

Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Erikaceen.

Von Albert Artopoeus.

Mit 84 Textfiguren.

Dafs in der Familie der Erikaceen im weitesten Sinne den Antheren, die den Pollen durch rundliche Poren oder kurze Spalten entlassen, ein Endothecium zur Bewirkung der Dehiscenz vollständig fehlt, ist zuerst von Chatin durch Untersuchungen an *Pirola*, *Monotropa*, *Rhododendron*, *Rhodothamnus*, *Kalmia*, *Vaccinium*, *Macleania*, *Erica* und *Epacris* nachgewiesen worden. Auf welchem anderen Wege aber diese Öffnungen zustande kommen, darüber hat er keine Erklärung gegeben. Von späteren Untersuchungen über den Öffnungsmechanismus der Erikaceenantheren, die nach Erscheinen von Chatins Werk „de l'anthere“ ausgeführt worden sind, sind mir folgende bekannt geworden. Abgesehen von einer in Goebels „Grundzügen der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie“ ohne nähere Angabe zitierten Bemerkung Hofmeisters, die sich möglicherweise auf die Erikaceen bezieht, dafs sich nämlich zuweilen jede Antherenhälfte am Scheitel durch einen Porus öffnet, der einfach durch Zerstörung einer kleinen Gewebepartie an dieser Stelle entsteht, ist von Leclerc du Sablon für *Erica cinerea* und die Arten der Gattungen *Azalea* und *Rhododendron* angegeben worden, dafs Resorption entsprechend vorgebildeter Gewebestellen die Ursache der Antherenöffnung sei. Der Bau der Anthere von *Rhododendron ponticum* ist ferner in Strasburgers botanischem Praktikum (II. Aufl.) beschrieben und ihre Öffnung durch Schrumpfung einer bestimmten Gewebepartie erklärt. Endlich ist eine Bemerkung Goebels über *Erica carnea* L. zu erwähnen; darnach wäre auch für diese Pflanze Schrumpfung des an der Stelle des späteren Porus kleinzelligen Gewebes die Ursache der Öffnung der Anthere.

Bei Anführung dieser Untersuchung (Goebel, „Organographie der Pflanzen“ pag. 782) ist auf die Notwendigkeit einer Nachuntersuchung der Antheren der Erikaceen hingewiesen. Denn wenn auch durch die allerdings spärlichen Angaben immerhin die Vermutung nahegelegt war, es möchte in dem ganzen, auch sonst so einheitlichen Verwandtschaftskreis der Erikaceen das Ausstäuben der Antheren stets durch Auflösung einer an bestimmter Stelle vorgebildeten Ge-

webepartie ermöglicht werden, so konnte eine Sicherstellung dieser Hypothese doch nur durch ergänzende Untersuchung möglichst vieler Erikaceengattungen in zahlreichen Vertretern geschehen.

Einen Versuch in dieser Richtung zugleich mit Berücksichtigung des Antherenbaues bei den Erikaceen im allgemeinen stellt der erste Teil der nachfolgenden Arbeit dar, während ein zweiter Abschnitt die Samenentwicklung in derselben Familie kurz behandeln soll.

Die Arbeit ist auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Professor G o e b e l ausgeführt worden; ich möchte gleich hier Gelegenheit nehmen, meinem hochverehrten Lehrer und bisherigen Chef für die gütige Unterweisung und Unterstützung, die er mir bei der Durchführung der Untersuchung zuteil werden liefs, verbindlichst zu danken.

Das Material zu meinen Untersuchungen lieferte mir einmal die einheimische Flora, dann die reiche Erikaceenkollektion des Münchener Kgl. botanischen Gartens; ausserdem verdanke ich der Zuvorkommenheit der Verwaltungen der botanischen Gärten zu Dresden und La Mortola mehrere Zusendungen wertvollen Materiales. Für die Erlaubnis, Material aus dem Herbarium des Kgl. botanischen Museum zu meinen Untersuchungen heranziehen zu dürfen, bin ich Herrn Professor Dr. R a d l k o f e r zu ergebenstem Danke verpflichtet.

So war ich in den Stand gesetzt, aus der Familie der Erikaceen Vertreter namentlich folgender Gattungen eingehender zu untersuchen: *Ledum*, *Rhododendron*, *Loiseleuria*, *Rhodothamnus*, *Kalmia*, *Phyllodoce*, *Andromeda*, *Lyonia*, *Arbutus*, *Vaccinium*, *Macleania*, *Calluna*, *Erica*, *Bruckenthalia*; zur Erzielung einer gewissen Vollständigkeit wurden noch die *Clethraceae* mit der Gattung *Clethra*, von den *Pirolaceen* die Gattungen *Pirola* und *Monotropa*, endlich von den *Epacridaceen* die Gattungen *Epacris* und *Styphelia* hinzugenommen. In der Gattungsbegrenzung und Artbezeichnung habe ich mich nach Dr u d e s Bearbeitung dieser vier Familien in Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, gerichtet.

Die Antheren der Erikaceen sind nicht nur durch die Art ihrer Dehiscenz, sondern auch in ihrem Habitus und Aufbau von dem typischen stark abweichend. Dabei ist innerhalb der Familie selbst wieder die Mannigfaltigkeit der Formen gross, indem grössere und kleinere Gruppen von Gattungen Antheren einer besonderen Gestalt besitzen.

Ihren äusseren Formverhältnissen nach am wenigsten kompliziert sind die Antheren, die für den Verwandtschaftskreis von *Rhododen-*

dron charakteristisch sind. Die beiden Pollenfächer einer Antherenhälfte treten äußerlich nicht sehr stark hervor und sind am Scheitel durch ein gemeinsames rundes Loch eröffnet (Fig. 1, 2). Das Filament setzt am Rücken der Anthere an, ein wenig über der Mitte; es ist schon unterhalb der eigentlichen Ansatzstelle ein kurzes Stück mit der Anthere verwachsen. Die Antheren von *Ledum* sind ganz ähnlich.

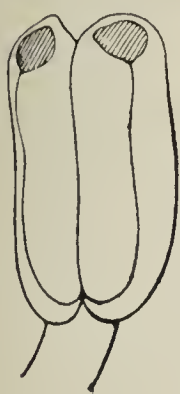


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

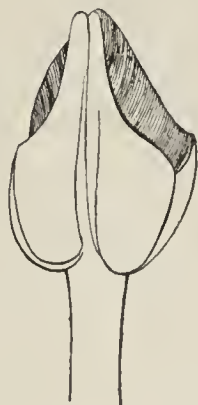


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

Fig. 1 und 2: *Rhododendron ferrugineum*, Anthere von vorn und von hinten.

Fig. 3 und 4: *Kalmia latifolia*, Anthere geschlossen und geöffnet.

Fig. 5 und 6: *Rhodothamnus chamaecistus*, Anthere von der Seite und von hinten.

Fig. 7, 8 und 9: *Phyllodoce taxifolia*, Anthere geöffnet von vorn, halbgeöffnet von vorn und von hinten.

Eine in den Antheren von *Rhododendron* und *Ledum* eben angedeutete Trennung der beiden Hälften nach oben hin tritt sehr viel stärker hervor an den Antheren der Gattungen *Kalmia*, *Rhodothamnus* und *Phyllodoce* aus der Untergruppe der *Phyllodoceae*, unter denen außerdem diejenigen von *Rhodothamnus chamaecistus* Rchb. und *Phyllodoce* durch leicht an der Spitze nach hinten umgebogene Hälften ausgezeichnet sind (Fig. 3—9). Ein wenig abseits steht die zu der-

selben Untergruppe gehörige *Loiseleuria procumbens* Desv., einmal durch die spaltförmige Dehiscenz in der ganzen Länge der Anthere und dann durch die weitgehende Isolierung beider Antherenhälften, die nur in der Gegend des Filamentansatzes miteinander vereinigt sind (Fig. 10, 11).

Ebenfalls rundliche Öffnungen, wenn auch von größerer Ausdehnung als *Rhododendron* an den Antheren sie aufweist, finden sich zur Pollenentleerung etwas unter dem Scheitel jeder Antherenhälfte und stark nach der Seite gewendet in der Hauptgruppe der Ericoideae, der letzten nach der systematischen Reihenfolge. Bei den zu dieser Gruppe gehörenden Ericaarten (Fig. 12) hängen aber die Antherenhälften nur in ihrem unteren Teile ein kurzes Stück miteinander zusammen, indem das Filament, das unter der Anthere nach rückwärts ausbiegt, gewissermaßen von hinten her dann zwischen die Antheren-



Fig. 10.



Fig. 11.

Loiseleuria procumbens,
halbgeöffnete Anthere von
hinten und von der Seite.

hälften hineingewachsen ist und sie so zusammenhält. Die übrigen Gattungen weisen, soweit ich sie untersucht habe, entsprechende Verhältnisse auf. Bei allen zeigen sehr viele Arten jede Antherenhälfte nach rückwärts in Anhänge verlängert, die bald spornartig, bald schaufelgeweihförmig, bald kurz und schwächlich ausgebildet sind. (Eine sehr gute Abbildung der Anthere von *Calluna vulgaris* L. gibt Drude l. c.)

Unter den Vaccinoideae dagegen trifft man einerseits Formen, die jede Antherenhälfte röhrenartig ausgezogen zeigen; am Ende der schräg abgeschnittenen Röhren liegt die freie Außenöffnung. Als Beispiel sei die Gattung *Vaccinium* angeführt. Die andere Ausbildungsform der Antheren in dieser Gruppe repräsentieren die von *Macleania*, bei der jeder Anthere eine einzige häutige vorn in ihrer ganzen Breite weit herab geöffnete Röhre aufgesetzt ist (Fig. 13, 14, 15).

Die Gruppen Andromedeae und Gaultherieae der Unterfamilie der Arbutoideae, die der systematischen Reihenfolge nach zwischen den Rhododendroideae und Vaccinoideae steht, zeigen in der Ausbildung ihrer Antheren wechselnde Verhältnisse und zwar einerseits Ähnlichkeit mit den Antheren der Rhododendroideae, anderseits Hineigung zum Antherenbau der Vaccinoideae, je nachdem die Öffnungen unmittelbar am oberen Ende der Pollensäcke liegen, wie z. B. bei *Andromeda polifolia* L. (Fig. 16—18), oder längere oder kürzere Aus-

schütteröhren jeder Antherenhälfte aufgesetzt sind. Die Mannigfaltigkeit der Antherenformen namentlich letzterer Art wird außer durch

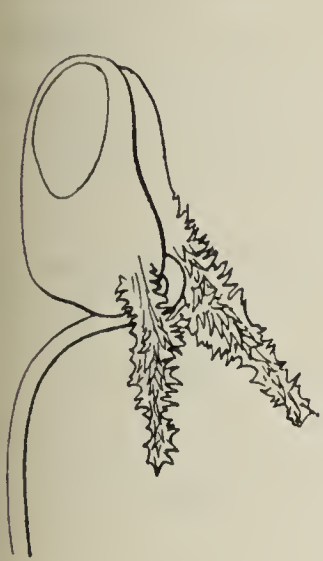


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.

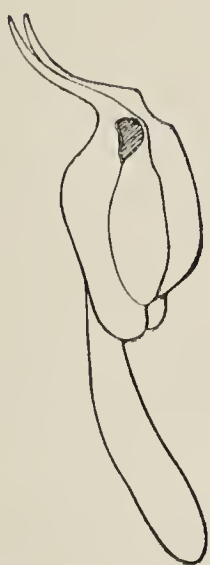


Fig. 18.

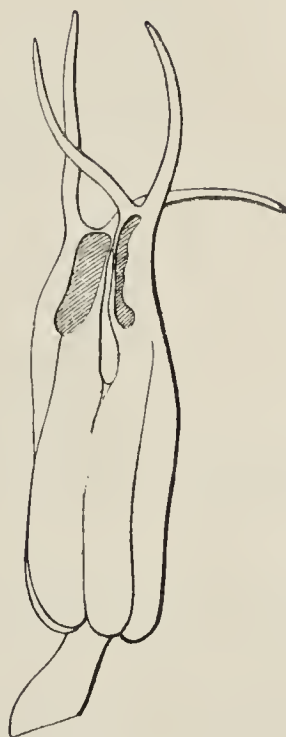


Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.

Fig. 12: Anthere von *Erica aggregata*.

Fig. 13: Anthere von *Vaccinium Myrtillus*, schräg von hinten.

Fig. 14 und 15: *Macleania punctata*, Anthere von der Seite und von vorn.

Fig. 16, 17 und 18: *Andromeda polifolia*, Anthere von vorn, von hinten und von der Seite.

Fig. 19: Anthere von *Andromeda speciosa* von vorn.

Fig. 20 und 21: Anthere von *Lyonia calyculata* von hinten und von der Seite.

die wechselnde Länge der Röhren vor allem durch die Vielgestaltigkeit der selten fehlenden Grannen erhöht. Während *Andromeda polifolia* über der Öffnung auf jeder Antherenhälfte nur eine Granne

trägt, zeigt *Andromeda speciosa* Michx. auf jeder Ausschüßtröhre zwei lange, rechts und links von der Öffnung emporstrebende Grannen (Fig. 19); viele Arten der Gattungen *Pernettya* und *Leucothoë* besitzen dagegen an jeder Antherenhälfte rechts und links von der Öffnung nur zwei kurze Spitzen. Die unbegrannten Antheren von *Lyonia calyculata* Rchb. sind in ihrem ganzen Habitus denen der *Vaccinium*-arten am meisten ähnlich (Fig. 20, 21).

So sehr verschieden auch alle bisher besprochenen Antherenformen der *Rhododendroideae*, *Arbutoideae*, *Vaccinoideae* und *Ericoideae* in ihrer äußeren Erscheinung sind, so zeigen sie doch alle in dem einen Punkt Übereinstimmung: das Filament setzt am Rücken der Anthere an, und das aus ihm in die Anthere eintretende Gefäßs-



Fig. 22.

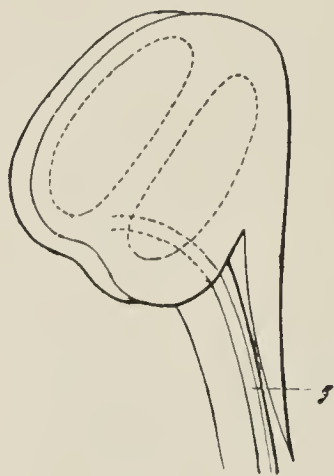


Fig. 23.

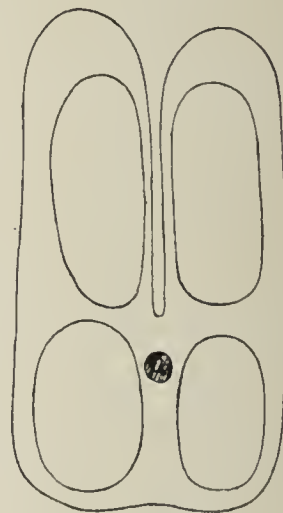


Fig. 24.

Fig. 22 und 23: *Erica arborea*, zwei Stadien der Entwicklung einer Anthere; Fig. 23 aus mehreren aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert; G = Gefäßbündel.

Fig. 24: Längsschnitt (transversal) einer jungen Anthere von *Erica arborea*.

bündel verläuft in dem die Antherenhälften verbindenden Teile umbiegend gegen das untere Ende der Anthere hin.

Wie diese Abweichung von dem normalen Bau einer Anthere zustande kommt, ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte dieser Antheren. Verfolgt man die Entstehung einer Anthere bei einer *Erica*-art, z. B. bei *Erica arborea* L. (Fig. 22—24), so sieht man schon sehr früh die Anthere sich einkrümmen, so daß die eigentliche Oberseite kaum zur Entwicklung kommt. Um so mehr wird die Unterseite der Antherenanlage im Wachstum gefördert, allerdings nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleich stark. Indem in der Mitte ein schmaler Streifen im Wachstum zurückbleibt, wachsen die seitlichen Teile zu zwei durch einen tiefen Spalt getrennten Auswüchsen aus, und zugleich mit ihnen werden so die ursprünglich rundlichen An-

lagen der Pollenfächer zu den langgestreckten Pollensäcken der fertigen Anthere. Unterhalb vom Scheitel dieser Neubildungen entstehen dann nach der Seite gewendet die Öffnungen, auf ihrem Rücken die Hörner. Die Entwicklung einer Anthere von *Vaccinium Vitis Idaea*, die ich vergleichsweise untersucht habe, unterscheidet sich von dem eben für *Erica arborea* geschilderten Verhalten nur dadurch, daß zunächst die Antherenanlage nach der Einkrümmung auf der ganzen Unterseite nach oben auswächst und erst zuletzt jede Antherenhälfte

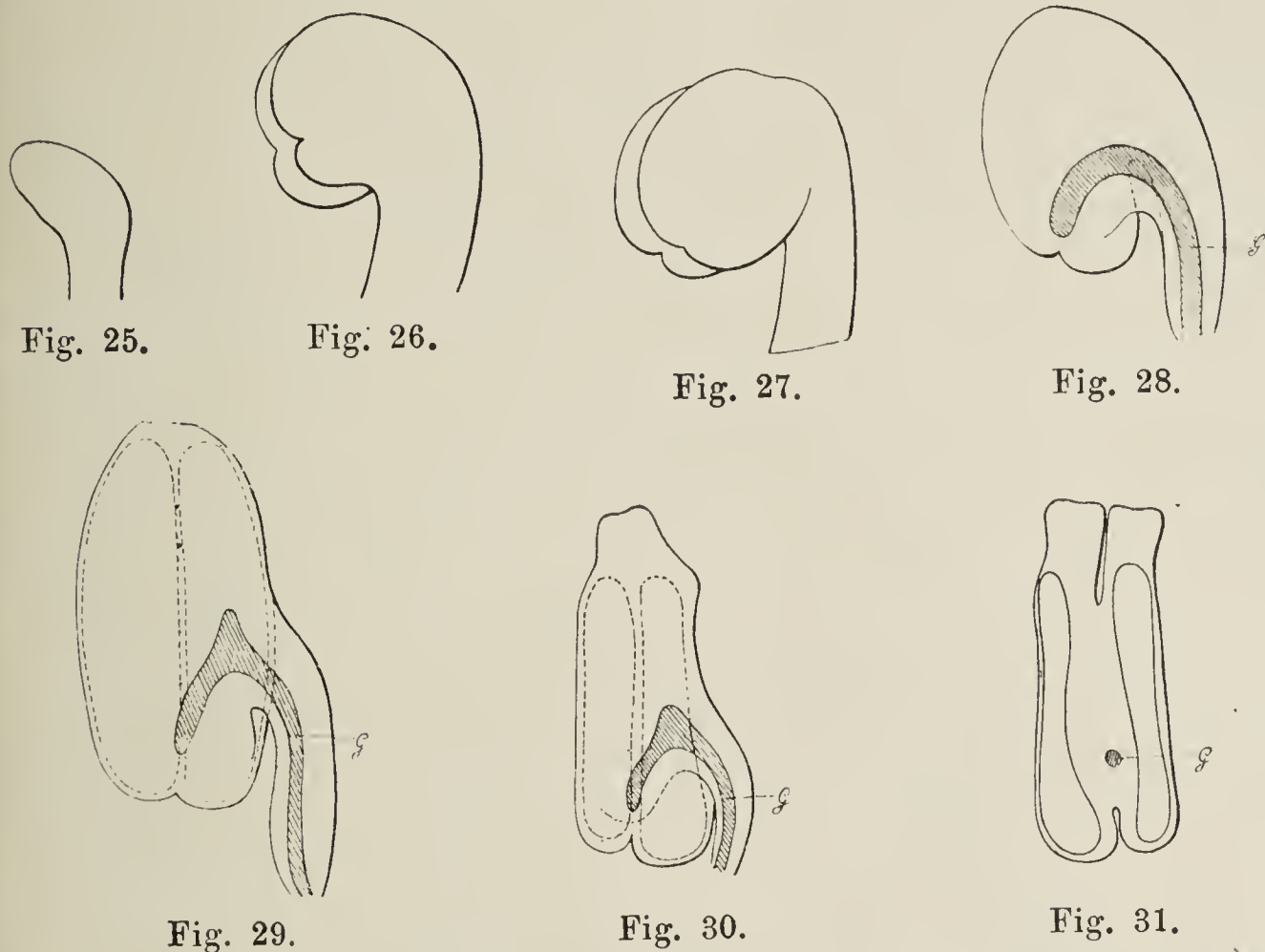


Fig. 25, 26, 27, 28, 29, 30: Verschiedene Stadien der Entwicklung einer Anthere von *Vaccinium*, u. zw. von *Vacc. Vitis Idaea* (Fig. 25, 26, 27, 28, 29) und von *Vacc. Myrtillus* (Fig. 30). *G* = Gefäßsbündel. Fig. 28, 29, 30 aus mehreren aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert.

Fig. 31: Längsschnitt (transversal) einer jungen Anthere von *Vaccinium Myrtillus*. *G* = Gefäßsbündel.

noch für sich nach oben sich verlängert (Fig. 25—31). Daher reicht, wie transversal geführte Längsschnitte zeigen, die Verwachsung beider Antherenhälften bei *Vaccinium Vitis Idaea* viel weiter hinauf als bei *Erica arborea*. Aus dem zunächst noch meristematischen Scheitel jeder Antherenhälfte entwickeln sich dann ziemlich spät erst die Ausschütteröhren; etwas unterhalb von ihrer Basis entstehen am Rücken zuletzt die Hörner. Es entspricht also sowohl bei *Erica arborea* wie bei *Vaccinium Vitis Idaea* und, da man die Antherenformen, wie sie

diese beiden Arten repräsentieren, als die Typen betrachten kann, auf die sich alle andern zurückführen lassen, auch bei allen bisher erwähnten Erikaceenantheren dem Konnektiv einer nach dem gewöhnlichen Typus gebauten Anthere das von dem umgebogenen Gefäßs-

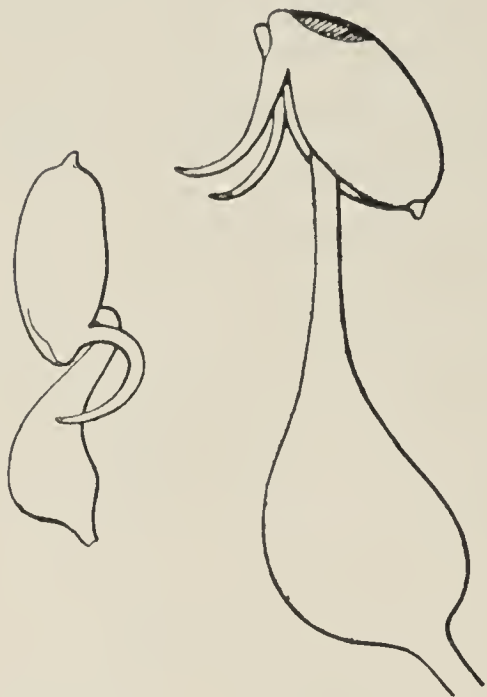


Fig. 32.

Fig. 33.



Fig. 34.



Fig. 35.

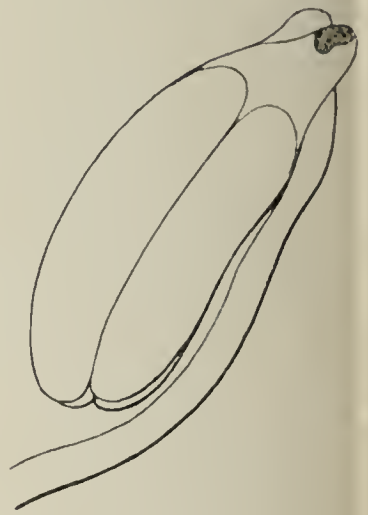


Fig. 36.

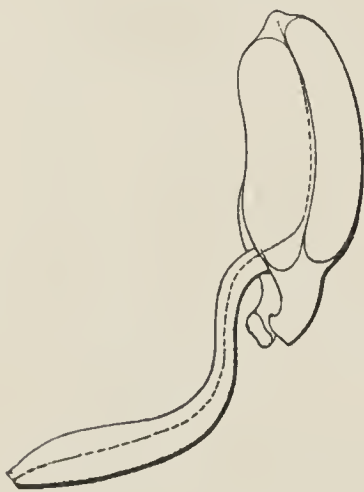


Fig. 37.

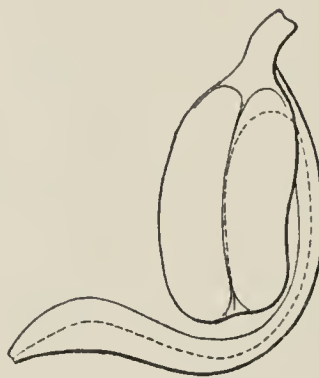


Fig. 38.

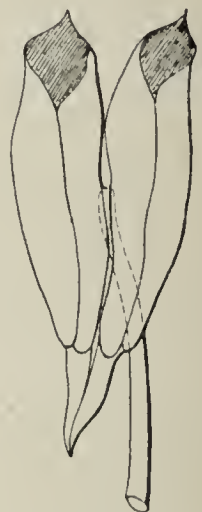


Fig. 39.

Fig. 32 und 33: Anthere von *Arbutus Unedo* in Knospenlage und umgekippt; die starke Behaarung des Filaments nicht gezeichnet.

Fig. 34: Anthere von *Pirola minor*.

Fig. 35: Anthere von *Pirola secunda* in Knospenlage.

Fig. 36: Anthere von *Pirola rotundifolia*.

Fig. 37 und 38: Anthere von *Pirola uniflora* in Knospenlage und umgekippt.

Fig. 39: Anthere von *Clethra arborea*, aus geöffneter Blüte.

bündel durchzogene Gewebe zwischen den Antherenhälften; sein unteres Ende ist die eigentliche Spitze der Anthere.

Die Untergruppe der *Arbuteae* aus der Unterfamilie der *Arbutoideae* weicht allein unter allen Erikaceen in Bezug auf den Filament-

ansatz von dem für die übrigen geschilderten Verhalten ab: in den Gattungen *Arbutus*, *Arctostaphylos* und *Arctous* sind die Antheren kippend an den Filamenten befestigt. In Knospen sind sie aufgerichtet und zeigen die Öffnungsstellen an der Außenseite unten; die durch eine kurze Verlängerung des Konnektivs markierte Spitze der Anthere ist nach oben gekehrt, zugleich ist das Filament stark nach innen eingekrümmt. Beim Aufblühen wird diese Krümmung ausgeglichen, die Anthere kippt um und bringt so die Öffnungen und die stets vorhandenen hornartigen Anhänge in die richtige Lage (Fig. 32, 33).

Analoge Verhältnisse weisen die Antheren in den Gattungen *Pirola* und *Clethra* auf; auch bei diesen werden sie beim Aufblühen umgekippt. Der die freie Außenöffnung enthaltende Teil jeder Antherenhälfte ragt als Verlängerung über den Filamentansatz hinaus, bei den Gattungen der *Arbuteae* nur wenig, bei der Gattung *Pirola* der eigentümlichen Bildung der Öffnungen entsprechend sehr viel mehr. Besonders stark aber ist dies bei *Clethra* der Fall, wo nur in der oberen Hälfte ein Konnektiv die Antherenhälften verbindet, so daß nach dem Umkippen das Filament in der Mitte der Anthere am Rücken anzusetzen scheint und die Antherenhälften von hier an frei nach oben spreizen (Fig. 34—39).

Auch die durch Zweifächerigkeit ausgezeichneten Antheren der Epakridaceengattungen *Epacris* und *Styphelia* sind nach unten hängend an ihren Filamenten befestigt und kehren so die Unterseite, längs deren Mittellinie sie sich ihrer ganzen Länge nach durch einen Spalt öffnen, nach der Mitte der Blüte.

Die Entwicklungsgeschichte der Antheren, wie sie bei *Arbutus*, *Pirola* und *Clethra* vorkommen, ist einfacher als die für die Antheren von *Erica* und *Vaccinium* oben geschilderte. Die Antheren werden von vornherein in aufrechter Stellung angelegt, die sie beibehalten, bis die Blüte sich öffnet. Durch stärkeres Wachstum der Unterseite nach unten entstehen auch an ihnen die Teile, in denen die Öffnungen sich bilden und die Hörner der *Arbuteae* sich anlegen. Besonders auffallend ist dieses „hypopeltate“ Auswachsen der Antheren bei *Clethra*.

Vergleicht man die Entwicklungsgeschichte der Antheren der Gruppe von *Arbutus*, *Pirola* und *Clethra* mit der der Antheren von *Erica*, *Vaccinium* u. s. w., so besteht der einzige Unterschied darin, daß bei den zuerst genannten die Antheren kurz vor der Entleerung umkippen, während bei der zweiten Gruppe die Einkrümmung auf ein früheres Stadium verlegt erscheint; die Teile der Antheren aber, an denen die Öffnungen und Anhänge entstehen, kommen in beiden

Fällen durch Auswachsen der Antheren an der Unterseite zustande. Da also der Ort der Neubildungen im Grunde genommen in allen Fällen genau derselbe ist, lassen sich alle Erikaceenantheren auf ein Schema etwa der Art zurückführen, daß an einer ihre Spitze vorn abwärts krümmenden Anthere am Scheitel der emporgewölbten Unterseite die Öffnungen, an deren Rücken die hornartigen Anhängsel sich befinden.

Außer der Dehiscenz sind es die so häufig an den Erikaceenantheren ausgebildeten Hörner und Grannen, die deren äußere Erscheinung zu einer auffälligen machen; hat doch ihr häufiges Vorkommen dem ganzen Verwandtschaftskreis der Erikaceen den Namen „Bicornes“ verschafft. In der Mehrzahl der Fälle sind sie in den Unterfamilien der Arbutoideae, Vaccinoideae und Ericoideae an den Antheren vorhanden, während sie in der Unterfamilie der Rhododendroideae völlig fehlen. Ihr Auftreten steht augenscheinlich damit im Zusammenhang, daß die Antheren der Erikaceen, vor allem der drei genannten Unterfamilien, darauf eingerichtet sind, daß die Insekten, die die Bestäubung vollziehen, den Pollen an den Antheren nicht abstreifen, sondern bei dem Versuche des Eindringens in die Blüte, um zu dem meist reichlich gebildeten Honig zu gelangen, an die Antheren stoßen und so durch Schütteln derselben ihren Körper mit Pollen beladen. Dieses Prinzip der Pollenentleerung prägt sich aus in der Form und Lage der Antherenöffnungen, sowie auch in der Beschaffenheit des Pollens, der leicht, glatt und locker zuweilen auch bei hängender Lage der Blüten von selbst auf die Narbe herabfällt und diese bestäubt und auch, wie dies für einige Arten, z. B. *Erica carnea*, angegeben wird, Bestäubung durch den Wind ermöglicht. (Nur bei einigen Formen der Gruppe der Rhododendroideae sind die Pollentetraden durch Viscinfäden verbunden.) Die Hörner und Grannen werden in der blütenbiologischen Literatur als „Schüttelvorrichtungen“ bezeichnet; ihr Vorkommen scheint abhängig von der Gestalt der Blüten, doch läßt sich eine streng giltige Regel nicht aufstellen. Meist vorhanden sind die Hörner in den krugförmigen Blüten und reichen dann oft, wie z. B. bei *Erica aggregata*, *arborea*, *gracilis*, *Vaccinium Myrtillus* und *uliginosum* u. a., von dem Rücken der um den Griffel dicht und regelmäßig gestellten Antheren bis an die Blumenkronwand, so daß die Antheren, wo auch ein Insekt einzudringen versucht, angestoßen werden müssen. Sie fehlen dagegen in allen weitgeöffneten Blüten, so bei den Pirolaarten, bei *Clethra*, bei allen Rhododendroideae, deren Antheren auf langen Filamenten sitzen,

ferner bei den Ericaarten u. a., deren Antheren über den Rand der Blumenkrone hinausragen, z. B. bei *Erica carnea*, oder von einer nach vorn kontinuierlich sich erweiternden Blumenkronröhre umgeben sind, z. B. bei *Erica hiemalis* (Fig. 40). In reduzierter Form fand ich die



Fig. 40.

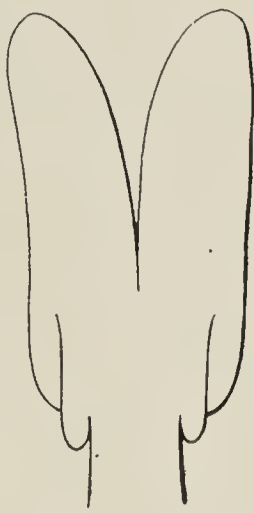


Fig. 41.



Fig. 42.

Fig. 40: Anthere von *Erica hiemalis*.

Fig. 41: *Erica blanda*, junge Anthere mit den Anlagen der Anhängsel.

Fig. 42: *Erica blanda*, fertige Anthere.

Anhängsel bei *Erica blanda* als kurze dem Filament angeschmiegte Fortsätze jeder Antherenhälfte (Fig. 41, 42); die Blumenkrone ist bei dieser Art langgestreckt tonnenförmig. Unbewehrt sind auch die Antheren der *Vaccinium*arten mit zurückgeschlagener Blumenkrone, so von *Vaccinium oxycoccos* und *macrocarpum*, bei denen der Zugang zum Honig schon durch die dicht aneinander gerückten Staubblätter mit ihren hinreichend breiten Filamenten genügend versperrt ist. *Vaccinium Vitis Idaea* und *corymbosum* zeigen trotz der krugförmig-bauchigen Blumenkrone keine Hörner an den von dieser umschlossenen Antheren. Eine ähnliche Funktion wie die Grannen besitzt wohl auch der lange sterile Fortsatz, in den die unbegrannten Antheren von *Clethra arborea* und anderer Arten dieser Gattung verlängert sind, bei der wie bei *Arbutus* und *Pirola* die leichte Beweglichkeit der Antheren um den Filamentansatz die Entleerung des Pollens erleichtert.

Da die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ergeben hat, daß die Antheren der Erikaceen nach einem Schema gebaut sind, so liegt die Frage nahe, ob auch in Bezug auf die Bildung der Öffnungen Einheitlichkeit herrscht. Diese Frage muß bejaht werden, wenn man von *Clethra* und den Epakridaceen *Epacris* und *Styphelia*

sowie von *Monotropa* und *Loiseleuria* absieht, denn als Resultat meiner Untersuchungen hat sich ergeben, daß mit Ausnahme von *Clethra* nirgends bei den Erikaceen ein typisches Endothecium sich findet, sondern daß abgesehen von *Loiseleuria*, *Monotropa* und den Epakridaceen, bei denen eine Art Exothecium ausschließlich die Dehiscenz bewirkt, bei allen anderen Erikaceen einschließlic der Pirolaceen die Bildung der länglichen oder rundlichen Antherenöffnungen im wesentlichen beruht auf der Zerstörung eines an der betreffenden Stelle entsprechend vorgebildeten Gewebes. Dieses Gewebe, dessen Entfernung durch die beiden Vorgänge der Resorption und Schrumpfung erfolgt, tritt im allgemeinen in hinreichender Breite an die Oberfläche, von der aus auch die Auflösung beginnt. Erreicht das Resorptionsgewebe die Oberfläche nur wenig wie bei *Kalmia* oder gar nicht wie bei *Rhodothamnus*, *Phyllodoce*, *Arbutus* und seinen Verwandten *Arctostaphylos* und *Arctous*, so kommt es zur Ausbildung eines Exothecium in der Umgebung der Öffnungsstelle, das bei *Kalmia* und namentlich bei *Rhodothamnus* und *Phyllodoce* von der endotheciumähnlich verdickten zweiten Zellschicht der Antherenwand in seiner Funktion unterstützt wird, die Wirkung der Gewebeauflösung noch zu vervollständigen; bei *Loiseleuria*, *Monotropa* und den Epakridaceen ist das Exothecium in ganzer Länge der Anthere ausgebildet.

Der typische Fall ist also meiner Ansicht nach der, daß durch Gewebeauflösung eine runde oder längliche Öffnung im oberen Teile jeder Theka unmittelbar über beiden Fächern und der sie trennenden Scheidewand gebildet wird und der Beschaffenheit des sie umgebenden Gewebes entsprechend nach ihrer Bildung dauernd in gleicher Ausdehnung geöffnet bleibt.

Diese Verhältnisse finden wir in erster Linie bei den Gattungen *Erica*, *Calluna* und *Bruckenthalia*. An der Stelle, wo sich die Öffnung bilden soll, sind in entsprechend jungen Blütenknospen die einander zugekehrten verhältnismäßig flachen Außenseiten je zweier benachbarten Theken, im allgemeinen also in ihrer oberen Hälfte, so dicht miteinander verklebt, daß eine Trennungslinie zwischen den beiden Antherenhälften nicht mehr zu erkennen ist und das Gewebe ganz einheitlich erscheint. Zugleich heben sich die oberflächlichen Schichten an der Berührungsstelle durch geringe Größe ihrer Zellen und deutliche, verhältnismäßig groß erscheinende Kerne stark ab; diese Gewebepartien erweisen sich von vornherein sehr plasmareich und stark färbbar. Auf Schnitten durch etwas ältere Knospen erscheinen dann diese Zellen erfüllt von einer körnigen, weißlichen

Masse; in ihr sind die Zellwände und die Kerne bald nur mehr undeutlich sichtbar. Dies ist das erste Stadium der Auflösung dieser Zellen, die vermutlich erfolgt durch Bildung und Ausscheidung von Enzymen innerhalb der Zellen selbst. Schliesslich findet man zwischen

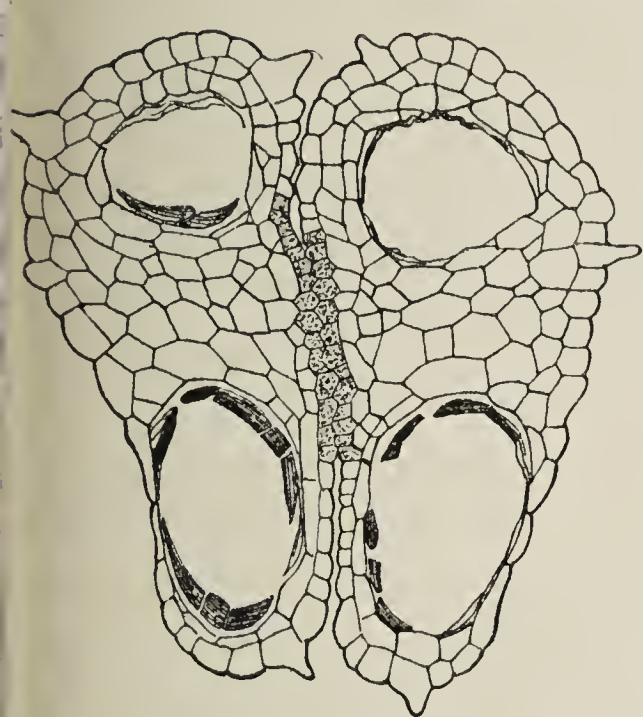


Fig. 43.

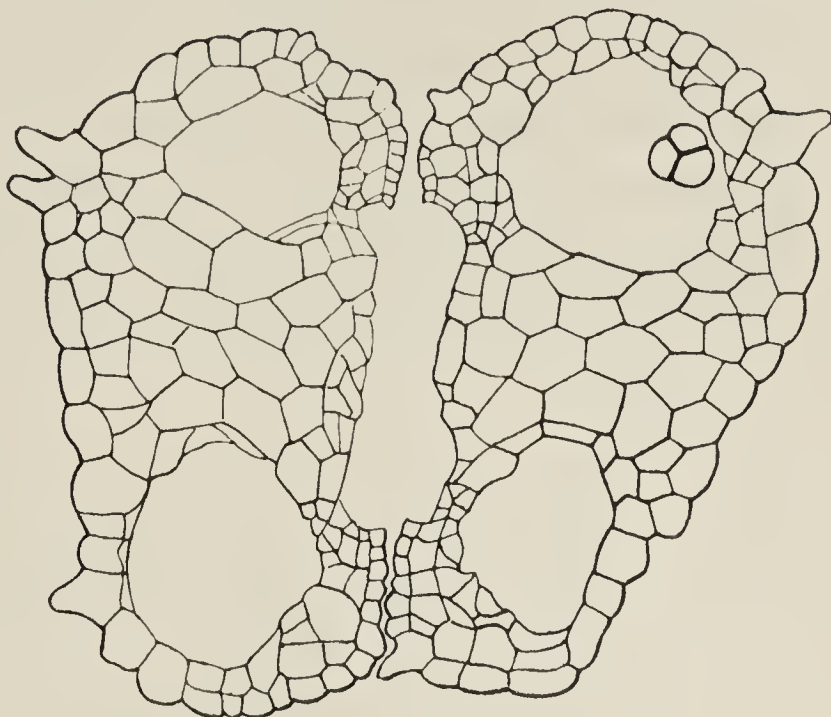


Fig. 44.

Fig. 43: *Erica aggregata*, Querschnitt durch die Öffnungsstelle zweier Hälften benachbarter Antheren. Resorptionsgewebe punktiert.

Fig. 44: *Erica aggregata*, Querschnitt zweier Antherenhälften. Das Resorptionsgewebe ist aufgelöst.

den Antherenhälften an der Stelle der späteren Öffnung nur noch diese weissliche Masse, während die unter der zerstörten Zellschicht gelegenen Zellagen zusammenzuschrumpfen beginnen, bis die Anthere völlig geöffnet ist. Der Durchbruch nach den Fächern hin erfolgt dabei links und rechts von der Scheidewand in mehr oder weniger deutlichen kleinzelligen Streifen. Dafs durch die Resorption direkt ein Zugang zu den Fächern durch die Wand hindurch entstanden wäre unter nachheriger Einschrumpfung der stehen gebliebenen Scheidewand, habe ich nie beobachtet; wohl aber verbreitert sich gewöhnlich der Streifen des Resorptionsgewebes um ein oder zwei Zellen nach den Fächern hin (Fig. 43—46).

Von Ericaarten habe ich namentlich *Erica blanda* Andr., *ventrosa* Sweet, *aggregata* Wendl., *arborea* L., *hiemalis* (Gartenbastard), *carnea* L. untersucht und überall dieselben Verhältnisse gefunden. Somit ist die Angabe von Leclerc du Sablon für *Erica cinerea* durch meine Untersuchungen im Prinzip bestätigt; über den Verlauf der von ihm angenommenen Resorption macht er weiter keine Mitteilung. Goebels Vermutung hingegen, dafs Schrumpfung bei *Erica*

carnea die Öffnungsursache sei, bedarf dahin der Ergänzung, daß jenem Prozeß ein anderer, nämlich der der Auflösung für bestimmte Zellschichten vorausgeht.

Auflösungserscheinungen, ähnlich den für die äußersten Zellschichten an der Öffnungsstelle geschilderten, konnte ich, obwohl sie zu finden wahrscheinlich gewesen wäre, in der Fächerscheidewand nicht beobachten. Diese Scheidewand ist von der Innenwand der Theke her stark entwickelt; in ihr tritt nahe dem Außenrand und der Anheftung der Fächerwände an sie unterhalb der Öffnungsstelle bis zum unteren Ende der Antherenhälfte ein Streifen enger und kurzer Zellen

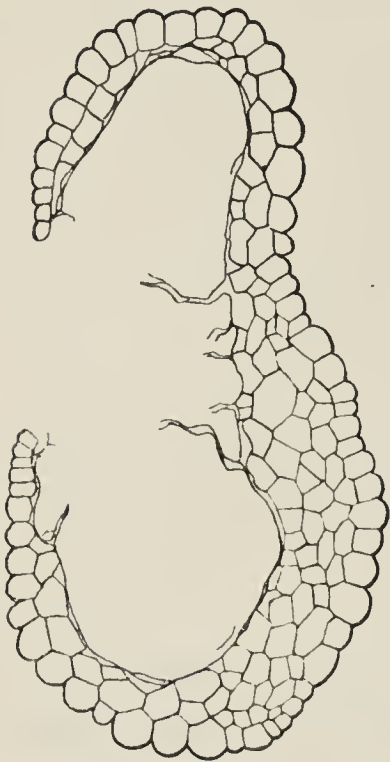


Fig. 45.

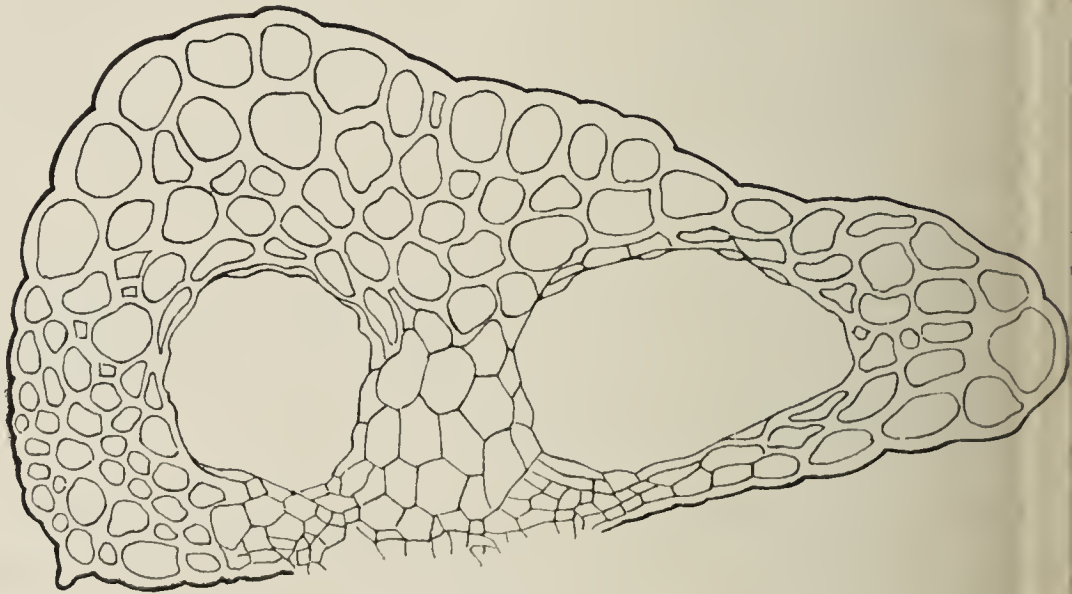


Fig. 46.

Fig. 45: Querschnitt einer geöffneten Antherenhälfte von *Erica hiemalis*.

Fig. 46: Querschnitt einer Antherenhälfte von *Erica ventrosa*; das Resorptionsgewebe größtenteils aufgelöst; die einfach konturierten Zellen der Fächerscheidewand verschrumpfen.

auf, der die Vereinigung beider Fächer zu einem Fach herbeiführt, indem seine Zellen zuerst und dann die übrigen Zellen der Scheidewand verschrumpfen. Hier wie weiter oben sind die Reste der verschrumpften Zellen in der völlig reifen und entleerten Anthere noch vorhanden.

Die Wand der reifen geöffneten Anthere ist stark kutinisiert, die einzelnen Epidermiszellen sind papillös vorgewölbt; die Schichtzellen sind nur an den Stellen stärkster Krümmung der Antherenwand erhalten und dann ebenfalls schwach verdickt und kutinisiert.

Die Form der Öffnung ist bei den einzelnen *Erica*-arten verschieden; sie kann fast rund, aber auch langgezogen sein; sie erstreckt

sich meist über die Hälfte oder ein Drittel der Länge der Antherenwand. Sie beginnt immer etwas unter dem oberen Rand und ist nach der Seite gewendet. Bei *Calluna* ist die Öffnung spaltförmig und verhältnismäßig lang, sie nimmt ungefähr zwei Drittel der ganzen Länge der Wand ein.

Bruckenthalia weicht von dem für *Erica aggregata* angegebenen Verhalten nur in der Weise ab, daß die einander zugekehrten Antherenhälften wohl über und unter, sowie rechts und links von den Öffnungsstellen miteinander verzahnt sind; im Umkreis der späteren Öffnung aber weicht jederseits die Wand muldenförmig zurück, so daß hier zwischen den Antherenhälften ein Hohlraum entsteht (Fig. 47).

Abweichend von dem eben für *Erica aggregata* geschilderten Verhalten entstehen bei *Ledum latifolium* Ait. und *Rhododendron ferrugineum* L. die runden Scheitelöffnungen entgegen der Angabe von Leclerc du Sablon allein durch Schrumpfung eines kleinzelligen, fast dreieckigen Gewebestückchens, das man mit Strasburger auffassen kann als „den Scheitel der die zwei Pollenfächer jeder Antherenhälfte trennenden Scheidewand“, die hier

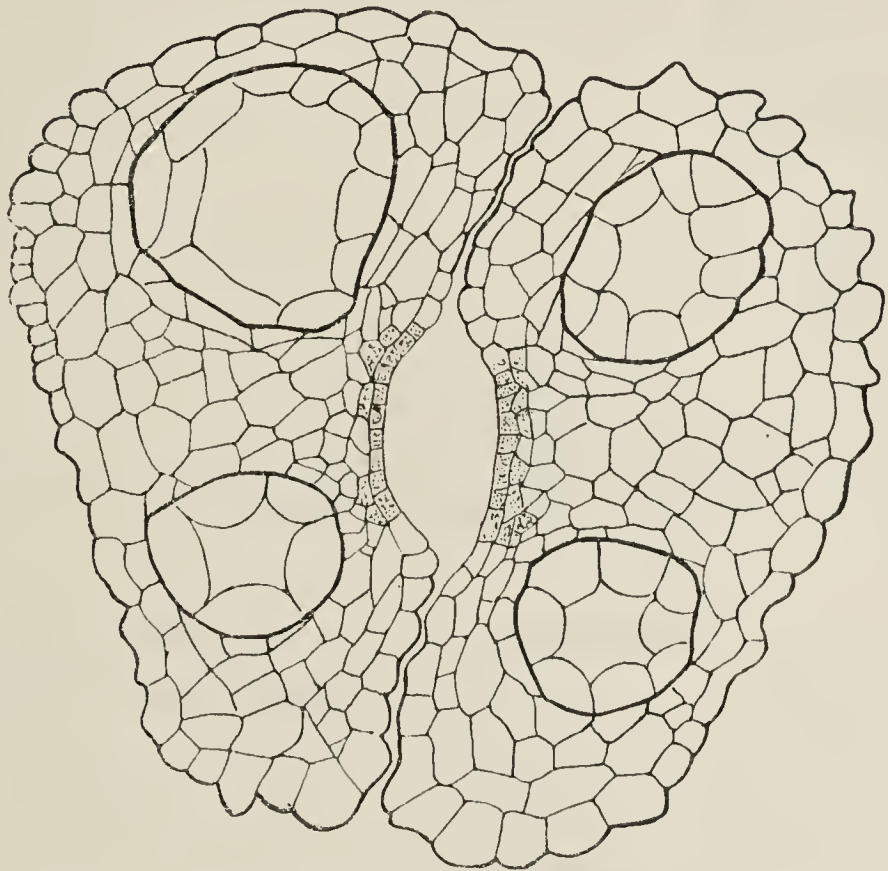


Fig. 47. Querschnitt zweier Antherenhälften von *Bruckenthalia spiculiflora*.

gegenüber der mit hohen palissadenförmigen Zellen sich anschließenden Antherenwand etwas vertieft liegend zutage tritt. Was den Vorgang der Schrumpfung anbelangt, so sieht man dieses kleinzellige Gewebe von der Mitte aus einsinken, indem die Zellwände allmählich auf einander fallen. Durch Mittel, die ein leichtes Quellen veranlassen, läßt sich zu Anfang die ursprüngliche Form der Zellen wiederherstellen. Zur Durchreißung der dünnen Stellen am Rande der Öffnung reicht jedenfalls die bei dem ganzen Vorgang entstehende Spannung hin. Durch Schrumpfung der Scheidewand, in der sich das kleinzellige Gewebe nahe der Außenwand nach unten fortsetzt, erfolgt die Vereinigung der beiden Fächer. Resorptionserscheinungen ähnlich den

bei *Erica aggregata* beobachteten konnten trotz dem beinahe drüsigen Aussehen des die Öffnung zunächst erfüllenden Gewebes, von dem sich die Ausscheidung eines die Selbstverzehrung herbeiführenden Stoffes hätte erwarten lassen, nicht konstatiert werden. Somit stimmt mein Untersuchungsergebnis für *Rhododendron* mit Strasburgers Angabe überein (Fig. 48, 49).



Fig. 48.

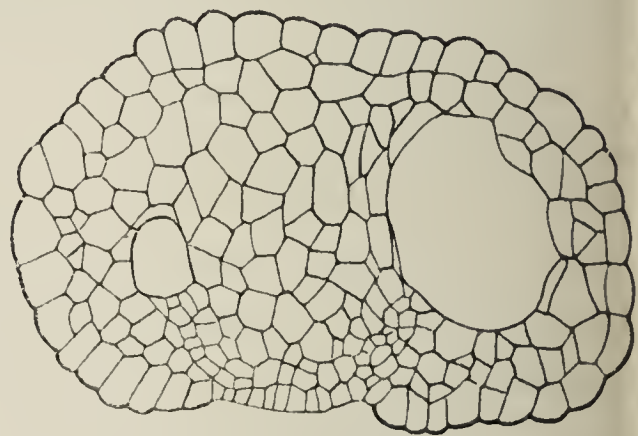


Fig. 49.

Fig. 48 und 49: Längs- und Querschnitt durch die Öffnungsstelle einer Antherenhälfte von *Ledum latifolium*.

Die Antherenöffnung ist auch bei dieser Gruppe nach ihrer Bildung unveränderlich; ihre Ränder erscheinen durch die daranhängenden Reste verschrumpfter Zellen nach innen eingebogen. Die hohen Epidermiszellen der Antherenwand werden relativ stark verdickt auf Außen- und Seitenwänden und kutinisiert. Die darunter liegenden Zellschichten sind, soweit sie erhalten bleiben, ohne Verdickung.

Die Antherenform der *Andromedae* und *Gaultherieae*, die in bestimmter Reihenfolge gruppiert von den Antheren der *Ledeae* und *Rhododendreae* überleiten zu den *Vaccinoideae*, stimmen mit diesen beiden Gruppen auch insofern überein, als sich bei ihnen ebenso wenig wie bei jenen die für *Erica* geschilderten Resorptionserscheinungen beobachten lassen.

Am Anfang der zu den Antheren von *Vaccinium* überleitenden Reihe steht *Andromeda polifolia* L. Bei ihr entsteht an der Basis der jeder Antherenhälfte aufgesetzten Granne durch Einschrumpfen eine von oben nach unten schmaler werdende Öffnung, die schräg nach der Seite gewendet ist und der Lage der Fächerscheidewand

entspricht (Fig. 50). Diese ist hier wenig entwickelt, die Ränder der Pollenfächer sind infolgedessen nach der Mitte jeder Antherenhälfte viel stärker eingebogen und bilden so in der ungeöffneten Anthere eine tiefe Rinne jederseits. Ihre Ablösung von der leichten Hervor-

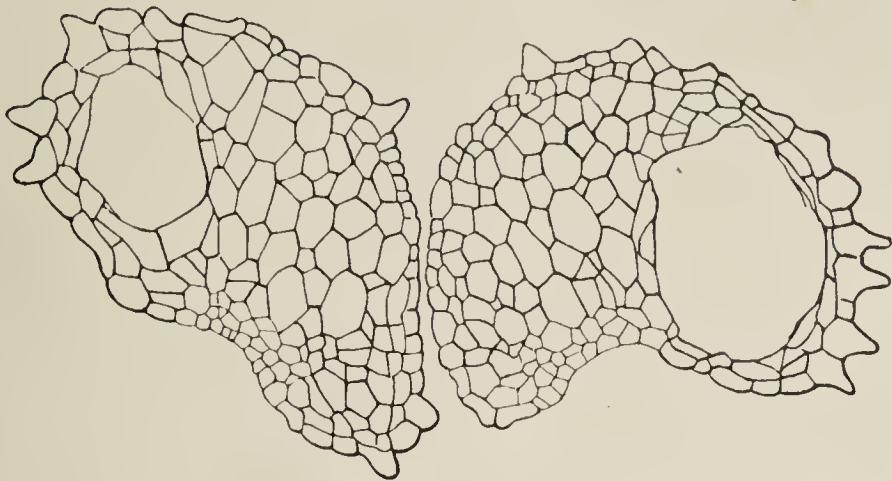


Fig. 50: Querschnitt durch die Öffnungsstellen einer Anthere von *Andromeda polifolia*.

ragung der Innenwand jeder Antherenhälfte, die der bei *Erica* und *Rhododendron* so stark entwickelten Fächerscheidewand entspricht, erfolgt dadurch, daß das Schrumpfungsgewebe, das im oberen Teile die Öffnung entstehen läßt, in seinem weiteren Verlaufe gewissermaßen an den Grund der Rinne verlagert wird unter die hier durch zwei oder drei Zellreihen zusammenhängenden Ränder jedes Faches, die auch nach der Ablösung verbunden bleiben. Gleicht sich auch nach der Verschrumpfung die Einfaltung etwas aus, so bleibt doch in der geöffneten Anthere die Grenze der Pollensäcke immer noch sehr tief eingeschnitten und sehr deutlich erkennbar.

Während die bei *Andromeda polifolia* nur wenig in die Basis der Granne hineingezogene Öffnung der Anthere bei *Gaultheria hirtiflora* auf die Vorderseite eines die Basis zweier Grannen bildenden sterilen Teiles verlegt ist (Fig. 52, 53), ist bei der zweiten von mir untersuchten *Andromeda*-art zur Entleerung der Anthere zwischen Pollensäcke und Öffnung noch eine kurze Röhre eingeschaltet. Im ungeöffneten Zustand zeigt jede Röhre unterhalb der sattelförmigen Ansatzstelle der zwei Grannen eine leichte Vertiefung, in der die Zellen klein und stark färbbar sind (Fig. 54, 55). Hier beginnt die Aushöhlung der Ausgüßröhre. Das kleinzellige Gewebe setzt sich durch die ganze zunächst mit Gewebe erfüllte Röhre bis zu den Pollensäcken als schmaler Streifen fort und verläuft weiter durch die hier wieder ähnlich wie bei *Rhododendron* entwickelte Fächerscheidewand.

Besonders merkwürdig aber verhalten sich die Ausgüsse von *Andromeda speciosa* auf ihrer Rückseite. Sie sind nämlich schräg

abwärts abgestutzt und zeigen hier ein merkwürdig verändertes, schmaler werdend bis zum Filamentansatz verlaufendes Gewebe, dessen äußere

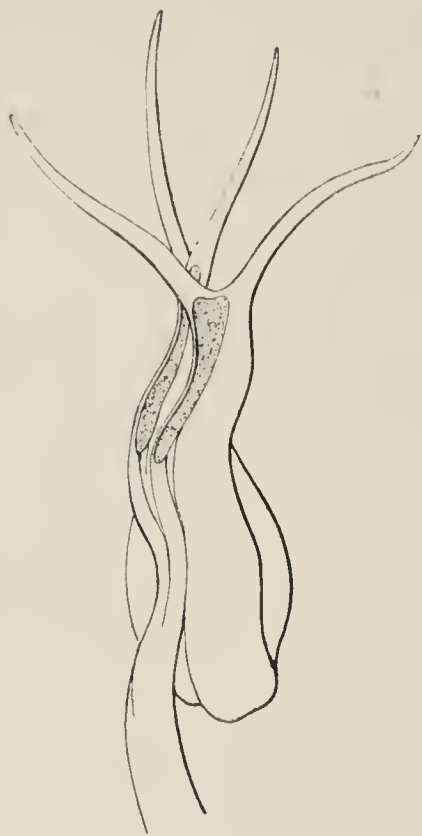


Fig. 51.



Fig. 52.

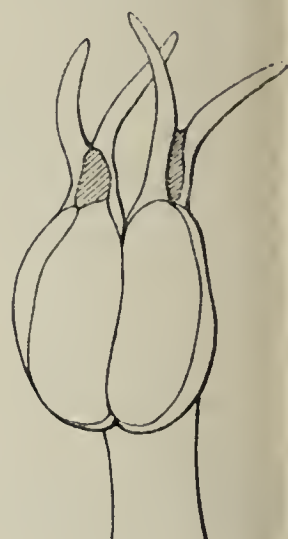


Fig. 53.

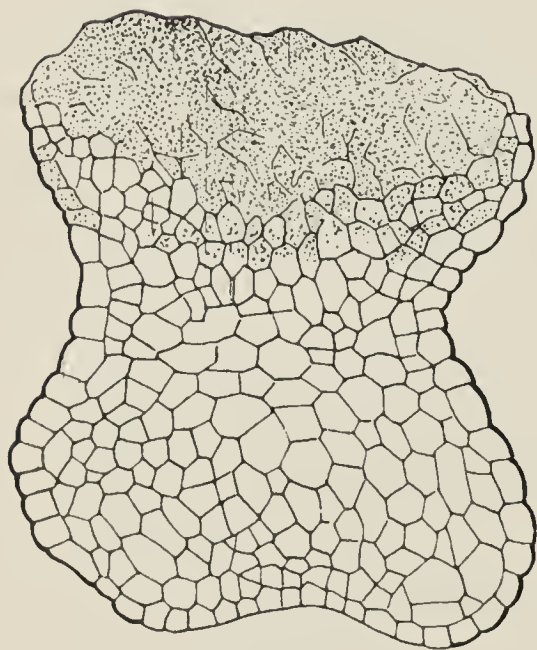


Fig. 54.



Fig. 55.

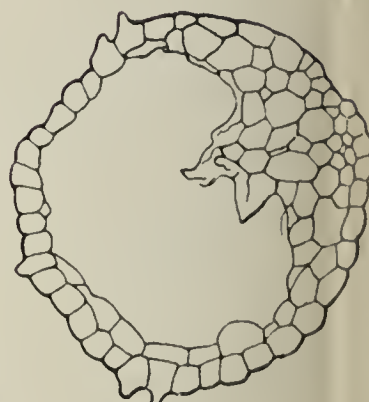


Fig. 56.

Fig. 51: *Andromeda speciosa*, Anthere von hinten, das aufgelöste Gewebe punktiert.

Fig. 52 und 53: Anthere von *Gaultheria hirtiflora* von der Seite und von vorn.

Die Öffnung schraffiert, das aufgelöste Gewebe punktiert.

Fig. 54 und 55: Querschnitt durch die Öffnungsstelle und das aufgelöste Gewebe auf dem Rücken der Ausschütteröhren von *Andromeda speciosa*; zwei verschiedene Stadien.

Fig. 56: Querschnitt einer Ausschütteröhre von *Lyonia calyculata*.

Teile zu einer (an Alkoholmaterial weißlichen), durch Zellwandreste fädig zusammengehaltenen Masse aufgelöst sind. Die dieser Masse

als Basis dienenden Zellen der Röhrenwand werden stark verdickt (Fig. 54, 55). Über die Bedeutung und Ursache dieser eigentümlichen Erscheinung, die ich bei *Gaultheria hirtiflora* wiederfand, vermag ich mangels hinreichender Beobachtung keinen Aufschluss zu geben (Fig. 51).

Die am meisten den Antheren von *Vaccinium* ähnlichen Antheren von *Lyonia calyculata* Rchb. zeigen bei der Aushöhlung ihrer kurzen, schief abgestutzten Röhren auch keine Resorptionerscheinungen, sondern lediglich ein Einschrumpfen der diese ursprünglich erfüllenden Zellen (Fig. 56).

Die Antheren von *Vaccinium* unterscheiden sich von denen von *Lyonia calyculata* im wesentlichen nur durch die Länge der Röhren, die ungefähr ebenso lang sind wie die Pollensäcke. Von den zwei Ausschüttevorrichtungen bei *Vaccinium* ist dann nur noch ein Schritt zur Vereinigung der beiden Röhren zu einem gemeinsamen Ausgangsrohr für beide Antherenhälften, wie wir es in der zweiten Untergruppe der *Vaccinoideae*, bei den *Thibaudieae* in der Mehrzahl der Gattungen finden.

Von der Gattung *Vaccinium* habe ich *Vaccinium Myrtillus*, *Vitis Idaea*, *oxycoccos*, *macrocarpum* und *corymbosum* untersucht; für die Antherenform mit einem Ausgufsrohr lag mir *Macleania punctata* Hook.

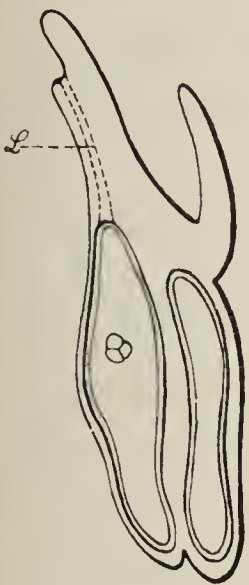


Fig. 57.

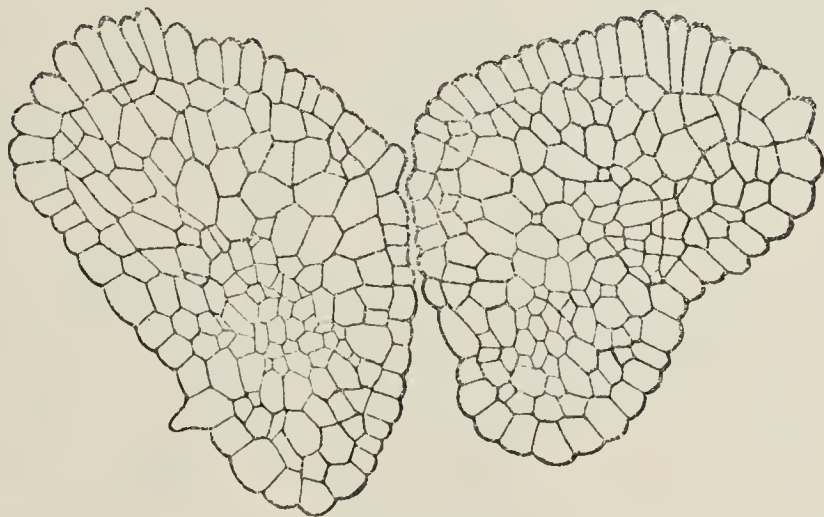


Fig. 58.

Fig. 57: Längsschnitt einer Antherenhälfte von *Vaccinium Myrtillus*. *L* = Verlauf des kleinzelligen, zuerst verschwindenden Gewebes.

Fig. 58: *Vaccinium Myrtillus*, Querschnitt durch die Ausschütteröhren unterhalb der Öffnungsstelle.

als Beispiel vor. Die Kamine werden als solide Neubildungen am Scheitel der Anthere angelegt, gleich mit einer in der Umgrenzung der späteren freien Außenöffnung entsprechenden Vertiefung, in der die Zellen verhältnismässig klein und stark färbbar sind. Von ihr

aus verläuft zwischen dem übrigen aus langgestreckten Zellen bestehenden Gewebe nahe dem Vorderrand ein Streifen kürzerer, namentlich auf dem Querschnitt durch ihre Kleinheit stark hervortretender Zellen, die auf jungen Stadien sehr plasmareich und stark färbbar sind (Fig. 57, 58).

Während der Bildung der Öffnung und allmählichen Aushöhlung der Ausschütteröhre sieht man die Zellen inhaltsarm, die Zellwände schwächer werden; zugleich tritt von oben von der Vertiefung her eine im Längsschnitt nach unten spaltförmig verlaufende Aushöhlung auf. Die Zellen und Zellwände verschwinden, ohne daß Resorptionserscheinungen wie bei *Erica* oder so ausgesprochene Verschrumpfung der Zellen wie bei *Rhododendron* zu beobachten wäre. Die äußerste Zellschicht bleibt bei *Vaccinium* und *Macleania* unverdickt, die darunter liegende, die der fibrösen Schicht anderer normal sich öffnenden Antheren entspricht, wird namentlich bei *Macleania* stark verdickt.

Nach der Lage und Gestaltung der Öffnungen schliessen sich an *Vaccinium* und *Macleania* die Arten von *Pirola* an, von denen ich *Pirola minor*, *secunda*, *rotundifolia*, *uniflora* untersucht habe. Bei den beiden erstgenannten Arten sind die Theken in kurze, schief abgeschnittene sterile Stücke in ganzer Breite verlängert; bei *Pirola rotundifolia* und *uniflora* dagegen sind den Antheren je zwei kurze Röhrchen aufgesetzt, deren abgeschrägte Enden bei *Pirola uniflora* einander ein wenig zugekehrt, bei *Pirola rotundifolia* dagegen von einander abgewendet sind. Die Eröffnung dieser Ausgüsse erfolgt hier für alle Formen in derselben Weise mit allen Zeichen deutlicher Resorption wie bei *Erica*, indem deren Wirkung noch durch Kollabieren der angrenzenden Zellen vervollständigt wird. Man sieht auch hier die in der Zerstörung befindlichen Zellen in der bei *Erica aggregata* geschilderten Weise verändert und in weiter fortgeschrittenen Stadien die Ränder der Öffnung mit der weißlichen Masse dicht bedeckt, die schon bei schwacher Vergrößerung an Alkoholmaterial deutlich erkennbar ist. Die Auflösung beginnt in den Zellen, die die am Ende jedes Ausgusses befindliche ursprüngliche Vertiefung bilden und setzt sich dann bis zu den Pollenfächern in einem Gewebestreifen fort, der nicht bei allen untersuchten *Pirola*-arten gleich deutlich hervortritt. Indem die ihn umgebenden Zellen dann kollabieren und allmählich verschwinden, entsteht der volle Umfang des die Außenöffnung mit dem Innern der Pollensäcke verbindenden Kanals. In den Fächer-scheidewänden konnte ich lediglich allmähliches Verschrumpfen der Zellen wahrnehmen, aber keine Resorptionserscheinungen.

In den fertigen Antheren zeigen die erste und zweite Wandzellschicht verschiedene Ausbildung bei den einzelnen Arten: bei *Pirola*



Fig. 59.

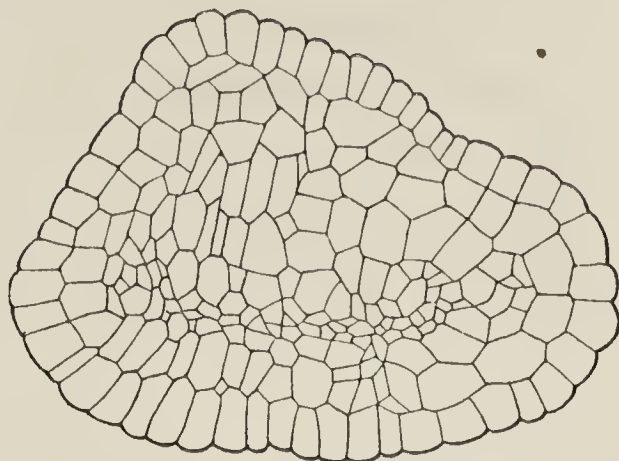


Fig. 60.

Fig. 59 und 60: Längs- und Querschnitt durch die Ausschütteröhre einer Hälfte einer noch geschlossenen Anthere von *Pirola rotundifolia*.

secunda zeigen beide Schichten netzförmige Verdickung auf allen Wänden, bei *Pirola minor* ist nur die zweite Zellenlage verdickt, ebenso ist es bei *Pirola rotundifolia*, nur ist hier in den Ausgüssen die Verdickung auch auf tieferliegende Schichten ausgedehnt; bei *Pirola uniflora* endlich ist ein derartiges Aussteifungsgewebe überhaupt nur in der Wand der Röhren ausgebildet (Fig. 59—62).

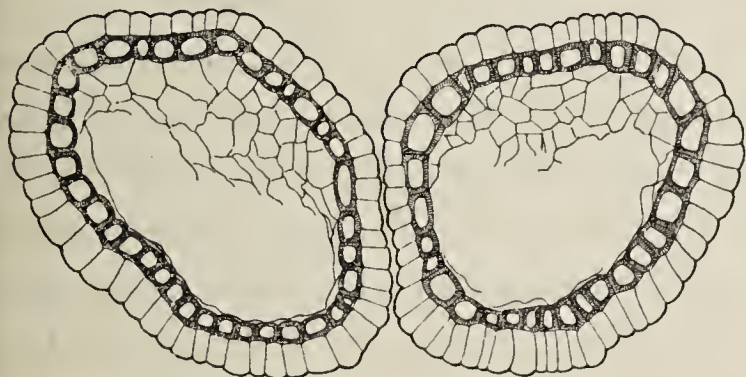


Fig. 61.

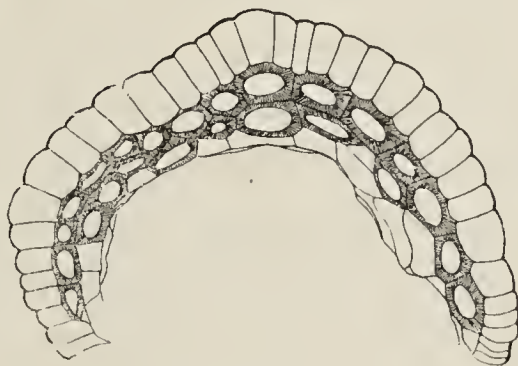


Fig. 62.

Fig. 61: Querschnitt durch die Ausschütteröhren einer sich eben öffnenden Anthere von *Pirola rotundifolia*.

Fig. 62: Querschnitt durch den die freie Außenöffnung bildenden Teil einer Ausschütteröhre einer Antherenhälfte von *Pirola rotundifolia*.

Haben wir bisher lediglich Formen betrachtet, deren Öffnungen von vornherein in bestimmter Weite angelegt, stets dieselbe Aus-

dehnung aufweisen, so müssen nun noch die Fälle angeführt werden, in denen die Öffnung nach ihrer Bildung noch vergrößert oder die eigentliche Dehiscenz erst herbeigeführt wird durch eine auf Austrocknung beruhende Bewegung der Epidermis.

Verhältnismäßig am geringsten erscheint die Mitwirkung der Epidermis bei der Dehiscenz bei *Kalmia*, denn hier tritt in der auffallend breiten Furche, die die an die fast nicht ausgebildete Fächer-scheidewand ansetzenden Fächerwände zwischen sich lassen, auf mehr als ein Drittel der Antherenlänge das Resorptionsgewebe zu-tage (Fig. 63). In seinem weiteren Verlaufe nach abwärts wird es

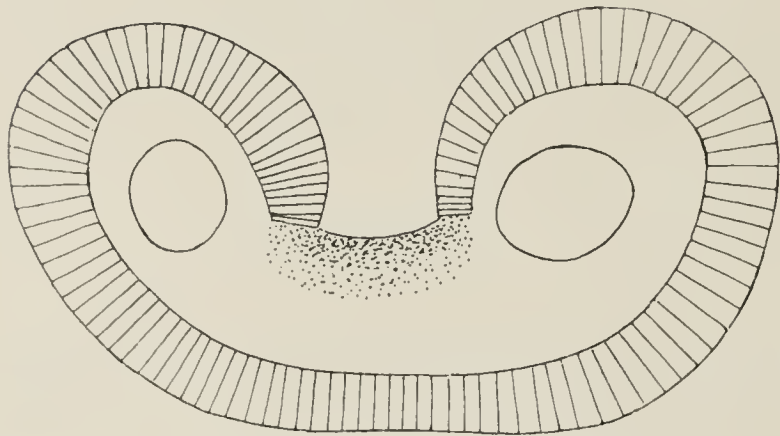


Fig. 63: Schematisierter Querschnitt einer Antherenhälfte von *Kalmia latifolia*; das Resorptionsgewebe punktiert.

nur von einer einzigen Zellschicht, die die Fächerwände auch im geöffneten Zustand noch verbindet, überdeckt; es besteht hier aus mehreren Lagen von Zellen, deren eigentümliche Beschaffenheit sie scharf umgrenzt gegenüber den übrigen Zellen hervortreten läßt. Nach den Pollenfächern hin grenzen später verschrumpfende

Zellen das Resorptionsgewebe in seinem ganzen Verlaufe ab. Die Erscheinungen der Resorption sind dieselben wie bei *Erica* und *Pirola*. Die Epidermis besteht in der Umgebung der Öffnung aus hohen Zellen, deren Innen- und Seitenwände stärker verdickt sind als die leicht gewölbte Außenwand. In dem übrigen Teile der Anthere sind die Epidermiszellen weniger hoch als breit und lang, doch besteht auch hier ein Gegensatz in der Verdickung ihrer Wände. Unter den hohen Epidermiszellen erleidet nun die darunterliegende Zellschicht in der Umgebung der Öffnungsstellen eine Verdickung, die auf der nach außen gekehrten Wand dieser Zellen (auf der Innenwand der Epidermiszellen) geringer ist als auf den übrigen Wänden. Diese verdickte Zellschicht dient zur Verstärkung der Innenwand der Epidermiszellen bei der Austrocknung. Wenn die Anthere sich öffnet, so entsteht zunächst durch die Gewebeauflösung ein schmaler Spalt; die daran grenzenden Zellen der Epidermis, die von vornherein anders gebaut sind als die übrigen und nur schwache Wände besitzen, verschrumpfen. Indem nun in allen übrigen Epidermiszellen beim Austrocknen die dünnen Außenwände sich einfallen, wird eine Auswärtsbewegung der Öffnungs-ränder bewirkt, durch die der lange Spalt zu einer breiten und weiten

Öffnung wird; zugleich wird auch im unteren Teile der Anthere der Hohlraum erweitert.

Gegenüber den Antheren von *Kalmia* erscheinen die übereinstimmend gebauten Antheren von *Rhodothamnus Chamaecistus* und *Phyllodoce*, von welcher Gattung ich die Arten *Phyllodoce taxifolia* Salisb. und *Phyllodoce empetrifomis* Don. untersucht habe, vollkommener gebaut, wenn auch ihre Öffnungen sehr viel kleiner sind. Bei ihnen ist jede Antherenhälfte in eine kurze, sterile und nach hinten umgebogene Spitze ausgezogen, auf die sich die zwischen den vorgewölbten Pollensäcken jeder Antherenhälfte verlaufende Einsenkung als tiefe Furche fortsetzt. Am Grunde dieser Furche stoßen die Ränder der beiden Fächer dicht aneinander und lassen das Resorptionsgewebe nicht an die Oberfläche treten (Fig. 64); dessen Zellen

sind fast archesporähnlich. Die Epidermiszellen sind hoch, palissadenförmig, führen lange einen gefärbten Zellsaft und einen Wandbelag, der stark lichtbrechend, aber nicht quellbar ist und sich mit Fuchsin und Hämatoxylin nicht, wohl aber mit Anilinblau färbt. Löst man ihn mit Eau de Javelle heraus, so sieht man, daß die Verdickung der Seitenwände der Epidermiszellen nach außen allmählich abnimmt; die Innen-

wand ist ebenfalls etwas verdickt. Unter dieser Epidermis liegen aber Zellen (Fig. 65, 66), die auf ihren Seiten- und Innenwänden stark verdickt sind und zwar in einer der Verdickung in Endothecien ähnlichen Weise, indem die im übrigen gleichmäßige Verdickung von langen, schmalen Tüpfeln unterbrochen ist. Bei der Dehiscenz wird nun durch die Auflösung des dafür vorgebildeten Gewebes und Verschrumpfen der daranstoßenden zarten Epidermiszellen jede Antherenhälfte durch einen über ihren Scheitel herlaufenden Spalt eröffnet; dieser wird dann ähnlich wie bei *Kalmia* durch die Austrocknungsbewegung, die die erste und zweite Zellage ausführen, zu einer runden Öffnung umgestaltet; bewirkt wird dies namentlich durch die Anordnung der endotheciumähnlich verdickten Zellen, die in und unterhalb der umgebogenen Spitze jeder Antherenhälfte auf der Rückseite der-

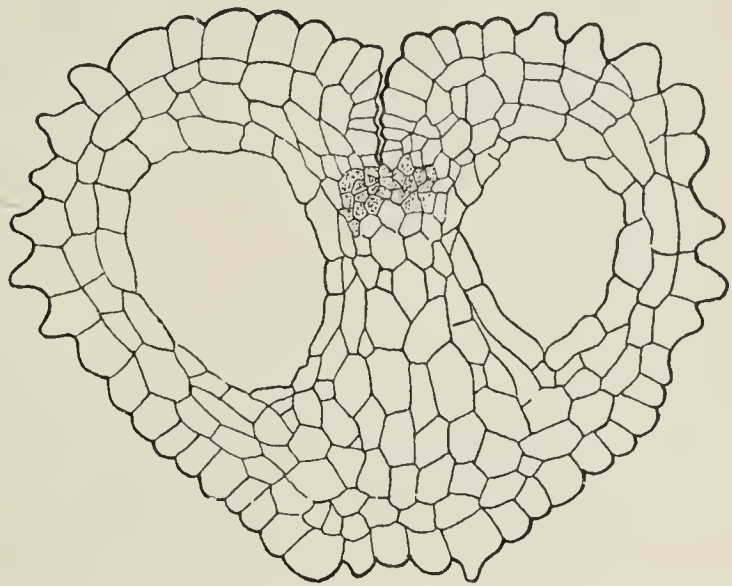


Fig. 64: Querschnitt durch die Öffnungsstelle einer Antherenhälfte von *Phyllodoce latifolia*.

selben ausgebildet sind. Der ganze Mechanismus arbeitet rascher als bei *Kalmia*, wohl infolge der schon in ihrem Bau ausgedrückten stärkeren Mitwirkung der zweiten Zellschicht. Auch vermag bei *Kalmia* Benetzung einen vollständigen Verschluss nicht herbeizuführen, während dies bei *Rhodothamnus* und *Phyllodoce* der Fall ist, da die

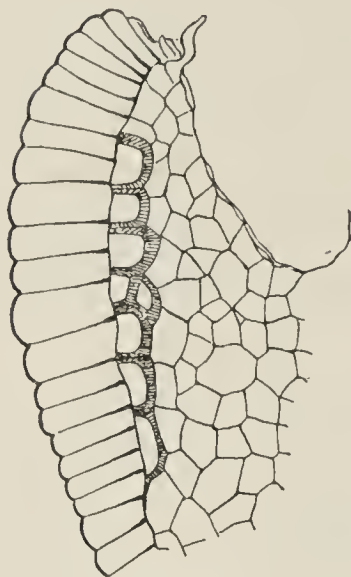


Fig. 65.

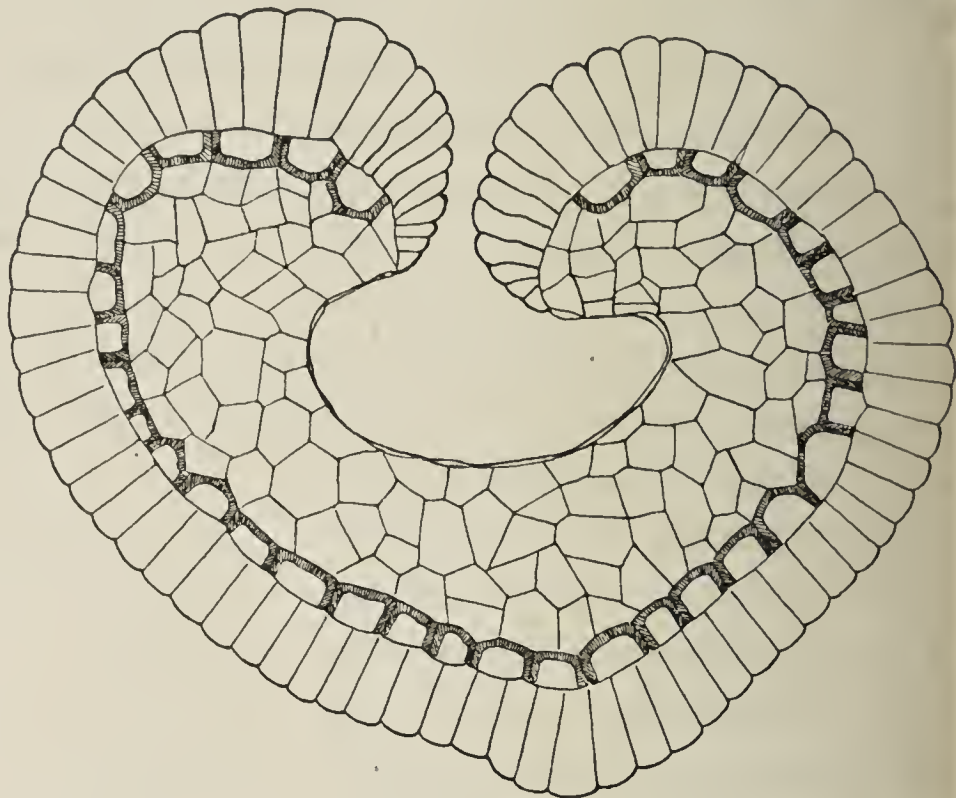


Fig. 66.

Fig. 65: Querschnitt durch den Rand der Antherenöffnung von *Rhodothamnus Chamaecistus*.

Fig. 66: Schematisierter Querschnitt durch die umgebogene Spitze einer Hälfte einer sich eben öffnenden Anthere von *Rhodothamnus Chamaecistus*.

verschrumpften Epidermiszellen auf dem eingebogenen Rand der Fächerwände sitzen und das Resorptionsgewebe nicht an die Oberfläche tritt. Dieses setzt sich in gleichmäßiger Ausbildung durch die ganze Fächerscheidewand nach unten fort; durch seine Auflösung wird, wenn die Anthere im Begriffe ist sich zu öffnen, ein langgestreckter Hohlraum gebildet in der Scheidewand; erst die Verschrumpfung und Zerreißung der rechts und links diesen Hohlraum begrenzenden Zellen, die ihn von den Pollenfächern trennen, führt deren Vereinigung herbei.

Die nahe verwandten Gattungen *Arbutus*, *Arctous* und *Arctostaphylos*, ausgezeichnet durch außerordentliche Ähnlichkeit im Bau der Antheren, bilden deren längliche Öffnungen wie die *Pirola*-arten im untersten Teile der Antherenhälften auf der nach aussen gekehrten Seite aus, und zwar nicht in einer dem Verlaufe der Fächerscheidewand entsprechenden, sondern dazu senkrechten Linie, die ein wenig gebogen über das untere Ende der beiden Fächer und der sie trennenden

Scheidewand herläuft. Diese Linie wird markiert durch die niederen Epidermiszellen, die die Ränder der zukünftigen Öffnung bezeichnen. Die daneben befindlichen Epidermiszellen, ursprünglich von gleicher Grösse wie jene, nehmen rasch an Grösse zu und bilden das die Öffnung bewirkende Exothecium. Die namentlich in dem untersten Teile der Anthere aus ziemlich viel Zellenlagen bestehende Antherenwand — man könnte geradezu auch hier von einer sterilen Spitze der Anthere reden, in der teilweise die Öffnung gebildet wird — wird unter der Öffnungslinie von einem Streifen kleiner Zellen durchsetzt, die sich auch auf die Fächerscheidewand fortsetzen und die typischen Erscheinungen der Resorption zeigen. Indem dann die übrigen hypodermalen Zellen verschrumpfen, besteht schliesslich die Antherenwand in der Umgebung der Öffnungsstelle nur mehr aus

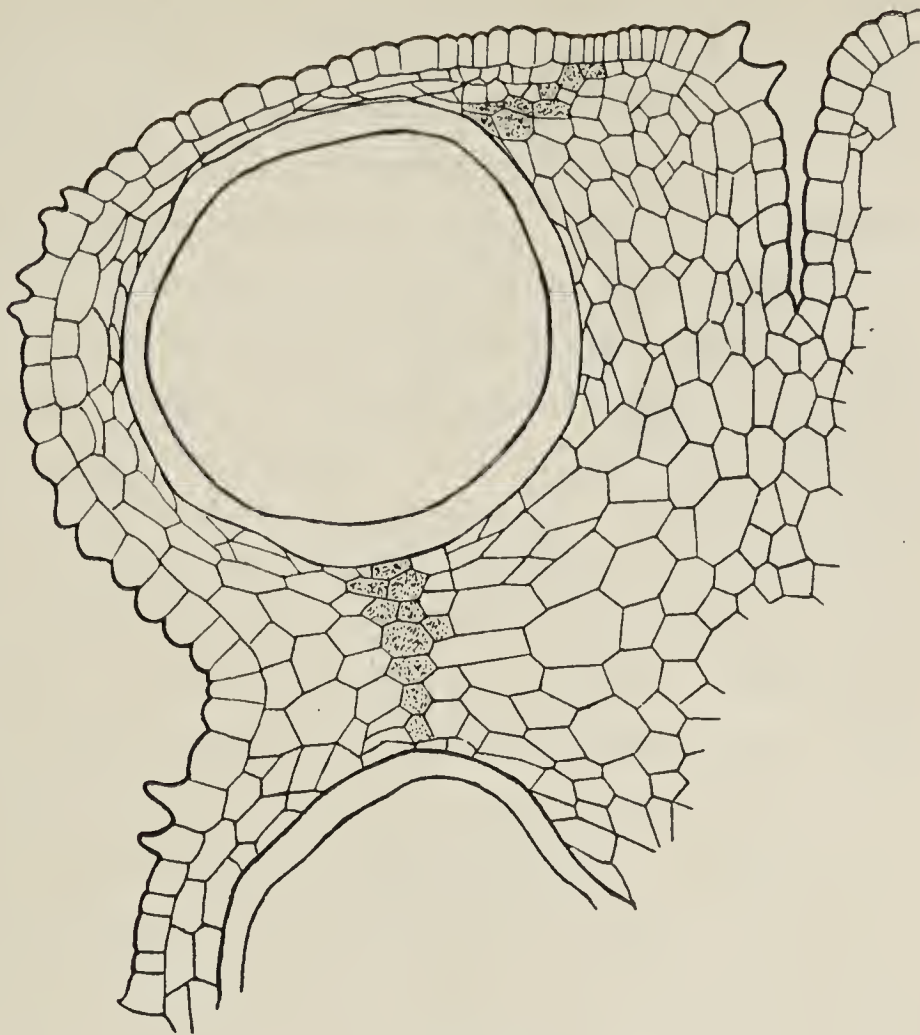


Fig. 67.

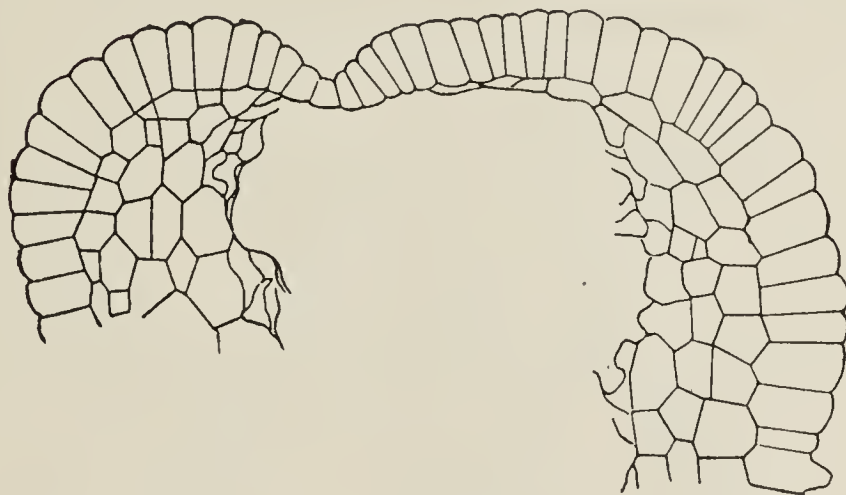


Fig. 68.

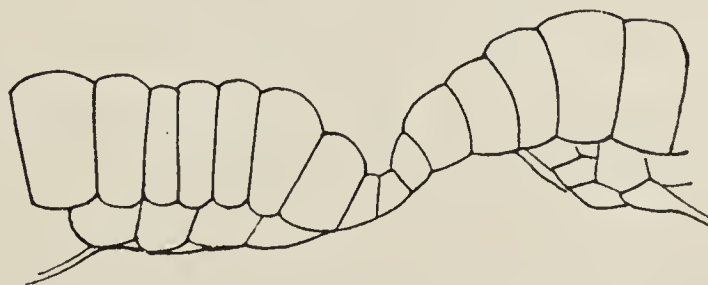


Fig. 69.

Fig. 67, 68, 69: Querschnitte durch die Öffnungsstelle der Anthere von *Arbutus Unedo* auf verschiedenen Stadien (Fig. 69 stärker vergrößert).

dem Exothecium, dessen starke Schrumpfung unter Einfaltung der äufseren Zellwände die Dehiscenz herbeiführt. Ein Verschluss der geöffneten Antheren bei Benetzung tritt nicht immer ein (Fig. 67—69).

Ist das Exothecium der bisher geschilderten Formen nur lokal ausgebildet in der Umgebung der späteren Öffnung, so ist bei *Loiseleuria procumbens* Desv. die Epidermis der Antherenwand in ihrer ganzen Ausdehnung für die Funktion als Exothecium verwendet. Die Zellen der Epidermis sind ohne Inhalt, groß und nicht papillös vorgewölbt; die Innen- und Außenwand jeder Zelle ist sehr dünn, die Seitenwände sind ganz wenig verdickt und zeigen große Tüpfel. Bei der Öffnung verschrumpft die Scheidewand der Fächer; dabei lösen sich die Fächerwände ab. Resorptionserscheinungen konnten nicht beobachtet werden. Vermutlich durch Schwinden des Füllwassers beim Austrocknen werden die Außenwände der Zellen eingefaltet und so die Antheren und zwar durch einen Spalt in ihrer ganzen Länge weit geöffnet. Bei Benetzung schließen sie sich wieder. In Antheren, die schon einige Zeit geöffnet sind, erscheinen durch die starke Austrocknung auch die Innenwände der Epidermiszellen eingefaltet; auch sind dann mit Ausnahme des Filaments alle übrigen Zellen an der Anthere verschrumpft und vertrocknet. Unter der Epidermis bleibt keine Zellschicht erhalten (Fig. 70).

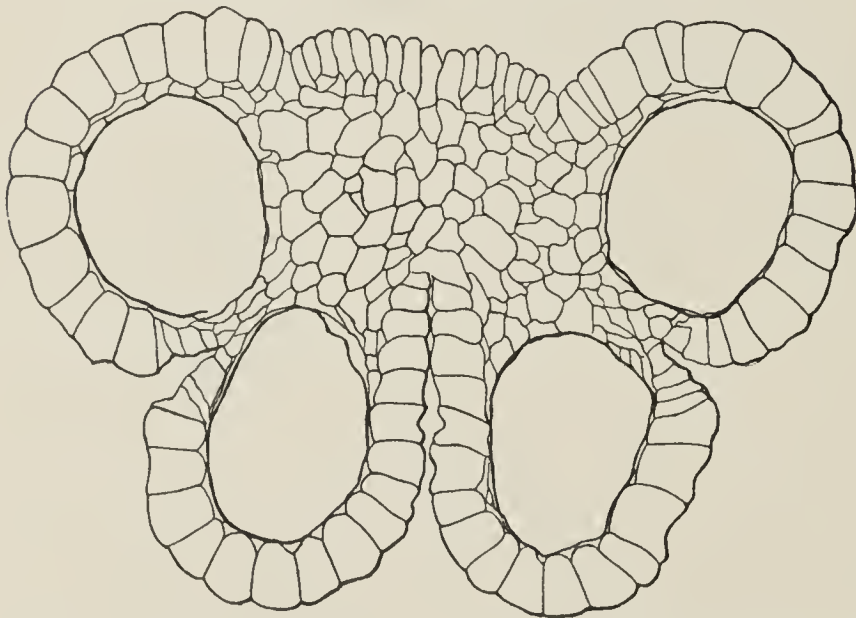


Fig 70: Querschnitt durch eine ungeöffnete Anthere von *Loiseleuria procumbens*.

Völlig abweichend vom Habitus und Aufbau aller übrigen Antheren der Pirolaceen und Erikaeen sind die Antheren von *Monotropa hypopitys* L. (Fig. 71). Auf dem stabförmigen Filament sitzt eine nierenförmige Anthere, die auf ihrer Außenseite eine hufeisenförmige Rinne aufweist. Sie besteht aus zwei horizontal übereinander lie-

genden Pollensäcken, die durch eine schräg von hinten unten nach vorn oben verlaufende Scheidewand getrennt sind (Fig. 72). Der Ansatz der Scheidewand auf der stärker gewölbten Vorderseite markiert sich durch eine ganz schwache, namentlich auf Längsschnitten hervortretende Vertiefung. Die Öffnung dieser merkwürdig geformten

Anthere erfolgt im Verlaufe jener hufeisenförmigen Linie, in der zwischen niederen, kleinen Zellen die Aufrifsstelle vorgebildet ist. Bewirkt wird die Dehiscenz durch die als Exothecium ausgebildeten hohen Epidermiszellen (Fig. 73); dieses Verhalten entspricht also dem

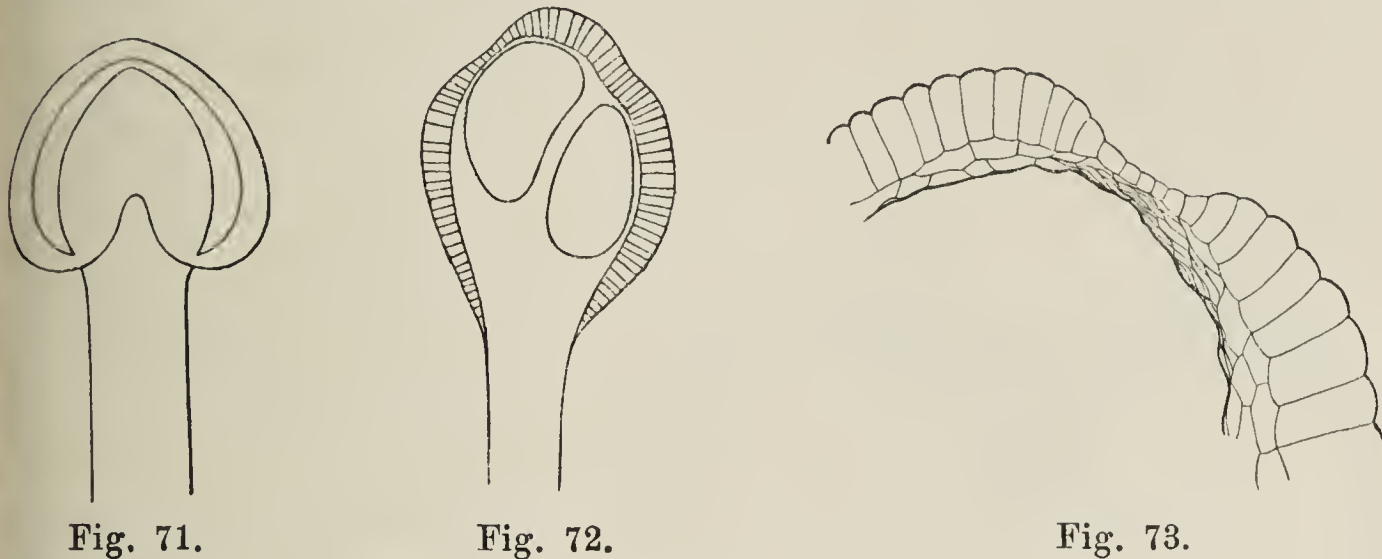


Fig. 71: Habitusbild einer Anthere von *Monotropa hypopitys*.

Fig. 72: Längsschnitt (schematisiert) durch eine Anthere von *Monotropa*.

Fig. 73: Längsschnitt durch die Öffnungsstelle der Anthere von *Monotropa*.

für *Loiseleuria* und *Arbutus* angegebenen. Resorptionserscheinungen konnten keine beobachtet werden; die unter der Epidermis gelegenen Zellschichten verschrumpfen. Durch die Öffnungsbewegung werden beide Fächer, deren Scheidewand vorher schon verschrumpft ist, gleichzeitig aufgetan und durch die starke Schrumpfung der Epidermiszellen erscheint die geöffnete Anthere wie eine kleine, auf dem Filament bewegliche Platte, von dem einfachen Pollen dicht bedeckt. Leider war das Material, das ich bekommen konnte, nicht vollständig genug, um die Entwicklungsgeschichte dieses so stark abweichenden Gebildes zu untersuchen.

Auch bei den von mir untersuchten Epakridaceen *Epacris impressa* Labill., *Styphelia Richei* Labill. und *Styphelia lanceolata* Sm. ist die äußerste Zellschicht der Antherenwand diejenige, welche die Öffnung der Antheren bewirkt. Die sie bildenden Zellen sind anfangs nur papillös vorgewölbt, später aber runden sich die Vorwölbungen kuppelförmig in ganzer Breite der Zellen ab. Die Zellwände werden bei *Epacris impressa* in der Antherenepidermis nur wenig verdickt. Bei der Öffnung der Antheren werden die vorgewölbten Teile der Epidermiszellen namentlich von den Seiten her eingefaltet infolge der Austrocknung. Die Epidermiszellen zeigen sehr lange Inhalt, die an die Fächerscheidewand grenzenden sind leer und verschrumpfen völlig bei der Öffnung; oft zeigen sie Abgliederung von Papillen (Fig. 74, 75).

Bei *Styphelia* werden die Zellwände der Epidermis mit Ausnahme der Innenwände sehr stark verdickt in der Weise, daß das Lumen der Zelle gewissermaßen als Hohlpapille zwischen die Verdickungen der Seitenwände hineinragt. Die länglichen Tüpfel, die die Verdickung

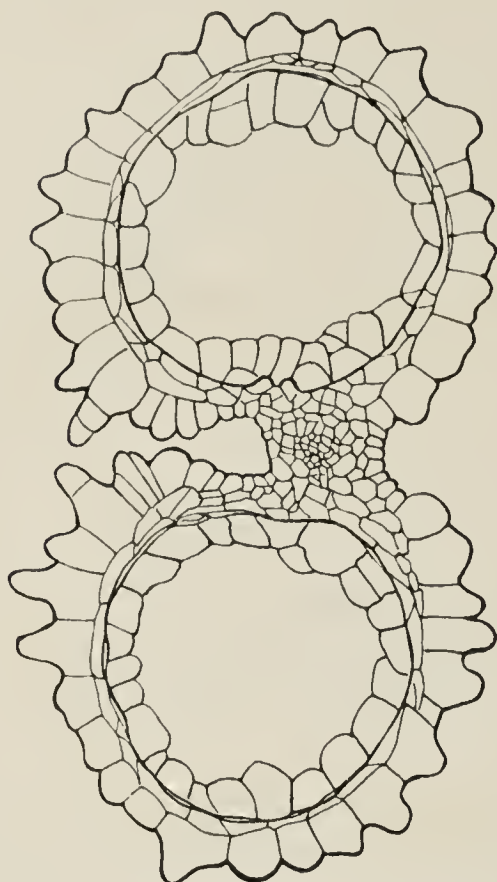


Fig. 74.

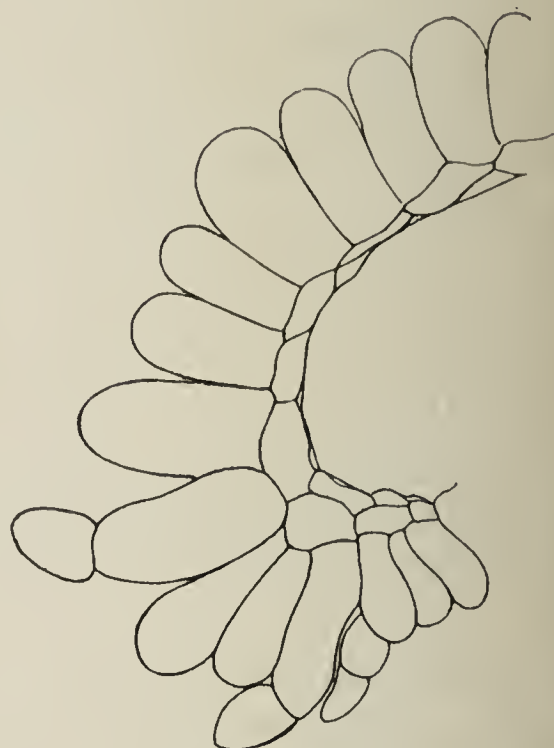


Fig. 75.

Fig. 74 und 75: Querschnitt durch eine ungeöffnete und den Rand einer geöffneten Anthere von *Epacris impressa*.

unterbrechen, verlaufen hauptsächlich in der Querrichtung zur Längsachse der Anthere und zu der Linie der Öffnung. In geöffneten Antheren erscheinen auch hier die Zellen von beiden Seiten her zusammengefaltet parallel zur Richtung des Spaltes (Fig. 76).

Geöffnete Antheren von *Epacris* und *Styphelia* sind durch Benetzen allein nicht mehr zu der Schließbewegung zu veranlassen; erwärmt man dagegen das Wasser, in das sie gelegt wurden, stark, so tritt langsam Verschluss ein. Rasch läßt sich die Schließbewegung mit Kalilauge verursachen.

Bei *Epacris*, *Styphelia*, *Monotropa*, *Loiseleuria* und *Arbutus* ist es also die äußerste Zellschicht allein, die eine Bewegung zum Zweck der Öffnung der Anthere ausführt und in der man deshalb auch die Ursache der Bewegung suchen muß, während bei *Kalmia* und namentlich bei *Phyllodoce* und *Rhodothamnus* die Form der Verdickung der Zellwände der zweiten Zellschicht es wahrscheinlich macht, daß ihr Anteil an der Verursachung der Auswärtskrümmung des Öffnungs-

randes ein sehr wesentlicher ist; immerhin aber dürfte man ihrer ungleichen Kontraktion infolge der Austrocknung allein die Bewegung nicht zuschreiben, da einerseits die Ausbildung dieser Zellschicht in der angegebenen Weise auch in der Umgebung der Öffnung nur in verhältnismäßig beschränktem Maße eintritt, andererseits auch die äußerste Zellschicht einen Bau zeigt, der mit dem in den Fällen vorhandenen im wesentlichen übereinstimmt, wo die Epidermis schliesslich allein noch vorhanden ist und die Krümmungsbewegung ausführt, wie bei *Arbutus*. In keinem Falle zeigt aber die äußerste Zellschicht eine Form der Verdickung, wie wir sie z. B. im Annulus der Farnsporangien finden; man wird sie indessen doch als Exothecium bezeichnen dürfen, da ja ihre

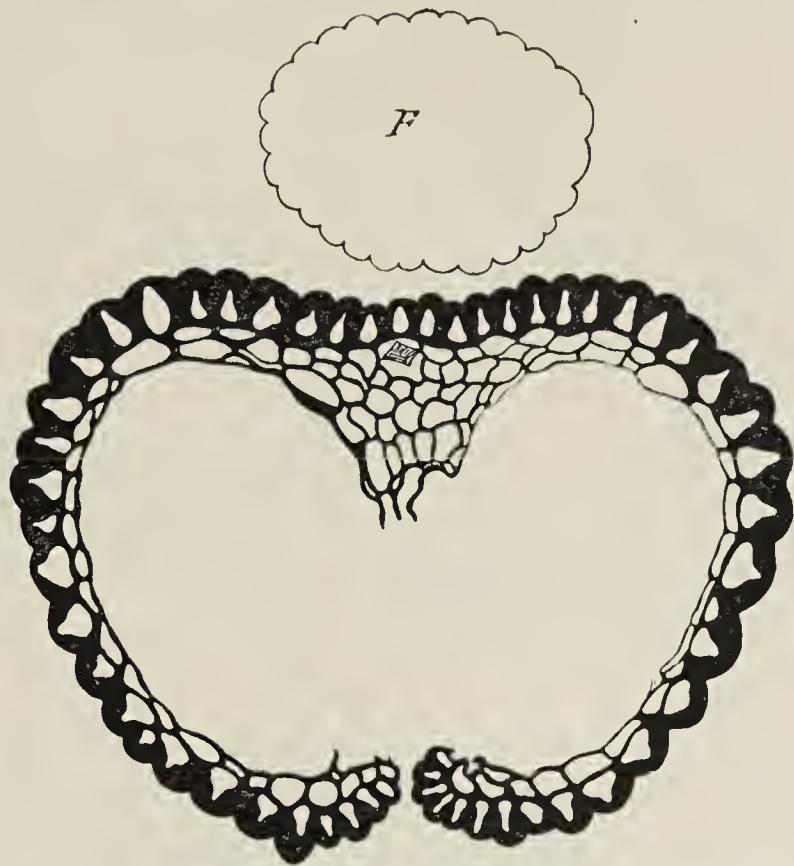


Fig. 76: Querschnitt durch eine der geöffneten Antheren von *Styphelia lanceolata*.

Funktion dieselbe ist, wie sie den typischen Exothecien der Sporangien der Pteridophyten und der Mikrosporangien der Gymnospermen zukommt. Und namentlich deshalb ist die Heranziehung der Epidermis in Mikrosporangien angiospermer Pflanzen zur Bewirkung der Dehiscenz von Interesse, weil die Regel, daß den Sporangien der Pteridophyten und Mikrosporangien der Gymnospermen ein Exothecium, den Mikrosporangien der Angiospermen aber ein Endothecium zukomme, eine Regel, die durch das Endothecium der Pollensäcke von *Gingko biloba* vonseiten der Gymnospermen her einmal durchbrochen erscheint, nun auch für die Angiospermen nicht mehr ausnahmslos gilt (siehe Goebel, Flora 1902 Ergänzungsband pag. 254).

Im Gegensatz zu sämtlichen untersuchten Erikaceen, Pirolaceen und Epakridaceen steht die Gattung *Clethra* durch den Besitz eines typischen Endothecium in ihren Antherenwänden. Alle Zellen der unter der Epidermis gelegenen Schicht zeigen die fast halbringförmig auf Innen- und Seitenwänden ausgebildeten Verdickungsfasern, die namentlich in der Querrichtung zur Längsachse der ganzen Anthere verlaufen. Somit bestätigt auch die Untersuchung der Anthere von

Clethra auf ihre Dehiscenz, daß diese Gattung mit vollem Recht als anomales Genus von den Erikaceen getrennt und „als Typus einer eigenen kleinen Familie aufgestellt“ wird, wie dies schon von Klotzsch geschah.

Trotz der Dehiscenz vermittelt eines Endothecium zeigen aber die Antheren von Clethra doch insofern Ähnlichkeit mit den Antheren

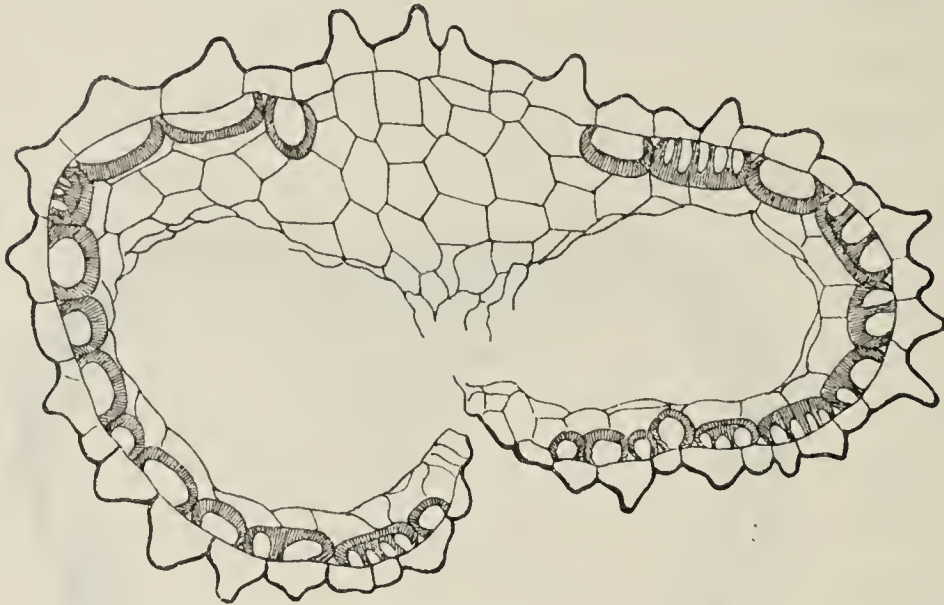


Fig. 77.

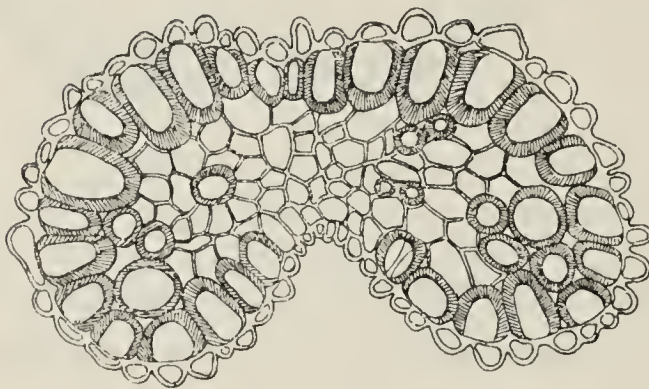


Fig. 78.

Fig. 77: Querschnitt durch die Öffnungsstelle einer eben geöffneten Anthere von *Clethra arborea*.

Fig. 78: Querschnitt durch die sterile Spitze einer Anthere von *Clethra arborea*.

Richardia africana und *Dianella divaricata*. Als Ursache gibt Leclerc du Sablon an, es sei in dem Teile der Anthere, der sich nicht öffnet, die fibröse Verdickung auch in den an und in der Scheidewand liegenden Zellen der subepidermalen Schicht ausgebildet, während die eigentlichen Öffnungsränder nur unverdickte Zellen aufweisen, die ebenso wie die Zellen der Scheidewand bei der Dehiscenz verschrumpfend und vertrocknend leicht durchrissen werden können. Dieselben Umstände bedingen auch bei *Clethra* die Beschränkung der Dehiscenz auf einen kurzen Spalt. Der Entstehungsort der Öffnungen ist ja derselbe wie bei *Pirola* und *Arbutus*, nämlich das untere, nach außen gekehrte Ende der Antherenhälften.

der Erikaceen, als ihre Öffnungen nur kurze Spalten sind, obwohl das Endothecium überall in der Antherenwand und selbst in der langen, sterilen Spitze, in die Konnektiv und Antherenhälften zusammen ausgezogen sind, zur Ausbildung kommt. Dieses Verhalten ist auch bei anderen Antheren, bei denen trotz spaltförmiger Öffnung das Endothecium über ihre ganze Länge zur Anlegung kommt, von Leclerc du Sablon beobachtet worden, so bei *Ri-*

Die sterile Spitze, in die die Anthere nach oben verlängert ist, zeigt an ihrem Ende eine anscheinend der Wasserausscheidung dienende Spaltöffnung; wenigstens liegen unterhalb derselben nur wenig von ihr entfernt 2—3 isolierte Tracheiden, die schon sehr früh ausgebildet sind, ehe noch das Gefäßbündel des Filaments und Konnektivs (in dem es in halber Höhe endigt) deutlich ist. Der ganze Fortsatz der Anthere zeigt drüsigen Charakter.

Die Gruppen von Gattungen, die jeweils in gleicher Weise die Öffnungen ihrer Antheren entstehen lassen, sind im vorstehenden angeordnet nach den die Dehiscenz herbeiführenden Prozessen, also ob lediglich Gewebezerstörung oder diese und ein lokales Exothecium oder ein über die ganze Anthere ausgedehntes Exothecium ohne vorbereitende Resorption oder endlich ein Endothecium die Dehiscenz bewirkt. Man könnte aber diese Gruppen von Gattungen mit einem bestimmten Modus der Dehiscenz auch anders anordnen, indem man versucht, sie in der Reihenfolge ihrer phylogenetischen Entstehung hintereinander zu stellen. Dann tritt, verwandten Formen am nächsten stehend, deren Antheren sich vermittelt eines Endothecium in Längsspalten öffnen, an den Anfang der Reihe phylogenetischer Entwicklungsstufen der Erikaceenantheren *Clethra*, deren Antheren sich trotz des in ganzer Länge der Anthere ausgebildeten Endothecium nur durch eine kurze Spalte öffnen. Reste des Endothecium haben sich erhalten in ganz prägnanter Form bei *Rhodothamnus* und *Phyllodoce*, undeutlicher bei *Kalmia*, während die an der Dehiscenz beteiligte Gewebeauflösung bei *Kalmia* gegenüber *Rhodothamnus* und *Phyllodoce* im Zunehmen begriffen ist. Bei *Erica* und *Rhododendron* ist dann das Endothecium völlig verschwunden und die Gewebezerstörung zur alleinigen Ursache der Dehiscenz geworden. Eine abermalige Weiterbildung dieser Formen sind vielleicht die mit Ausschütteröhren versehenen Antheren von *Vaccinium*, die der Pollenentleerung durch Poren durch Schütteln der Antheren wohl am meisten angepaßt sind, denen vielleicht die *Pirola*arten anzuschließen wären. Nun sind aber einige Formen wieder zurückgekehrt zur Bildung von Längsspalten durch ungleiche Kontraktion einer aktiven Zellschicht beim Austrocknen; diese haben dann statt des verlorenen Endothecium ein Exothecium neu erworben, nur lokal wie *Arbutus*, in ganzer Länge der Anthere wie *Loiseleuria* und die *Epakridaceen*. Jedenfalls spricht die Mannigfaltigkeit der Formen und der Art und Weise der Entstehung der Öffnungen der Antheren für eine große Plastizität und Entwicklungsfähigkeit der auch sonst so hoch differen-

zierten Familie der Erikaceen in Bezug auf den Bau der Mikrosporangien.

Unter den zahlreichen Arbeiten der letzten Jahre, durch die die Vorgänge in den Samenanlagen vor und nach der Befruchtung für so viele Familien festgestellt worden sind, ist keine, die die Erikaceen in dieser Hinsicht berücksichtigt hätte. Von älteren Arbeiten sind die von Hofmeister und Vesque zu nennen, in denen unter anderen auch die Samenanlagen dieser Familie behandelt werden.

Und doch ließen sich gerade in Bezug auf die Samenentwicklung interessante Verhältnisse bei den Erikaceen im Hinblick auf die bei anderen Familien der Sympetalen gewonnenen Resultate erwarten, wenn anders die Erikaceen echte Sympetalen waren. Ich habe deshalb versucht, die Entwicklung der Samenanlagen der Erikaceen zur Befruchtungsreife und zu Samen in großen Zügen festzustellen.

Die Samenanlagen der Erikaceen zeigen auf den Stadien ihrer Ausbildung bis zur Befruchtung ein Verhalten, wie es für die Entwicklung dieser Organe bei den Sympetalen typisch ist: ein dünn bleibender Nucellus wird allmählich von einem einzigen, sich stark entwickelnden Integument umhüllt. Die Archesporzelle teilt sich in vier potentielle Embryosäcke, von denen der hinterste heranwachsend die drei andern zerdrückt. Gleichzeitig wird das wenige Nucellargewebe um den Embryosack von diesem aufgezehrt und er grenzt nun an die als Epithel ausgebildete innerste Integumentschicht. Als dann finden die normalen Kernteilungen statt.

Der Embryosack bleibt entweder bis zur völligen Ausbildung aller Kerne von dem Epithel in seiner ganzen Länge eingefasst und verlängert sich erst nachher sich erweiternd nach der Mikropyle zu; oder aber er hat schon während der letzten Kernteilungen begonnen, nach vorn unter Zerdrückung der angrenzenden Zellen auszuwachsen und so schon vor der Befruchtung ein kleines Haustorium zu bilden. Man findet nämlich, namentlich in den sehr kräftigen Samenanlagen, wie sie u. a. *Arbutus*, *Vaccinium*, *Macleania* besitzen, in der Chalaza und in der Mikropylarregion Gewebepartien, die sich durch ihren Inhaltsreichtum, ihre starke Färbbarkeit infolge eigentümlicher Beschaffenheit der Zellwände, sowie dadurch als Nährgewebe charakterisieren, daß sie von dem Embryosack, der in sie hineinwächst, während der Ausbildung des Embryo und der Anfüllung der Endospermzellen mit Reservestoffen aufgezehrt werden.

In diesen sehr kräftigen Samenanlagen werden also nach der

Befruchtung zwei groÙe Haustorien gebildet, das eine nach der Mikropyle zu durch Erweiterung und Vergrößerung der vor der Befruchtung gebildeten Ausbauchung des Embryosackes, ein ebenso groÙes nach der Chalaza hin. Beide sind, wenn ich auch ihre Entstehung nicht auf allen Stadien verfolgt habe, doch als mehrkernige Endospermhaustorien zu betrachten, da die Synergiden zugrunde gehen und die Antipoden schon sehr früh nur mehr als bräunliche Stücke mit undeutlichen Kernen auffindbar sind. In reifen Samen (Fig. 80) sind beide Haustorien leer, aber in ihrer ganzen Ausdehnung mit dicken, gebräunten Wänden erhalten. Vom Epithel bleiben an beiden Enden die äußersten Zellen erhalten; diese bilden zwei Einschnürungen, die den eigentlichen, mit Endosperm erfüllten Embryosack von den beiden Haustorien trennen. Die engen Öffnungen zum Durchtritt der Haustorien werden schließlich durch bräunliche, aus Endospermzellen entstehende Pfropfen verschlossen.

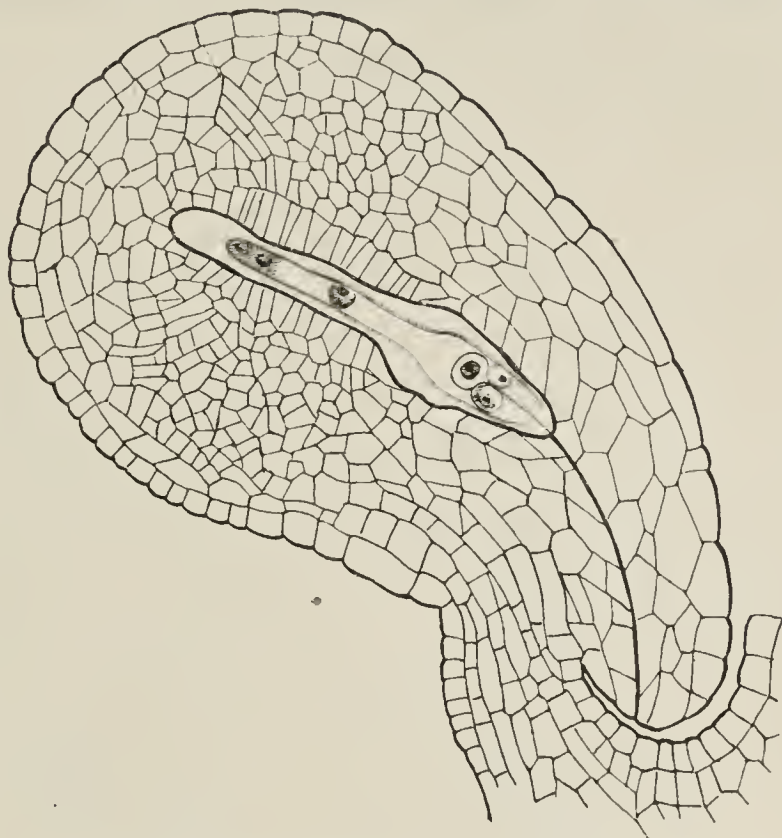


Fig. 79: Längsschnitt einer Samenanlage von *Arbutus Unedo*.

Bei *Calluna*, die ich am eingehendsten untersucht habe, sind die Samenanlagen schwächer als bei *Arbutus* und *Vaccinium*. Der Embryosack beginnt bei *Calluna* schon, wenn er erst vier Kerne enthält, nach der Mikropyle zu auszuwachsen und sich unter Verdrängung der angrenzenden Zellen bauchig zu erweitern. Sind dann Ei, Synergiden und die übrigen

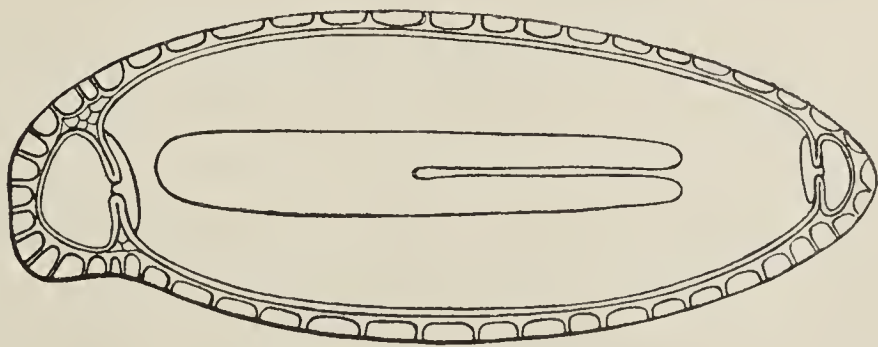


Fig. 80: Längsschnitt (schematisiert) eines Samens von *Arbutus Unedo*.

Kerne fertig ausgebildet, so beginnt auch nach der Chalaza zu eine Ausbauchung des Embryosacks sich zu bilden, in die der hinterste Antipodenkern einwandert. Zur Zeit der Befruchtungsreife finden wir den Eiapparat im vordersten Teil der Mikropylarerweiterung, die beiden

Polkerne vor der Einschnürung des Embryosacks durch das Epithel liegend und die Antipoden merkwürdig verändert. Sie liegen als undeutliche Kerne in zwei dunklen, stark färbbaren Massen, die durch deutliche Wände vom übrigen Embryosack abgegrenzt sind. Das hintere, die Ausbauchung zur Hälfte erfüllende Stück enthält einen Kern, das vordere reicht, mit zwei Kernen, sich anschließend bis in die Nähe der Polkerne (Fig. 81).



Fig. 81.



Fig. 82.

Fig. 81: Längsschnitt einer Samenanlage von *Calluna vulgaris*.

Fig. 82: Längsschnitt durch das Haustorium eines fast reifen Samens von *Calluna vulgaris*.

Nach der Befruchtung findet man die ganze Samenanlage stark herangewachsen; die vordere Ausbauchung beginnt sich zu vergrößern gewissermaßen unter der Leitung zweier Endospermkerne, die nach vorn gewandert sind. Die Synergiden werden desorganisiert und sind lange noch als gelbliche Masse sichtbar, in der nur mit Mühe zwei Teile zu erkennen sind. Diesen Synergidenresten sitzt der lange Embryoträger auf, der das Haustorium in seiner ganzen Ausdehnung durchsetzend den Embryo durch die Einschnürung des Embryosacks durch das Epithel hindurch in das Endosperm hineinschiebt. Die Integumentzellen sind herangewachsen, die Antipoden sind mit ihrem Haustorium nach hinten verschoben worden; die äußersten angrenzenden Endospermzellen sind in das zweikernige Stück deutlich vorge-

wölbt. In der Umgebung der Antipoden sind Integumentzellen in der Auflösung begriffen.

Auf noch älteren Stadien, wenn schon der Embryo als vielzelliger Körper im Endosperm sichtbar ist, ist dann auch das Mikropylarhaustorium außerordentlich herangewachsen. Es hat alle Zellen des Integuments und des Funikulus bis auf die äußersten aufgezehrt und dringt nun, indem die Mikropyle weit geöffnet erscheint, mit dicker, beinahe schleimig erscheinender Membran in die dem Ansatz des Funikulus benachbarten Zellen der Placenta ein. In ihm liegen die beiden Endospermkerne nahe beieinander und durch keine Zellwand getrennt inmitten größerer Ansammlungen von Protoplasma, von denen ein zierliches Gerüst von feinen Fäden nach allen Seiten ausstrahlt (Fig. 82).

Im reifen Samen (Fig. 83) ist das Antipodenhaustorium nur noch als bräunliche Emporwölbung über den Endospermkörper, von dem es deutlich abgegrenzt ist, wahrnehmbar. Das Mikropylarhaustorium bleibt, leicht zusammengeschrumpft, zwischen den eine weite Öffnung umschließenden und neben dem Haustorium vorspringenden Integument- und Funikuluszellen erhalten; in

seinem Innern enthält es ein dem früheren protoplasmatischen Netz entsprechendes Cellulosegerüst. Die zwischen den den Embryosack vom Mikropylenhaustorium abschnürenden persistierenden Epithelzellwänden zum Durch-

tritt des Haustoriums verbliebene Öffnung

wird auch bei *Calluna* durch einen gelblichen Pfropfen verschlossen, der aus Endospermzellen entsteht. Vielleicht hat an seiner Bildung auch der Embryoträger Anteil. In der Nähe beider Haustorien zeigen die Endospermzellen etwas abweichendes Aussehen, indem sie sich stärker färben lassen und undeutliche Kerne besitzen.

Bei der Keimung scheint das Mikropylarhaustorium keine Rolle zu spielen. In vielen Fällen ist es am reifen Samen nicht mehr vorhanden. Der Embryo zeigt ganz kurze Kotyledonen, die bei der Keimung an die Oberfläche gebracht werden und ergrünen.

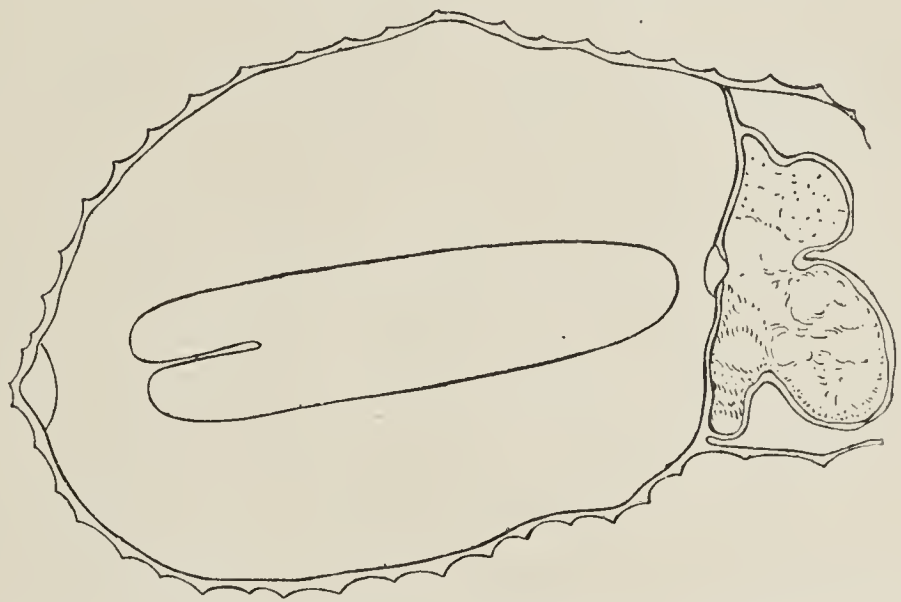


Fig. 83: Längsschnitt (schematisiert) durch einen Samen von *Calluna vulgaris*.

Ein ähnliches Verhalten bei der Samenentwicklung läßt sich wohl auch von den Embryosäcken von *Erica* und *Bruckenthalia* erwarten. Wenigstens sind die Antipoden bei *Erica carnea* u. a. *Erica*-arten, sowie bei *Bruckenthalia spiculiflora* (Fig. 84) denen von *Calluna* ähnlich, indem sie stark färbbar, groß und deutlich abgegrenzt sind; ihre Kerne sind ebenfalls von ihrer Umgebung nur wenig unter-

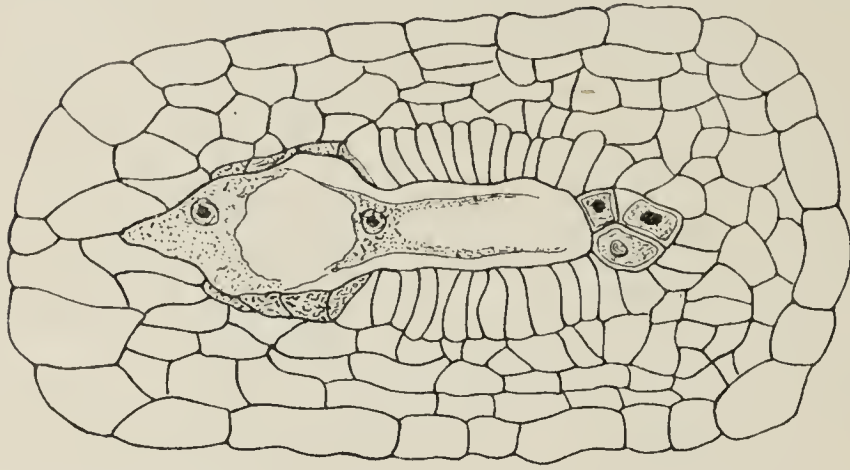


Fig. 84: Längsschnitt einer Samenanlage von *Bruckenthalia spiculiflora*.

schieden; die Antipoden nehmen aber keinen so großen Raum im Embryosack ein wie bei *Calluna*. Das Mikropylarhaustorium entwickelt sich indessen nicht zu solcher Mächtigkeit wie bei *Calluna*, denn im reifen Samen ist es in einer dem Mikropylarhaustorium von *Arbutus* entsprechenden Größe aus-

gebildet. Dagegen ist das am Antipodenende des Embryosacks gebildete Haustorium in ähnlicher Weise wie bei *Calluna* entwickelt im Samen erhalten.

Die Samenanlagen in dem aus drei Fruchtblättern aufgebauten Fruchtknoten von *Clethra* haben einen den Samenanlagen der Eriaceen entsprechenden Bau. Die Samen zeigen die Reste zweier Haustorien und sind während ihrer Entwicklung der Placenta eingebettet. Vor der Öffnung der loculiciden Kapsel vertrocknet die Placenta.

Auch die Samenanlagen von *Epacris*, sehr zahlreich in einem Fruchtknoten, zeigen große Ähnlichkeit in ihrem Bau mit denen der Eriaceen. Der Embryosack wird von einem deutlichen Epithel eingefasst; er erweitert sich nach vorn zu einem Haustorium, das nach der Befruchtung jedenfalls noch vergrößert wird, da in der Mikropylarregion ebenso wie in der Chalaza ein stark färbbares Nährgewebe ausgebildet ist.

Bei *Styphelia* befindet sich in jedem Fruchtknotenfach — die Zahl der Fächer wechselt zwischen zwei und fünf — eine hängend anatrop epitrope Samenanlage. Diese zeigt ein Epithel um den Embryosack, sowie ein deutliches Nährgewebe in der Chalaza, dessen Ausnutzung schon vor der Befruchtung beginnt. Nach der Mikropyle und dem Funikulus zu wird auch ein namentlich nach der Befruchtung zu einer an vielen Stellen stark ausgebuchteten Blase heranwachsen.

des Haustorium gebildet, das von einem protoplasmatischen Netz erfüllt ist. Reife Samen standen mir leider nicht zur Verfügung, so daß ich die schließlichen Schicksale der Haustorien nicht feststellen konnte.

Die Samenanlagen der Pirolaarten endlich zeigen wie die von *Monotropa* eine reduzierte Gestalt. Ihr normal gebauter Embryosack ist von einem zweischichtigen Integument bedeckt. Bei der Ähnlichkeit der Samenanlagen liegt die Vermutung nahe, daß die Samenentwicklung von *Pirola* ebenso verläuft wie bei *Monotropa hypopitys*, für welche ja die schönen Untersuchungen Kochs über diesen Gegenstand vorliegen. Eine Andeutung von Haustorienbildung könnte man vielleicht in den reduzierten Samenanlagen von *Monotropa* finden in den steril, d. h. von Endosperm frei bleibenden Teilen des Embryosacks nach der Mikropyle und der Chalaza hin, wenn auch in diesen schwächtigen Samenanlagen von der Anhäufung von Nährmaterial in besonderen Geweben nicht die Rede sein kann.

Was die Samenentwicklung der Erikaceen im allgemeinen anbelangt, so sind namentlich für die Tetracyclae hauptsächlich durch die Arbeiten von Balicka-Iwanowska (Flora 86. Bd.), Billings (Flora 88. Bd.) und Goldflufs (Journal de Botanique 12. Bd.) sehr mannigfaltige Verhältnisse in Bezug auf Haustorienbildung bei der Samenentwicklung nachgewiesen worden. Dabei hat sich aber für die Primulaceen durch Billings' Untersuchungen herausgestellt, daß bei ihnen die Bildung des Embryos und des Endosperms ohne die Mitwirkung von Haustorien verläuft. Für dieses Verhalten der Primulaceen ist eine Erklärung zunächst nicht möglich. Im Gegensatz zu ihnen haben aber die Erikaceen trotz der durch das Vorhandensein zweier vollständiger Staubblattkreise und die Isomerie des Fruchtknotens dokumentierten primitiven Verhältnisse im Blütenbau durch das in den ausgeführten Untersuchungen zutage getretene Verhalten in Bezug auf Samenentwicklung als echte Sympetalen erwiesen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [92](#)

Autor(en)/Author(s): Artopoeus Albert

Artikel/Article: [Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Erikaceen. 309-345](#)