen einen wichtigen Übergang zu jener Erscheinung, die wir später kennen lernen, wo die Epidermiszellen ganz oder fast ganz zugrunde gehen, wo also die Epidermis, die in den Jugendstadien vorhanden ist, ganz reduziert wird, so daß die Faserschicht zum scheinbaren Exothecium wird.

Cannabis verhält sich genau so wie sein Verwandter *Humulus*.

Bei der Gattung *Ulmus* in all ihren verschiedenen Arten finden sich dieselben Erscheinungen wie bei jenen Cannabinaceae.

Ein ganz anderes Bild liefert *Trema micrantha*, die in den natürlichen Pflanzenfamilien den *Ulmaceae* eingereiht ist. Die jungen Antheren sind eingekrümmt wie die der *Urticaceae* und „explodieren“ wie jene. Über der Endotheciumlage junger Antheren, die auffallend kleinzellig ist, liegt eine Epidermis aus noch unbedeutenderen Zellen, die schon auf jungen Stadien ganz schwache radiäre Verdickungsleisten bekommen. In reifen Stadien (Fig. 4) ist die Tapete wie gewöhnlich verschwunden, aber auch jene Lage von Zellen, die zur Endothecium-Faserschicht sich hätte normal weiter entwickeln sollen. Dafür zeigt die Epidermis, die einzig und allein bestehen bleibt, jene Verdickungsleisten, die aber so schwach und unbedeutend bleiben — sie verlaufen ja nur auf den radialen Längswänden der kleinen Zellen, greifen aber nicht auf die der Antherenhöhlung zugekehrte Seite über — daß sie für den Öffnungsmechanismus sicher nicht in Betracht kommen. Die ganze Antherenwand ist auf eine einzige schwache Epidermislage reduziert,

die Zellen können nicht mehr als aktive Faserzellen die Antheren zum Aufspringen bringen, dafür erfolgt jenes „Explodieren“, dessen physiologische Grundlage Goebel¹⁷⁾ behandelt hat.

Alle Urticaceae, von denen ich männliche Blüten bekommen konnte, besitzen nun jene Eigentümlichkeit, daß der Wandbau der Antheren ganz reduziert erscheint und daß die Staubbeutel explodieren. Dabei weist noch einzig und allein die Gattung *Parietaria* überhaupt noch eine schwache Restfaserschicht auf, nämlich eine Epidermis mit radialen, ganz schwachen Verdickungspfeilern, ganz genau wie jene *Trema*.

Bei allen anderen Urticaceae unterbleibt die Ausbildung der Membranverdickungen überhaupt. Dabei treten alle möglichen Variationen auf; bald bestehen die Epidermis und Endotheciumlage faserlos nebeneinander fort, wie bei den Antheren von *Pellionia Daveauana*. Die ganze Anthere wird zu einem zarten, dünnwandigen, zierlichen Körper.

Ähnlich verhält sich *Elatostemma sinuatum*, *Fleurya*, *Pilea*, *Laportea*. Bald wird noch wie bei *Urtica pilulifera* die schwache Epidermis, die in jungen Stadien die Endotheciumlage überzieht, auch noch, wenigstens über den Thekenseitenwölbungen zusammengedrückt und zerstört, während sie über den Septen der Theken weiter bestehen bleibt (Fig. 5), so daß hier der letzte Grad der Reduktion erreicht wird, den wir uns vom Wandbau einer Anthere denken können.

Die Valvel besteht, wenn die Anthere explodiert, nur noch aus einer einzigen Zellage ohne jede Membranverdickungsleisten.

Schließlich sei noch *Procris* besonders hervorgehoben, weil das Konnektiv der Antheren auffallend große Zellen mit Schleiminhalt besitzt. Selten und ausnahmsweise habe ich solche Zellen auch in der Epidermis der Valvel aufgefunden, daß sie aber irgendeine Funktion für den Öffnungsmechanismus hätten, konnte ich nicht finden. Urticaceae-Antheren ohne solche Zellen öffnen sich, explodieren genau so prompt wie jene von *Procris*.

Wenn ich hier die anatomischen Verhältnisse des Wandbaues der Urticiflorae-Antheren kurz zusammenfasse, so wurde ersichtlich, daß, wenn wir von *Ficus* als normalem Vertreter ausgehen, bei den übrigen Moraceae, bei den Cannabinaceae und Ulmaceae deutliche Reduktionserscheinungen auftreten, die zu einem scheinbaren Exothecium führen, bei den Urticaceae selbst erreichen diese Reduktionserscheinungen ihren Höhepunkt.

Die interessante Frage nun, ob bei diesen Urticaceae jene Reduktion im Antherenwandbau so weit fortgeschritten ist im Lauf der genetischen Entwicklung, daß diese Antheren überhaupt nicht mehr

ihren Pollen für die Bestäubung abgeben könnten, wenn nicht dafür jenes „Explodieren“ der faserfreien Antheren sich als Ersatz sekundär eingestellt hätte, oder aber ob die Degeneration im Wandbau deshalb eingetreten ist, weil jenes „Explodieren“ aus der eingekrümmten Knospenlage heraus von Anfang an stattgefunden hat — es könnte etwa der Umstand, daß die jungen Antheren in der eingekrümmten Knospenlage einander tatsächlich festdrücken und eng zusammengepreßt sind, der Ausbildung einer normalen, mehrschichtigen Antherenwand mit Faserschicht hinderlich sein — diese Frage ist schon deshalb nicht leicht zu beantworten, weil jene *Broussonetia* Antheren besitzt, die eine richtige Faserschicht ausbilden und trotzdem außerdem noch explodieren. Sicherlich ließen sich bei anderen Gattungen aus dem Familienkreis der *Urticiflorae* noch wichtige Übergangsstufen finden, die vielleicht die Lösung dieser Frage dann eher ermöglichen. Aber leider sind von den *Urticiflorae* des hiesigen Botanischen Gartens viele nur als weibliche Pflanzen vorhanden, die natürlich für unser Thema kein Material liefern.

Hinweisen möchte ich aber noch auf den Umstand, daß bei *Urticaceae*-Antheren das eigentliche erste Aufreißen der *Loculi* schon in der Knospenlage erfolgt. Isoliert man ganz vorsichtig unter dem Präpariermikroskop solche noch eingekrümmte Staubbeutel, so sieht man die Theken schon längs einer ganz schmalen Reißlinie geöffnet, vorausgesetzt, daß eben die betreffenden Antheren reif zum „Explodieren“ sind. Jedenfalls genügen schon ganz geringe Veränderungen der Außenbedingungen, die auf den Turgordruck der lebenden, dünnwandigen, faserlosen Wandzellen einwirken, um die Valveln vom Septum um ein Geringes loszutrennen. Aber die Antherenvalveln könnten sich nicht richtig zurückschlagen, es fehlt ja die Ausbildung der „aktiven“ Zellen. Es setzt nun aber jener Explosionsmechanismus ein und bewirkt, daß die schon etwas geöffnete Anthere nach außen mit großer Vehemenz umgeschneilt wird, wobei der Pollen aus den Antherenfächern heraus in die Luft geschleudert wird und so zur Bestäubung dienen kann.

Andere „primitive“ Angiospermenfamilien.

Einleitend erwähnte ich, daß gerade Vertreter der choripetalen monochlamydeen Familien, die am Anfang des Systemes der Angiospermen nach Engler stehen, im Bau ihrer Mikrosporangien ein Exothecium besitzen wie die Gymnospermen.

Gerade *Casuarina*, die so gern als „primitiv“ betrachtet wird, zeigt diese Besonderheit. Breitet man eine reife Anthere in die Fläche aus,

so glaubt man, daß die Faserschicht zweifellos zu äußerst liegt. Macht man aber dünne Querschnitte (Fig. 6), so sieht man, daß die Epidermis über den Aufrißlinien (*a*) gut erhalten ist. Auffallenderweise bilden hier die darunter liegenden großen Endotheciumzellen keine Verdickungsleisten aus. Einzelne Epidermiszellen (*ep*) sind auch noch hier und da auf dem Valvelbogen erhalten geblieben. Einwandfrei zeigen aber junge Antheren, daß eine Epidermis normal über der Faserschicht angelegt wird.

Das Exothecium ist also hier kein primitives Merkmal, sondern durch Reduktion der Epidermis entstanden.

Unter den „primitiven“ Proteaceae fand ich einige Vertreter, bei denen die Faserschicht zu äußerst liegt, ohne daß eine Spur der Epidermis mehr erhalten bliebe. Schön läßt sich das verfolgen bei *Leukadendron tortum*. Ganz junge Antheren besitzen die Epidermis, bei älteren wird sie schon in einzelne, isolierte Zellen auseinander gezerzt (Fig. 7) und diese werden dann auch noch zerstört und resorbiert, noch bevor sich die Verdickungsleisten bilden. Ebenso weisen ältere Antheren von *Grevillea resistata* ein reines Exothecium scheinbar auf, ganz junge Antheren besitzen aber normal ihre Oberhaut.

Auch von den Piperaceae machte ich einen Vertreter ausfindig mit diesem anormalen Antherenbau. Die Gattung *Peperomia* in all ihren Arten ist mit so einem scheinbaren Exothecium ausgestattet, aber etliche Epidermiszellen über dem Septum weisen uns auf sein Zustandekommen hin, junge Staubbeutel sind normal angelegt.

Wenn wir uns nun fragen, warum gerade über dem Septum die Epidermis so oft erhalten bleibt, so läßt sich diese Erscheinung wohl nur durch Wachstumsverschiedenheiten in der Endotheciumzelllage erklären. Die jungen Endotheciumzellen in der Valvelmitte nehmen bedeutender an Oberfläche zu als jene in der Nähe des trennenden Septums. Dort werden also die darüber liegenden schwachen Epidermiszellen so oft auseinandergezerzt und schließlich ganz zusammengedrückt, während sie hier, wo geringerer Druck und Zug einwirkt, erhalten bleiben und so Zeugen bilden, daß das Exothecium hier nur durch Reduktion entstanden ist.

Goebel¹⁷⁾ beschreibt in seinen Entfaltungsbewegungen unter dem Kapitel „Pollenausschleuderung“ auch kurz den eigentümlichen Wandbau der Antheren von *Ricinus*, daß hier ein Exothecium vorhanden sei, während andere Euphorbiaceae normalen Antherenbau besäßen und erklärt dies als Reduktionserscheinung, wozu ich nun den Beweis bringen kann. Goebel zeigt auf Flächenbildern jene interessante Differenzierung der Faserschicht in Starkzellen und Ringzellen, auf deren verschiedenem

physiologischen Verhalten beim Austrocknen zweifellos hier das Pollenausschleudern beruht. Durch Querschnittsbilder von *Ricinus*antheren verschiedenen Alters kann ich Goebels Ansicht ergänzen und bekräftigen. Was mich für meine Fragestellung vor allem interessierte, war, daß sich über dem Septum der aufgesprungenen Anthere (Fig. 8) tatsächlich wieder jene Restepidermis vorfindet. Noch bevor die Verdickungsleisten sich bilden, wird die übrige Epidermis über der Valvelmitte zerstört, während sie die ganz jungen, kreisrunden Staubbeutel normal nach außen noch abschließt (Fig. 9).

Was nun die „aktiven Zellen“ selbst betrifft, so macht wohl Zeichnung 8 den Unterschied zwischen den Starkzellen (*st*) und den Ringzellen (*r*) (nach Goebel) deutlich; daß die Starkzellen gegen das Konnektiv zu nochmal in solche mit schwach ringförmigen Verdickungen übergehen sollen, kann ich nicht bestätigen. Die Schwachzellen des Gelenkes (*g 1*) sind nur zartwandige Zellen, die wohl schon dem Konnektiv zuzurechnen sind. Sie bilden gerade jene Grenze, wo die Epidermis vom Konnektiv her aufhört. Auffallend ist, daß zwischen den Starkzellen und den Ringzellen eine kurze Strecke von schmalen Zellen liegt, die wohl zweifellos als eine Art zweites Gelenk (*g 2*) bei der Pollenausschleuderung wirkt. Wenn die Antherenvalvel durch die Wirksamkeit der Starkzellen, die den Annuluszellen der Pteridophyten-sporangien anatomisch und in ihrer physiologischen Bedeutung ähneln, aufgerissen und konkav nach außen gebogen wird, wirken beim Zurückschleudern jene beiden dünnen Wandstellen als Gelenke.

Bei *Maccaranga* fand ich Verhältnisse, die mit denen von *Ricinus* übereinstimmen, wenigstens was die Frage des Exotheciums betrifft. Die Verdickungsleisten freilich sind hier einfach und in jeder aktiven Zelle gleich.

Bei all diesen „primitiven“ Familien der Urticiflorae, Euphorbiaceae, Proteaceae, Piperaceae fand ich keinen Vertreter, der wie die Gymnospermen und Pteridophyten ein richtiges Exothecium aufzuweisen hätte. Überall ist hier das Exothecium eine Reduktionserscheinung.

Parasiten.

Daß die Loranthaceae als Parasiten für meine Fragestellung günstiges Material liefern würden, war vorauszusehen, hatte doch schon Goebel in seiner Arbeit über gepaarte Blattanlagen¹⁸⁾ und Heinricher in seinen Untersuchungen über Bau und Biologie der Blüten von *Arceuthobium*¹⁹⁾ auf interessante Fälle hingewiesen.

Als Beispiel mit normalem Wandbau der Antheren möchte ich von den Loranthaceae *Phoradendron velutinum* anführen.

In obiger zitierter Arbeit beschreibt Goebel den Antherenbau von *Struthanthus*; das Exothecium ist wieder nur scheinbar, die isolierten Epidermiszellen berechtigen diese Auffassung. „Mir scheint“, sagt Goebel, „daß hier ein von dem gewöhnlichen Verhalten der Angiospermen abgeleitetes vorliegt, nicht ein primitives, an die Gymnospermen erinnerndes. Da indes keine jungen Blütenanlagen vorhanden waren, so vermag ich über das Zustandekommen des eigentümlichen Antherenbaues nichts auszusagen“.

Ich konnte nun auch junge Blüten untersuchen und tatsächlich zeigte sich, daß auch hier die Epidermis ganz normal angelegt wird, daß aber die Endotheciumzellen, die besonders in radialer Richtung an Größe zuwachsen, die Epidermiszellen zum Auseinanderweichen bringen, so daß jenes uns nun schon oft begegnete Bild entsteht, daß zwischen den Faserzellen isolierte, kleine Epidermisreste aufsitzen.

Von unserem einheimischen *Loranthus* selbst bekam ich leider kein Blütenmaterial, doch fand ich bei einem *Loranthus Schiedeanus* aus Mexiko Verhältnisse, die ganz denen von *Struthanthus* analog sind (Fig. 10). Doch zeigen die Antheren dieses *Loranthus* noch die Eigentümlichkeit, daß die vier Loculi der Länge nach in einzelne Kammern abgegliedert sind, die durch sterile Gewebeplatten voneinander getrennt sind. Jede dieser Kammern öffnet sich selbständig durch einen Längsriß.

Erwähnt sei vielleicht, daß Popovicianu Barcianu²⁰⁾ bei einigen Onagraceae auch Antheren gefunden hat, deren Pollensäcke durch Querplatten in übereinander stehende Fächer abgeteilt sind. Goebel weist in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane²¹⁾ auf dieses Verhältnis hin, „da es an das Vorkommen der Trabeculae in den Isoetessporangien erinnert, nur daß diese das Sporangium nicht in Fächer abteilen, sondern dasselbe nur als Balken durchsetzen“.

Heinricher¹⁹⁾ behandelt in der schon zitierten Arbeit eingehend den eigentümlichen Bau der Antheren von *Arceuthobium* und erwähnt, daß Johnson schon beobachtet hat, daß hier die äußerste Zellage als Faserschicht entwickelt ist. Heinricher zitiert nun die uns bekannte These Goebels aus der Organographie betreffs der Frage des Zustandekommens des Exotheciums und glaubt, Goebel beziehe seine Bemerkung auf eine Studie von Engler²²⁾, worin Engler behauptet, daß das scheinbare Exothecium bei den Angio-

spermen dadurch zustande komme, daß die Epidermis sekundär sich ablöse. „Wenn bei den Mimoseae der Pollen reif ist, dann löst sich das epidermoidale Gewebe in großen Fetzen von dem darunter liegenden Endothecium los. Anders ist es bei *Tradescantia*, *Anthurium*, *Peperomia*, und wohl auch noch bei vielen anderen Arten der zugehörigen Familien, wo die Epidermis sehr frühzeitig, lange vor der Reife der Antheren, sich loslöst.“

Dazu möchte ich bemerken, daß Goebel diese Englersche Ansicht bei der Aufstellung seiner These unbekannt war. Im übrigen kann ich die Ergebnisse Englers, soweit sie hier in Betracht kommen, nicht bestätigen.

Sowohl *Anthurium*, wie *Tradescantia* besitzen noch die normale Epidermis, selbst wenn die Anthere vollkommen reif zum Aufspringen ist; daß bei *Peperomia* die Epidermis bei reifen Antheren teilweise reduziert wird, habe ich früher schon geschildert. Von den Mimoseae griff ich *Mimosa*, *Albizzia*, *Acacia* heraus, alle erfreuen sich über dem Endothecium einer Epidermis, selbst wenn der Pollen schon entleert ist.

Heinricher sagt nun weiter: „Ein Anzeichen für ein gleiches Verhalten ist bei den reifen Antheren von *Arceuthobium* nicht vorhanden; ob eine solche Ablösung einer äußersten Schicht auf früheren Entwicklungsstufen vorkommt, bliebe noch zu untersuchen. Der Sache kommt einige Bedeutung zu.“

Anfangs stand mir nur Herbarmaterial von reifen Antheren zur Verfügung. Diese zeigten auf einem Querschnitt (Fig. 11), daß über der einzigen Faserschicht keine Spur von Epidermis mehr zu sehen ist und so glaubte ich ursprünglich, daß eben hier die Epidermis, die in jungen Antheren vorhanden wäre, total bei der Reife reduziert würde wie bei den erwähnten Proteaceae. Diese Vermutung war ja nicht sonderbar, nachdem ich eben bei *Loranthus* und *Struthanthus* jene Übergangsstufen der Epidermisreduktion aufgefunden hatte.

Tatsächlich sind aber die Verhältnisse anders gelagert, was aus der Untersuchung junger frischer Antheren hervorgeht. *Arceuthobium* ist die einzige der von mir untersuchten Pflanzen, deren Antheren ein richtiges Exothecium besitzen, bei der also die Epidermis starke Membranverdickungsleisten ausbildet, so daß die Epidermis bei der Dehiscenz der Mikrosporangien wirklich aktiv wirksam ist. Fig. 12 zeigt den Längsschnitt durch eine junge Blüte, eine von den drei vorhandenen jungen Antheren ist im Längsschnitt abgebildet. Auffallend deutlich hebt sich hier die Epidermis (*ep*) hervor, darunter liegt eine schwache

unbedeutende Zellage (*en*), die dem Endothecium sonst entsprechen würde. Sie wird sehr früh zusammengedrückt und resorbiert, etwas ältere Antheren zeigen nur mehr die starke Epidermis und selbstverständlich noch unbedeutende Fetzen der Tapetenschicht.

Ich kann also die Angabe Heinrichers, nachdem ich jüngere Entwicklungsstadien untersuchen konnte, nur bestätigen, daß *Arceuthobium* ein Exothecium besitzt.

Heinricher fand nun weiter, daß die Anthere nicht nur in ihrem äußeren Wandbau, sondern auch innerlich anormale Verhältnisse zeigt. Dazu möchte ich noch ergänzend einiges beitragen, was zwar mit meinem Thema nicht direkt zusammenhängt.

Dem Beobachter fällt direkt auf, daß die Antheren von *Arceuthobium* auch äußerlich gar nicht gegliedert sind. Wie ein fester Panzer umschließt die mächtige Faserschicht des Exotheciums die kugelförmige Anthere. Das Querschnittsbild einer reifen Anthere zeigt keine Spur mehr von trennenden Septen zwischen etwaigen Lokuli, nur die sterile Columella (nach Heinricher) durchsetzt die Antherenkugel von ihrer Ansatzstelle bis zu ihrem Scheitel. Am Scheitel übrigens springt die reife Anthere mit einem kurzen Riß auf, der aber nicht im mindesten vorgebildet ist.

Aus dem Längsschnittbild (Fig. 12) glaubt man ablesen zu dürfen, daß die junge Anthere zwei Lokuli besitzt, wobei eben die spätere Columella als Septum von einer Wandseite zur anderen durchgehe. Heinricher wirft diese Frage auf: „Natürlich ist der geschilderte Bau der Anthere mit einer einheitlichen Pollenmasse um eine zentrale Achse vorläufig nur für das der Reife nahe Stadium sicher gestellt. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung wird erst aufzuweisen haben, ob auch ein in einer Ringschicht die sterile Achse umgebendes Archespor angelegt wird.“

Die weitere Vermutung von Heinricher, daß ursprünglich getrennte Lokuli sekundär zur Vereinigung kommen, so daß jener einheitliche Hohlraum um die Columella herum sekundär entsteht, kann ich bestätigen. Mikrotomserienschnitte, die quer durch ganz junge Antheren geführt wurden, zeigten mir aber zu meiner Überraschung, daß nicht zwei oder vier sterile Septen die junge Anthere regelrecht durchsetzen, so daß in der Jugend zwei oder vier Lokuli vorhanden wären, sondern daß ganz unregelmäßig ohne bestimmte Orientierung, steriles Gewebe die junge Anthere durchsetzt, so daß das sporogene Gewebe bald als einheitliches Polster erscheint, weiter tiefer in zwei bis drei Lokuli gesondert, noch tiefer als dreiviertel Kreis die Columella

umschließt. Dieses sterile Zwischengewebe wird dann, wenn die Anthere heranreift, bis auf jene Columella aufgelöst, resorbiert, so daß jener einheitliche Raum für die Pollenmasse tatsächlich erst sekundär gebildet wird.

Daß *Arceuthobium* in seinem Antherenbau solche Sonderheiten aufweist, ist nicht zu verwundern, bilden doch auch andere Loranthaceae, wie der erwähnte *Loranthus* mit seiner Kammerung auch solche, nicht zu vergessen unser einheimisches *Viscum*.

Es ist wohl nicht uninteressant, daß sich die Verwandtschaft der Santalaceae mit den Loranthaceae auch im Antherenbau dokumentiert. Wenigstens fand ich bei unserem einzigen Vertreter der Santalaceae, bei der Gattung *Thesium*, dasselbe Bild, wie etwa bei jenem *Struthanthus*. Die Epidermis wird, obwohl sie ziemlich großzellig und nicht gerade dünnwandig ist, über dem Valvelbogen der reifen Antheren auseinandergezerrt aus der normalen jungen Anlage heraus.

Die Schilderung vom Antherenbau einiger anderer Parasiten, freilich aus entfernteren Familien, hier gleich anzuschließen, wird wohl angebracht sein. Ganz besonders eigentümlich sind die Verhältnisse bei *Hydnora africana* (Fig. 13). Sie besitzt ein Exothecium, die großzellige Epidermis weist neben einer bedeutenden Cuticula starke Verdickungsleisten auf, die parallel zueinander von innen nach außen verlaufen auf den Wänden der Epidermiszellen, und gleichzeitig ein Endothecium mit so großen mächtigen Verdickungsleisten, wie ich sie sonst nirgends gefunden habe (Fig. 14). Letztere haben noch die Eigentümlichkeit, daß sie verkehrt gebaut sind, d. h. die langen Verdickungsleisten der Endotheciumzellen endigen spitz nach dem Anthereninnern zu, während sie auf der Zellseite, die an die Epidermis grenzt, zu einer dicken Platte sich vereinigen, also gerade umgekehrt wie sonst. Die Folge davon ist natürlich, daß sich die Mikrosporangien, die in großer Anzahl nebeneinander auf einem Staubblatt sitzen, beim Austrocknen alle nach innen öffnen. Die auffallend starken Wände werden nach innen eingebogen, das vielschichtige, kleinzellige Gewebe, das noch unterhalb der Faserschichten liegt, etwas zusammengedrückt, das schmale dünnwandige Septum ohne weiteres abgelöst (Fig. 13). Daß sich Antherenvalveln infolge solch verkehrten Baues der aktiven Zellen nach innen krümmen, hat Nabelek²³⁾ bei einigen Acanthaceae beobachtet.

Die nächste Verwandte von *Hydnora*, nämlich *Prosopanche*, hat nach A. de Bary²⁴⁾ auch eine mächtige Endotheciumfaserschicht, doch ist hier die Epidermis frei von jenen Verdickungsleisten, so daß

Hydnora wohl allein ein Endothecium und Exothecium zusammen besitzt.

Merkwürdig ist nun, daß Balanophora, ein Parasit, der doch in ganz ähnlichen Verhältnissen lebt wie Hydnora, gerade das andere Extrem im Antherenbau aufweist wie jene. Die Antherenwand zeigt Epidermis und Endotheciumlage als zwei sich durch nichts unterscheidende dünnwandige Zellschichten, beide bleiben frei von Verdickungsleisten jeder Art. Durch welche Kräfte sich hier die Mikrosporangien öffnen, ist mir unbekannt, jedenfalls zeigt es sich hier, daß die Membranverdickungen zur Dehiscenz nicht unbedingt notwendig sind, es geht auch so! Daß aber biologisch so verwandte Formen wie Hydnora und Balanophora solch entgegengesetzte Extreme im Antherenbau darstellen, dürfte zum Beweis dienen, daß die Struktur der Antherenwand, die für jede Gattung charakteristisch ist, rein innerlich bedingt ist, von äußeren Bedingungen, die ja für verschiedene, verwandte Gruppen ganz ähnlich sein können wie hier, ganz unabhängig ist.

Einige sympetale Familien.

Von der Gruppe der sympetalen Pflanzenfamilien seien die der Acanthaceae und Solanaceae hervorgehoben, bei diesen hat Nabelek²³⁾ verschiedene Abnormitäten im Antherenbau gefunden und in seiner Arbeit eingehend behandelt.

Mit ganz auffallend großem Interesse sind von den Autoren, die sich mit dem Antherenbau beschäftigt haben, die Wandverhältnisse der Mikrosporangien der Gattung Thunbergia beschrieben worden, was vielleicht einfach damit zusammenhängt, daß diese großen massiven Antheren leichter zu schneiden sind und auch viel mehr auffallen, als die kleinen unhandlichen Antheren etwa der Urticiflorae. Schon Chatin⁴⁾ weist darauf hin, daß Thunbergia keine typische Faserschicht besitzt. Erst spätere Autoren haben gefunden, daß die Epidermis hier schwache radiale Verdickungsleisten ausbildet, denen Kuhn²⁵⁾ in seiner Arbeit aber unrichtigerweise ziemlich Mächtigkeit und Bedeutung zuschreibt. Er sagt nämlich: „Die Epidermiszellen zeigen als Verdickung eine dünne Zelluloseplatte, welche auf den Seitenwänden radial gestreckte Poren hat, während sie Vorder- und Rückwände ununterbrochen bedeckt. Es besitzt also Thunbergia ein Exothecium.“

Unrichtig sind auch die diesbezüglichen Angaben von Colling¹⁰⁾: „Das Fehlen der Fasern ist nicht etwa nur als ein Unterbleiben der Faserbildung in der betreffenden Zellschicht auffassen, sondern es fehlt

überhaupt eine dem Endothecium entsprechende Zellschicht, die Antherenwand besteht nur aus zwei Schichten, von denen die äußere eine typische Epidermis, die innere eine typische Tapete darstellt.“

Erst Nabelek²³⁾ findet, daß Zellschichten, welche den sonst zum Endothecium sich ausbildenden Schichten entsprechen, in den jungen Antheren nachweisbar sind. Nabelek weist auch richtig den schwachen Verdickungsleisten in der Epidermis keine Bedeutung für den Öffnungsmechanismus zu, es sei darin wohl nicht ein Ersatz für das Endothecium zu suchen. In dieser Ansicht wird man bestärkt, wenn man bedenkt, daß die Fasern so schwach sind, daß sie oft erst sichtbar werden, wenn der Zellinhalt etwa mit Eau de Javelle abgetötet ist. Da diese Verdickungen nicht für die Dehizensz wirksam sind, möchte ich auch der Epidermis trotz der vorhandenen schwachen Leisten die Bezeichnung Exothecium absprechen, sie ist nicht als Exothecium aktiv wirksam. Tatsächlich öffnen sich die Antheren auch gar nicht weit. Es fragt sich nun, durch welche Kraft die Valveln, die im reifen Stadium nur aus der großzelligen Epidermis bestehen, sich vom Septum loslösen. Es fiel mir auf, daß auf meinen Querschnitten nur die Valvelenden eingerollt waren (Fig. 15), während die langen Valveln selbst etwa parallel zueinander bleiben. Auffallend ist auch, daß die Valvelenden, die an das Septum grenzen, frei von jenen schwachen Membranverdickungen bleiben. Hand in Hand damit zeigt sich ein Unterschied im Inhalt zwischen diesen Zellen und jenen der übrigen Epidermis. In Fig. 16 ist die Öffnungsstelle einer jungen Anthere vergrößert. Die Zellen (*z*) am Valvelende, die den Wulst an der Dehizenszlinie bilden, zeigen Wachstumsverschiedenheiten; die Außenseite wächst stärker als die Innenseite, infolgedessen krümmt sich jedes Valvelende nach innen stark ein, zerdrückt die darunter liegenden dünnen Septumzellen (*s*). So werden die Valveln vom Septum losgetrennt, können aber nicht weit auseinanderweichen, weil ja die Funktion aktiver Faserzellen fehlt. Daß sich jene Wulstzellen (*z*) nicht etwa durch Austrocknen so einrollen, erhellt daraus, daß sie in dieser Lage verharren, auch wenn man die Antherenschnitte wieder befeuchtet.

Nun sitzen auf diesen Wulstzellen eigenartige Fegehaare, wie sie Nabelek bezeichnet und abbildet. Man könnte schließlich sagen: Die Ausbildung einer aktiven Faserschicht konnte hier unterbleiben, denn der Pollen fällt ja durch den Spalt der schmal geöffneten Lokuli nur auf jene Haare, von denen ihn dann Insektenbesucher abstreifen können. Aber einerseits funktionieren diese Haare viel mehr als Schüttelapparat, rüttelt etwa ein Insekt an diesen Wulsthaaren, so wird der Pollen

leicht herausgeschüttelt — übrigens laufen die Theken unten in ein Horn aus, das vielleicht ebenso ausgenutzt wird — andererseits öffnen sich die Antheren anderer Acanthaceae weit infolge der vorhandenen Faserschicht, wobei der Pollen normal entleert wird, besitzen aber doch jene Haare auf dem Wulst ihrer Theken.

Jedenfalls ist eigentümlich, daß die Ausbildung einer richtigen Faserschicht hier unterbleibt, es fragt sich, ob *Thunbergia* unter den Acanthaceae ganz isoliert ist oder ob sich etwa Übergänge dazu finden.

Auffallend ist, daß bei den Antheren der Acanthaceae prinzipiell die Epidermis mächtig großzellig und massiv ist. Während nun aber bei den allermeisten eine wohlausgebildete Faserschicht unter dieser großen Epidermis liegt, fand ich bei *Sanchezia nobilis* die Verhältnisse so, daß die Faserschicht gegenüber der mächtigen Epidermis im reifen Stadium unbedeutend erscheint und wenig auffällt. Aber auch schon in jungen Stadien wird die Endotheciumlage von der Epidermis an Mächtigkeit weit übertroffen. Die großen hohen Epidermiszellen der Valvelenden am Wulst der Dehiszenzlinie sind hier bei der Antherenöffnung unbeteiligt. Ich betrachte diese Verhältnisse bei *Sanchezia* als Übergangsstufe zu denen bei *Thunbergia*, bei der eben schließlich die Endotheciumlage noch angelegt wird, aber keine Fasern mehr ausbildet, später zusammengedrückt und resorbiert wird, so daß eben die Epidermis allein bei der Reife noch vorhanden ist, die dann allerdings mit jenen schwachen Verdickungsleisten ausgestattet wird.

Nabelek (23) findet auch bei den Solanaceae manch Interessantes für unsere Frage. „Bei allen Solanaceae ist das Endothecium nach demselben Typ gebaut. Sehr häufig erscheinen Faserverdickungen auf den Seitenwänden der Epidermiszellen, besonders stark sind sie ausgebildet bei den Gattungen *Nicotiana*, *Petunia* und *Browallia*.“

Tatsächlich aber tritt die Mächtigkeit dieser Verdickungen in der Epidermis gegenüber den Fasern in der Endotheciumlage weitaus zurück. Erstere erscheinen mir genau so unbedeutend und funktionslos wie die bei *Thunbergia*. Es ist bei weitem kein Exothecium und zusammen damit ein Endothecium ausgebildet wie bei jener *Hydnora*.

Die Schlüsse nun, die Nabelek aus seinen Untersuchungen zieht, kann ich nicht billigen, soweit sie für mein Thema in Betracht kommen. Er meint: „Für die Phylogenie wird sich wohl aus dem Bau der Antherenwand wegen ihrer zu großen Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen ein brauchbares Merkmal nicht ableiten lassen. Das Fehlen des Endotheciums bei den meisten Erikaceae läßt keinen Schluß zu auf deren Stellung im System, da bei Pflanzen aus ganz anderen Gruppen eben-

falls ein Fehlen des Endotheciums zu konstatieren ist: Acanthaceae (Thunbergia), Melastomaceae (Lasiandra, Monochaetum), Ochnaceae (Ouratea).“

Dazu möchte ich bemerken: Was die Erikaceae betrifft, so hat ja Artopoeus¹⁶⁾ durch alle mögliche Übergangstufen nachgewiesen, daß die Erikaceae-antheren ohne Endothecium, eben jene mit porizider Öffnungsweise, sich ableiten vom normalen Angiospermentyp. Ebenso öffnen sich die Antheren der Melastomaceae porizid und haben das Endothecium verloren. Die Verhältnisse von Thunbergia sind sicher auch abgeleitet, jene Ochnaceae Ouratea konnte ich nicht untersuchen, wahrscheinlich öffnen sich ihre Mikrosporangien auch porizid.

Nabelek fährt fort: „Auch das trifft nicht zu, daß für die Angiospermen die Ausbildung eines Endotheciums, für die Gymnospermen die Ausbildung eines Exotheciums charakteristisch ist (Goebel, Organographie II); denn einerseits weist Ginkgo biloba ein typisches Endothecium auf, andererseits ist die Ausbildung der Epidermis als Exothecium bei den Angiospermen keine seltene Erscheinung (Erikaceae, Epacridaceae, Acanthaceae (Thunbergia), Solanaceae).“

Dazu hätte ich anzuführen: Da Ginkgo unter den Gymnospermen isoliert steht, so ist nicht zu verwundern, wie schon Goebel betont hat, daß sich auch im Antherenbau Abnormitäten zeigen.

Die Ausbildung der Epidermis als echtes, aktives Exothecium ist bei den Angiospermen eine ganz seltene Erscheinung.

Bei den Erikaceae ist dieses Auftreten ein vom normalen abgeleitetes. In allen Fällen, die ich in dieser Arbeit untersuchte, ist das Exothecium nur ein scheinbares, durch Reduktion entstanden. Daß Arceuthobium als Angiosperme tatsächlich aber ein richtiges Exothecium aufweist, ist schließlich nicht so sonderbar, wenn man bedenkt, was für Seitensprünge auch im sonstigen Antherenbau die Loranthaceae machen. Daß bei der Acanthaceae Thunbergia und bei den Solanaceae nicht von einem aktiv wirksamen Exothecium die Rede sein kann, habe ich schon betont.

Kleistogame Blüten.

Kurz möchte ich auf den Wandbau der Antheren von kleistogamen Blüten eingehen. Nachdem seit Goebels Untersuchungen über kleistogame Blüten²⁶⁾ bekannt ist, daß die Kleistogamie eine Hemmungserscheinung ist, in manchen Fällen bedingt durch Ernährungsverhältnisse, mußte ich mich fragen, ob sich eine Reduktion im Wandbau der Antheren etwa auch wieder dahin bemerkbar mache, daß auf Kosten der Epidermis ein scheinbares Exothecium zustande käme. Solche Fälle

fand ich aber in kleistogamen Blüten nirgends. Wohl aber machen sich die Hemmungserscheinungen insofern auch im Antherenwandbau bemerkbar, daß allgemein die Faserschicht im Endothecium von Antheren kleistogamer Blüten schwächer ausgebildet wird als die von chasmogamen Blüten. Das ist ja auch leicht verständlich, denn zur Ausbildung jener sonst so mächtigen Verdickungsleisten ist sicher eine ganz bedeutende Stoffwanderung und Nahrungsstoffzufuhr in die Endotheciumzellen notwendig, die eben hier nicht zustande kommt, so daß mit den Antheren im allgemeinen zugleich auch ihre Faserschicht den Eindruck der Degeneration macht.

Daß nun die Antheren von kleistogamen Blüten, etwa von *Viola* oder *Oxalis*, nicht aufspringen, so daß die Pollenkörner im Inneren der Anthere keimen und ihre Pollenschläuche durch die Wand hindurch, in den allermeisten Fällen freilich durch die sowieso faserfreie Suturlinie hindurch, treiben, ist einzig und allein darin begründet, daß die Antheren in der ständig allseits geschlossenen Blüte nie den nötigen Grad der Austrocknung erfahren, so daß weder der Kohäsionsmechanismus noch die Membranschrumpfung der Verdickungsleisten der Endotheciumzellen in Funktion treten kann. Die Faserschicht wäre doch in den meisten Fällen kräftig genug entwickelt um bei der Öffnung wirksam sein zu können. Vielmehr ist wohl anzunehmen, daß das Innere der kleistogamen Blüten mit feuchter Luft gesättigt ist, sonst könnten ja wohl unmöglich die Pollenkörner mit solcher Mächtigkeit zu einem ganzen Geflecht von Pollenschläuchen auskeimen.

Die Hemmung in der Ausbildung der Verdickungsleisten geht nun verschieden weit, daß aber in manchen Antheren kleistogamer Blüten von *Oxalis* die Faserschicht ganz fehle, wie Rössler²⁷⁾ in seiner Arbeit angibt, konnte ich nicht finden. Wohl ist das Fasernetz stark lückenhaft. Doch ist ja leicht denkbar, daß die Hemmung in der Ausbildung zum Extrem führt, daß die Bildung der Fasern ganz unterbleibt. Solche Fälle beschreibt Helene Ritzerow²⁸⁾ von der Leguminose *Amphicarpaea*, Goebel von *Utricularia elachista*.

Auf einen interessanten Fall möchte ich noch hinweisen. In den Antheren kleistogamer Blüten von *Viola odorata* (Fig. 17) ist meist der hintere Lokulus (*l*) einer jeden Theka steril geworden, es wird kein Archespor hier mehr angelegt, kein Pollen daher mehr ausgebildet. Dennoch weist dieser degenerierte Lokulus eine wohl ausgebildete Faserschicht auf, obwohl diese hier ja absolut gar keine Bedeutung mehr hat. Es geht also hier sonderbarerweise die Hemmung in der Ausbildung des sporogenen Gewebes nicht Hand in Hand mit der Hemmung

in der Ausbildung der Faserzellen. Warum übrigens hier die Pollenschläuche nicht durch die Suturlinie oder durch die zarten Zellen der sterilen Lokuli an den Antherenlängsseiten hindurchwachsen, sondern alle in dicken Bündeln die obere Spitze der Anthere durchdringen, ist nicht aufgeklärt. Unwillkürlich denkt man daran, daß ein Reiz, der von der Narbe vielleicht ausgeht, auf die Richtung dieses Pollenschlauchbündels einwirkt.

Wasserpflanzen.

Die letzte Gruppe, auf deren Antherenbauverhältnisse ich eingehen möchte, ist die der Wasserpflanzen. Zunächst sei von einigen die Rede, die ihre Blüten über den Wasserspiegel emporstrecken.

Die Lemnaceae zeigen nach den Angaben von Hegelmaier²⁹⁾ Eigentümlichkeiten im Antherenbau. Sowohl für *Lemna* als auch für *Wolffia* zeichnet dieser Forscher auf seinen Antherenschnitten ein ausgesprochenes Exothecium ein und schreibt auch für *Lemna*: „Die äußerste Zellschicht jedes der so angelegten Doppelfächer nun wandelt sich in eine einschichtige, die Antherenhälfte allseits umschließende Fachwandung um, das davon umschlossene Innere wird dagegen zu Pollenmutterzellen.“

Es wäre ja interessant, wenn sich die Reduktion, die diese Lemnaceae-Blüten zweifellos erfahren haben, auch dergestalt im Antherenwandbau bemerkbar machen würde; jedoch ergab meine Nachprüfung, daß die Angabe Hegelmaiers, daß bei *Lemna* die äußerste Wand-schicht die Faserverdickungen ausbildet, nicht stimmt. *Lemna* besitzt vielmehr ein ganz normales Endothecium, eine freilich zarte Epidermis schließt die winzig kleinen Antheren nach außen ab. Von *Wolffia* und *Spirodela* konnte ich keine Blüten bekommen, doch möchte ich vermuten, daß auch hier Hegelmaier einer Täuschung unterlegen ist.

Es seien nun jene wenigen Wasserpflanzen behandelt, die sich ihrem Element so weit angepaßt haben, daß sie ihre Infloreszenzen nicht mehr über den Wasserspiegel hinaus zu strecken brauchen, sondern unter Wasser blühen und auch fruktifizieren. Da erweckt vor allem unser Interesse die Gattung *Callitriche*; denn nach Hegelmaier³⁰⁾ sollen sich hier interessante Übergänge zeigen: Die luftblütigen *Eucallitrichen* besitzen nach Hegelmaier eine normale kräftige Faserschicht, bei *Callitriche hamulata* sind die Fasern weniger kräftig entwickelt, bisweilen selbst nur in Spuren vorhanden. Ob das solche Antheren sind, die unter Wasser zur Entwicklung kamen, vermag Hegelmaier nicht anzugeben. Derartige Antheren, sowohl von *C. hamulata* als von *C. verna* sollen in der Regel nicht aufspringen. Endlich seien die

Antheren von *C. autumnalis* und *truncata* ganz faserfrei, diese Arten blühen und fruktifizieren unter Wasser.

Mir stand nur lebendes Material von *C. deflexa* und *verna* zur Verfügung, stets fand ich Antheren mit ganz normaler kräftiger Faserschicht. Ich kultivierte nun *C. verna* in ziemlich tiefem Wasser, die Antheren bildeten trotzdem ihre Faserschicht aus, öffneten sich aber nicht, worauf unten einzugehen sein wird. Ich wiederholte dieses Experiment mit einigen anderen luftblühenden Wasserpflanzen, so verschiedenen Aponogeton-Arten. Eine Sagittaria-Art war von selbst anormalerweise unter Wasser aufgeblüht. Stets entwickelten diese Blüten auch unter Wasser ihre Antheren mit normalem Bau. Befruchtung tritt nie ein, schon deswegen, weil sich die Antheren nicht regelrecht öffnen und den Pollen freigeben; denn ebenso wie bei den kleistogamen Blüten können hier die Antheren nicht austrocknen, so daß die Faserschicht nicht in Funktion treten kann.

Es ist nun schon lange bekannt, daß die Mikrosporangien von konstant unter Wasser blühenden Angiospermen keine Membranverdickungsleisten mehr ausbilden. Solche wären hier ohne jede Bedeutung und Funktion. Das ist ja eine allgemeine Erscheinung bei Wasserpflanzen, daß das mechanische System, wie Sklerenchymfasern usw. sehr häufig rückgebildet werden. Hier dürfte der Hinweis angebracht sein, daß auch die Sporangien der Pteridophyten, soweit das Wasserformen sind, ihr sonst so charakteristisch ausgebildetes Öffnungsgewebe auch nicht ausbilden. Goebel behandelt diese interessanten Eigentümlichkeiten in seiner Organographie: „In den verhältnismäßig wenigen Fällen, wo die Sporen ins Wasser entleert werden (Marsiliaceae, Salviniaceae, Isoeten), ist, soweit wir wissen, die Sporangienwand dabei nicht aktiv beteiligt, sie hat einen sehr einfachen Bau und verwittert schließlich, Erscheinungen, die an die wasserbewohnenden Bryophyten erinnern, welche, wie Riella, ihre Sporangien unter Wasser reifen lassen. Daß diese Vereinfachung im Bau der Sporangienwand auf Rückbildung beruht, ist wahrscheinlich. Doch wird es sich nicht um eine unmittelbare Beeinflussung des Sporangienbaues durch den Standort handeln.“

Das ist zweifellos so, niemals wird die Reduktion der Faserschicht von „heute auf morgen“ stattfinden, sonst müßten ja auch jene Experimente mit Wasserpflanzen, die künstlich unter Wasser zum Blühen gezwungen werden, in diesem Sinne positiv gelingen. Erst langdauernde Einwirkung des neuen Mediums auf den Vegetationspunkt wird auch hier bei Änderung der Stoffzufuhr und des Stoffwechsels zu dieser Reduktion im Wandbau der Sporangien geführt haben, mit der ja andere Anpassungen

an das neue Medium Hand in Hand gehen, so z. B. daß die dünnhäutigen Pollenkörner einer Exine entbehren. Wie vielleicht die Reduktion der Faserschicht erfolgt ist, können wir uns an einem Beispiel klar machen, nämlich an *Zostera marina*.

Der Querschnitt durch eine Theka (Fig. 18) zeigt eine auffallend mächtige Epidermis, darunter eine Endotheciumlage, die ganz unbedeutend ist und schwache radiale Verdickungsleisten hat, die ganz an jene der *Urticiflorae Parietaria* und *Trema* erinnern und sicher auch hier keine Funktion bei der Öffnungsbewegung mehr ausüben können. Zweifellos zeigt sich hier eine deutliche Reduktion der Faserschicht, die schließlich eben in anderen Fällen so weit gehen kann, daß überhaupt keine Verdickungsleisten mehr ausgebildet werden, denn *Zostera* ist das einzige mir bekannte Beispiel, daß Antheren von typisch wasserblütigen Pflanzen noch einen Rest der fibrösen Zellage, wie sie für die luftblütigen charakteristisch ist, aufweist. Es fragt sich nun, durch welche Kräfte die wasserblütigen Antheren von *Zostera*, *Zannichellia*, *Ceratophyllum*, *Najas*, *Halophila* sich öffnen und die Befruchtung unter Wasser ermöglichen.

In erster Linie wäre da an Schleimwirkung zu denken, die etwa die Antherenwand an der Dehiszenzlinie zum Verquellen und Aufreißen bringt. Schenck³¹⁾ in seiner Biologie der Wassergewächse vermutet, daß vielleicht die Tapetenschicht solche aufquellenden Substanzen liefert. Von *Zostera* gibt nun Grönland³²⁾ an, daß die schwache Endotheciumlage eigentümlich gelb gefärbt ist, es wäre ja möglich, daß diese Zellfärbung von Schleiminhalt herrührt. An dem Alkoholmaterial, das mir zur Verfügung stand, gelang es mir nicht, in den Zellen Schleim nachzuweisen, auch nicht durch chemische Reaktionen. Aus meinen Schnitten konnte ich nur ersehen, daß die Mittelwand der zwei Epidermiszellen, die über dem schmalen Septum der Theka liegen, aufgelöst und so die Wand bei σ durchgerissen wird (Fig. 18).

Balfour³³⁾ vermutet, ähnlich wie Schenck, eine Schleimwirkung, die bei *Halophila* von den sporogenen Zellen ausgeht und die Mikrosporangien zum Öffnen bringen soll. „Die ziemlich dicken Wände der Pollenzellen, sagt er, sind durchsichtig und zusammengesetzt aus Schleim, der in Berührung mit Wasser zu großer Ausdehnung aufquillt.“ Diese Angaben konnte ich nicht nachprüfen.

Strasburger³⁴⁾ glaubt als Ursache für die Öffnung der faserfreien Mikrosporangien von *Ceratophyllum* den Druck der Pollenmasse zu finden. Daß der Druck, den die wachsende Pollenmasse auf die Dehiszenzlinie ausübt, die Loslösung der Valveln vom trennenden

Septum bewirkt, hat Schneider¹²⁾ auch für landblühende Pflanzen behauptet, ohne dafür einwandfreie Beweise bringen zu können. Daß bei *Ceratophyllum* der Druck der dünnhäutigen Pollenkörner auf die doch ziemlich stabile Antherenwand so groß sein soll, daß diese schließlich aufreißt, ist aber doch unwahrscheinlich. Weit eher würden sich nach meiner Ansicht die dünnhäutigen Pollenkörner selber gegenseitig zerdrücken beim Heranwachsen, als daß sie die Wand sprengen könnten. Wieso die Hemmung, welche die Ausbildung der Antherenwandung erfuhr, einen erhöhten Druck des Inhalts der Pollensäcke auf die Wandung zur Folge haben soll, wie Strasburger seine Untersuchungen über die Antherenöffnung hier abschließt, ist mir unverständlich. Die Verquellung, die die Epidermis über dem Septum erfährt, so daß sie sich von dem inneren Gewebe vor der Scheidewand ablöst und zerreißt, wie das auch Strasburger schildert, wirkt allein, ohne daß dabei nach meiner Ansicht der Druck der Pollenmasse mithilft.

Ganz ähnlich fand ich die Wandverhältnisse bei *Zannichellia palustris*. Die Antherenwand besteht aus zwei gleichartigen Schichten mit ziemlich großen dünnwandigen Zellen (Fig. 19). An der Dehiscenzlinie liegen über dem Septum kleine Zellen (*s*), deren Wände verquellen, so daß durch Auflösung dieser Zellen ein Hohlraum *H* (Fig. 20) längs der Aufrißlinie entsteht. Die schwachen Epidermiszellen (*ep*) über diesem Hohlraum reißen schließlich auch noch durch, das Septum verquillt vollkommen und schrumpft zusammen. Die reife aufgesprungene Theka zeigt nur noch die beiden faserlosen Valveln, die sich ziemlich weit auseinanderbiegen.

Schließlich möchte ich noch auf den Antherenwandbau von *Najas* eingehen; unsere einheimische Art kommt in der Münchener Umgegend nur in weiblichen Exemplaren vor, mir stand aber eine tropische Form, die als *Najas microdon* bestimmt ist, im Gewächshaus zur Verfügung. Die ungestielte Anthere, hier aus vier Lokuli zusammengesetzt, wird von zwei Hüllen umschlossen (Fig. 21 [Längsschnitt]). Die innere (*I. H.*) ist mit der einschichtigen, faserlosen Antherenwand verwachsen bis auf zwei keulenförmige Lappen, die über die Antherenspitze hinausragen. Die Antherenwand muß also von diesen zwei eigentümlichen Hüllen bei der Reife befreit werden, wenn der Pollen austreten soll. Die Achse (*a*), auf der die Anthere mit der inneren Hülle sitzt, wächst nun bedeutend heran und schiebt, indem sie sich krümmt, die noch von der inneren Hülle eingeschlossene Anthere seitlich durch den Spalt der zweiteiligen äußeren Hülle (*A. H.*) hinaus, ziemlich unterhalb der scharfen Spitzen der letzteren. Ähnlich schildert das Magnus³⁵⁾ von *Najas tenuifolia*.

Es fragt sich nun, wie die innere Hülle aufbricht. Jönsson nimmt in seiner Arbeit: Om befruktningen hos släktet *Najas*³⁶⁾ hier wieder an, daß der Druck der Pollenmasse die dünne Antherenwand auch an der Antherenspitze schließlich noch zusammendrücke, die keulenförmigen Lappen der inneren Hülle auseinander treibt, so daß ein schmaler Kanal für den Pollenaustritt frei würde.

Nach meinen Untersuchungen krümmen sich die zwei Lappen nach außen, und zwar einfach durch verschieden starkes Wachstum ihrer Zellschichten. Die Innenseite der Lappen wächst stärker als die äußere (Fig. 21), die Lappen biegen sich so nach außen abwärts zurück und reißen dabei die ganz dünne Antherenwand etwa auf der Strecke *o* auf. Fig. 22 stellt schematisch den medianen Längsschnitt durch eine aufgesprungene entleerte Anthere dar. Die zurückgebogenen Lappen bleiben in ihrer Lage, bis die entleerte Anthere verfault. Dadurch, daß die Lappen nach außen sich umbiegen, wird wohl ein Druck auf die Pollenmasse ausgeübt, die ganz langsam durch die freigelegte Öffnung an der Antherenspitze gepreßt wird.

Die Untersuchung der Öffnungsursachen bei den wasserblütigen Antheren stößt auf manche Schwierigkeiten. Diese kurzen Beiträge mögen zeigen, auf welcher verschiedenen Art und Weise die Pollenentleerung ermöglicht wird, nachdem hier überall die Faserschicht reduziert bzw. funktionslos geworden ist.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen in vorliegender Arbeit möchte ich in folgenden kurzen Sätzen zusammenfassen:

1. Die These Goebels, daß die Mikrosporangien der Angiospermen ein Endothecium besitzen, die der Pteridophyten und Gymnospermen ein Exothecium, gilt im Prinzip unanfechtbar.

2. Innerhalb des Kreises der Urticiflorae lassen sich im Wandbau der Antheren Reduktionserscheinungen feststellen, die zu einem scheinbaren Exothecium führen. Wichtige Übergangsstufen leiten zu einem Extrem bei den explodierenden Antheren der Urticaceae, die keine fibröse Faserzellschicht mehr ausbilden.

3. Auch von den anderen der sogenannten primitiven Familien, wie der Casuarinaceae, Proteaceae, Piperaceae, Euphorbiaceae, besitzen mehrere Vertreter ein scheinbares Exothecium; das ist kein primitives Merkmal, das an die Gymnospermen erinnert, sondern ein abgeleitetes, durch Reduktion entstan-

denes, was die phylogenetische Stellung jener „primitiven“ Familien beleuchtet.

4. Die Parasiten: Loranthaceae, Santalaceae, Hydnora und Balanophora weisen mannigfaltige Eigentümlichkeiten im Antherenbau auf. Arceuthobium besitzt ausnahmsweise ein richtiges Exothecium.

5. Die Acanthaceae und Solanaceae haben ein normales Endothecium; die Verdickungsleisten in der Epidermis sind unbedeutend und nicht bei der Öffnung der Antheren wirksam, von einem richtigen Exothecium kann daher keine Rede sein.

6. Die Hemmung, die kleistogame Blüten erfahren, macht sich auch im Endothecium bemerkbar; die Faserschicht ist hier allgemein reduziert gegenüber der in den Mikrosporangien der chasmogamen Blüten.

7. Die Antheren der normal unter Wasser blühenden Pflanzen bilden keine Faserschicht aus. Zostera besitzt den letzten Rest eines stark reduzierten, funktionslosen Endotheciums. Als Ersatz wirken bei der Öffnung der Antheren der meisten dieser wasserblütigen Formen Quellungserscheinungen in der Antherenwand, der Druck der Pollenmasse ist dabei nicht wirksam.

Vorliegender Auszug entstammt einer größeren Arbeit (mit 75 Zeichnungen), die vom Pflanzenphysiologischen Institut Nymphenburg der Universität München verwahrt wird und dort von Interessenten eingesehen werden kann.

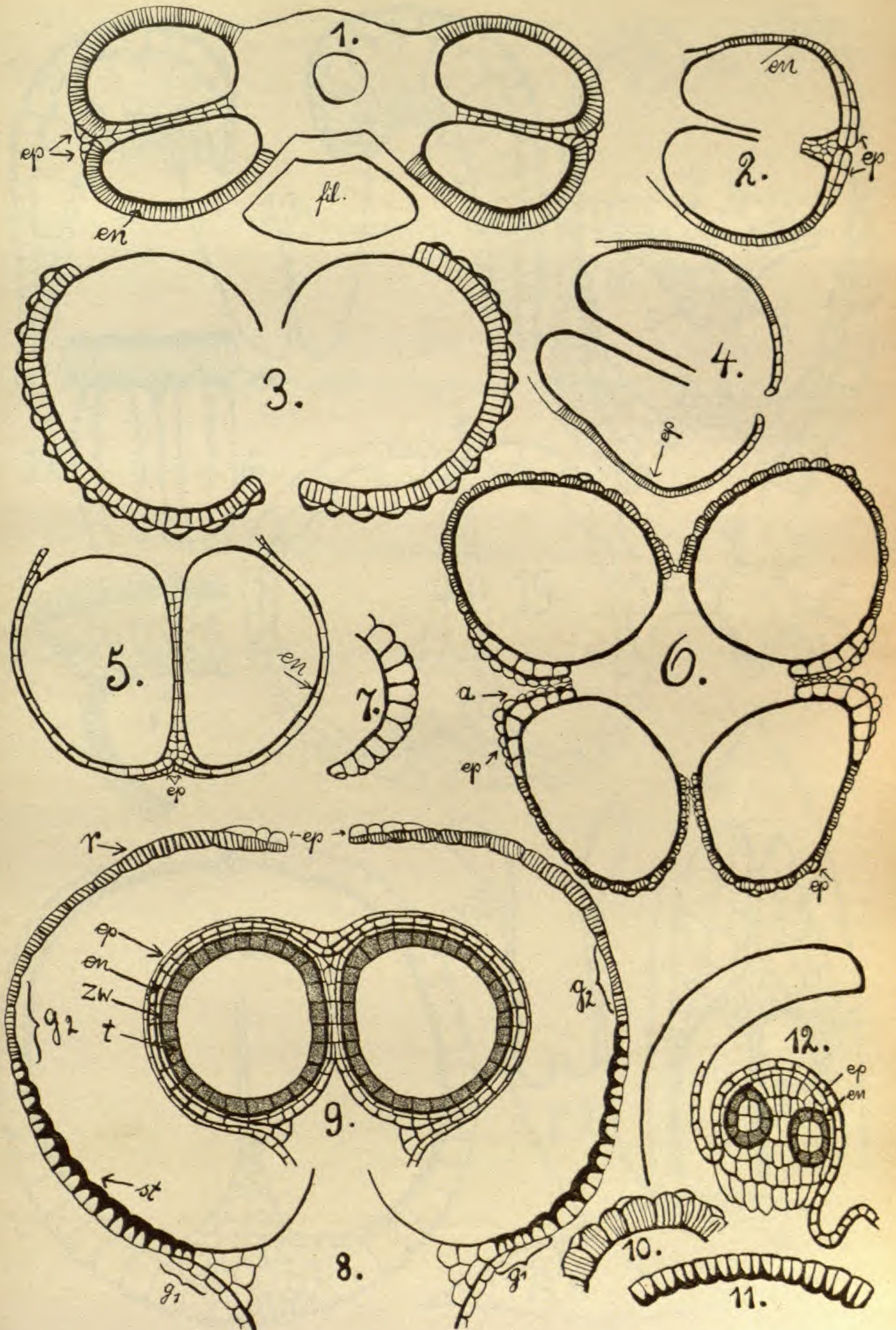
München, im Dezember 1921.

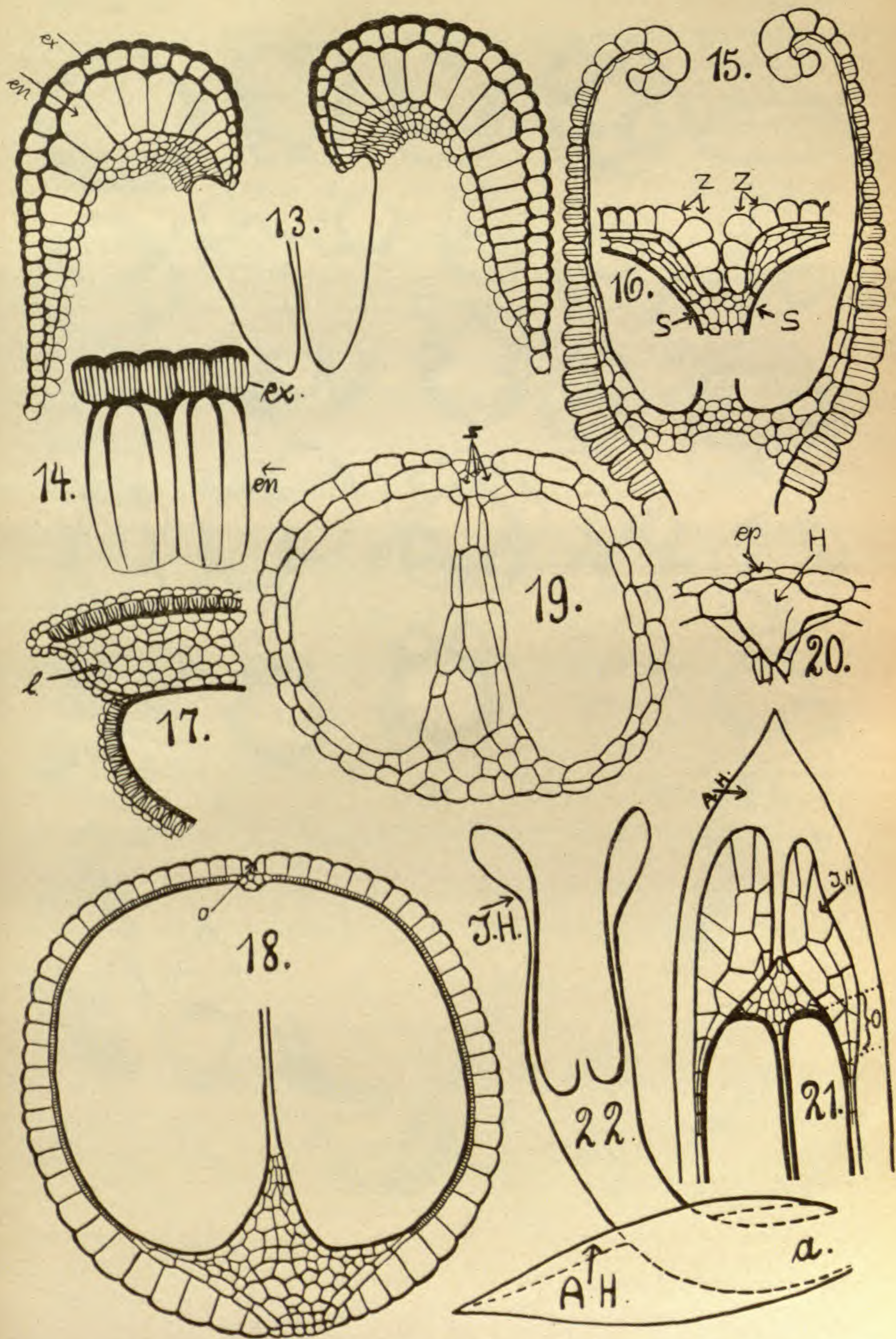
Dr. Staedtler.

Literaturverzeichnis.

1. Purkinje, J. E., De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis. (Breslau 1830.)
2. Mohl, H. v., Über die fibrösen Zellen der Antheren. (Flora 1830.)
3. Mohl, H. v., Vermischte Schriften botanischen Inhaltes. (Tübingen 1845.)
4. Chatin, A., De l'anthere, recherches sur le developpement, la structure et les fonctions de ses tissus. (Paris 1870.)
5. Schinz, H., Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. (Dissertation Zürich 1883.)
6. Schrodtt, J., Das Farnsporangium und die Anthere. (Flora 1885.)
7. Steinbrinck, C., Grundzüge der Öffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporenbehältern. (Jaarboek Botanisch VII, Gent 1895.)
8. Steinbrinck, C., Über den ersten Öffnungsvorgang der Antheren. (Berichte der D. B. G. 1909, Bd. XXVII.)
9. Schwendener, S., Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. (Sitz.-Ber. d. K. preuß. Akad. d. W., Berlin 1899.)

10. Colling, J. F., Das Bewegungsgewebe der angiospermen Staubbeutel. (Diss. Berlin 1905.)
11. Hannig, E., Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. (Jahrbuch für wiss. Botanik 1910, Bd. XLVII.)
12. Schneider, J. M., Über das Öffnen des Nahtgewebes der Antheren. (Berichte der D. B. G., Bd. XXIX, 1911.)
13. Schips, M., Zur Öffnungsmechanik der Antheren. (Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. XXXI, I. Abtlg., Heft 2, 1914.)
14. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil, 2. Heft. (Jena 1900.)
15. Goebel, K., Über die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen. (Flora 1902, Bd. XCI, Ergänzungsband.)
16. Artopoeus, A., Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Ericaceae. (Flora 1903, Bd. XCII.)
17. Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. (Jena 1920.)
18. Goebel, K., Über gepaarte Blattanlagen. (Flora 1911, Bd. CIIL.)
19. Heinricher, E., Über Bau und Biologie der Blüten von *Arceuthobium oxycedri*. (Sitz.-Ber. d. Math. Naturw. Klasse der K. Akad. d. W. Wien 1915, Bd. CXXIV, I.)
20. Popoviciu Barcianu, D., Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Onagraceae. (Diss. Leipzig 1874.)
21. Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. (Berlin 1883.)
22. Engler, Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. (Jahrbücher für wiss. Botanik X, 1876.)
23. Nabelek, Über die systematische Bedeutung des feineren Baues der Antherenwand. (Sitz.-Ber. d. math. naturw. Klasse d. K. Akad. d. W. Wien 1906, Bd. CXV, I.)
24. Bary, A. de, Prosobanche Burmeisteri. (Besonders abgedruckt aus den Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. X, 1886.)
25. Kuhn, E., Über den Wechsel der Zelltypen im Endothecium der Angiospermen. (Diss. Zürich 1908.)
26. Goebel, K., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorie. (Biologisches Zentralblatt 1904, Bd. XXIV.)
27. Rößler, W., Beiträge zur Kleistogamie. (Flora 1900, Bd. LXXXVII.)
28. Ritzerow, H., Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. (Flora 1908, Bd. XCVIII.)
29. Hegelmeier, F., Die Lemnaceae. (Leipzig 1868.)
30. Hegelmeier, F., Monographie der Gattung Callitriche. (Stuttgart 1864.)
31. Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. (Bonn 1868.)
32. Grönland, J., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Zostera. (Bot. Zeitg. 1851.)
33. Balfour, B., On the genus Halophila. (Transactions of the botanical Society Edinburgh, Vol. XIII, 1879.)
34. Straßburger, E., Beiträge zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. (Jahrbücher für wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII.)
35. Magnus, P., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas. (Berlin 1870.)
36. Jönsson, B., Om befruktningen hos släktet Najas samt hos Callitriche autumnalis. (Lunds. Univ. Årsskrift, Tom. XX.)





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [116](#)

Autor(en)/Author(s): Staedtler Gottfried

Artikel/Article: [Über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiospermen-Blüten 85-108](#)