Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von
K. Goebel.

13. Ueber die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen.

Hierzu 13 Abbildungen im Text.

Bei der Besprechung der Sporangiengestaltung in der „Organographie der Pflanzen“ (pag. 755, 760 ff.) habe ich darzulegen versucht dass die Art und Weise, wie die Sporangien sich öffnen, insofern „erklärlich“ sei, als sie in Beziehung stehe zur Gestalt und zur Lage der Sporangien. Die Oeffnung erfolgt so, dass die Sporenverbreitung gesichert erscheint. Demgemäss liess sich z. B. nachweisen, dass die Abweichung, welche die Sporangien von Lycopodium inundatum betreffs der Lage der Oeffnungsstelle der grossen Mehrzahl der andern Lycopodium-Arten gegenüber zeigen, bedingt wird durch die eigenartige Lage derselben: die Sporangien öffnen sich nicht — wie die der übrigen Arten — durch einen auf dem Scheitel verlaufenden Längsriss, sondern durch eine Spalte, die man fast als Querspalte bezeichnen könnte. Ganz analoge Erscheinungen kommen nun bei den Mikrosporangien der Nadelhölzer vor. So wird als diagnostischer Unterschied zwischen Picea und Abies öfters angegeben, dass die Pollensäcke von Picea sich mit einem Längsriss öffnen, die von Abies mit einem Querriss. Ich habe in der Litteratur vergebens nach einem Hinweis darauf gesucht, womit diese Differenz zusammenhänge; die Frage ist nicht nur nicht beantwortet, sondern überhaupt nicht aufgeworfen worden. Auch die Abbildungen geben darüber keinen Aufschluss, weil sie, wie unten gezeigt werden soll, vielfach die Natur auf den Kopf stellen und das, was unten liegt, als nach oben gekehrt zeigen. Dass indes auch hier zwischen der Oeffnungsweise und der Gestalt und Lage der Sporangien Beziehungen vorhanden sein werden, habe ich vermuthungsweise (a. a. O. pag. 782) ausgesprochen. Die Untersuchung bestätigte die Richtigkeit der Vermuthung, zeigte aber auch, dass über die Oeffnungsweise der Pollensäcke vielfach in der Litteratur unzutreffende Angaben vorliegen. Es wird deshalb nicht überflüssig sein, die Art und Weise, wie die Pollenentleerung erfolgt, an einigen Beispielen zu besprechen. Die Cupressineen können dabei ausser Betracht bleiben. Sie haben kleine, annähernd kugelige Pollensäcke, die auf der dem Sporophyll abgekehrten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0241-6

Seite sich öffnen. Je kleiner die Pollensäcke sind, desto weniger wird es im Allgemeinen erforderlich sein, besondere Einrichtungen zur Entleerung der Pollensäcke zu treffen. So haben denn z. B. die männlichen Blüthen von Cupressus Lawsoniana keine bestimmte Orientirung zum Horizont, ihre Achse — wenigstens bei den von mir untersuchten Exemplaren — behält die Richtung bei, welche die vegetativen Zweige, an deren Ende sie stehen, besitzen. Anders ist es, wie gezeigt werden soll, bei einigen Abietineen. Sie seien deshalb zunächst etwas ausführlicher erörtert.

Abietineen.

a) Die Entleerung der Pollensäcke erfolgt durch eine Längsspalte.

Hierher gehört zunächst Pinus. Bekanntlich sind hier die männlichen Blüthen rings um die Zweigoberfläche vertheilt, die Blüthenachse steht meist schief aufrecht, die Sprosse, an denen die männliche Blüthen stehen, sind zur Zeit der Pollenentleerung noch aufgerichtet (orthotrop); da die zwei langgestreckten Pollensäcke auf der Unterseite des Staubblattes liegen, so ist ohne Weiteres klar, dass die Oeffnung der Pollensäcke durch eine Längsspalte die zweckmässigste ist, der Pollen gelangt dadurch auf kürzestem Wege aus den Pollensäcken in das Freie. Eine Beziehung der Grösse der Blüthen zu ihrer Stellung scheint aus der Betrachtung der verschiedenen Pinus-Arten hervorzugehen. Die männlichen Blüthen von Pinus silvestris sind verhältnissmässig klein, die Streckung ihres Stieles und damit ihrer Aufrichtung bei der Entfaltung ist eine unbedeutende. Der Pollen wird übrigens auch bei horizontaler Stellung der Blüthen leicht entleert. Die viel grösseren Blüthen von P. austriaca haben einen längeren Stiel und eine ausgesprochene Aufrichtung.

Schon bei Pinus lässt sich beobachten, dass die Pollensäcke etwas schief zur Längsachse des Staubblattes verlaufen und vorne breiter sind, als hinten; demgemäss fällt auch die Oeffnungslinie nicht ganz mit der Längsachse der Staubblätter zusammen. Auffallender ist dies bei

Picea excelsa. Die männlichen Blüthen der Fichte gehen theils aus den Endknospen von Seitenzweigen hervor (namentlich bei schwachwüchsigen Trieben scheint dies der Fall zu sein), theils stehen sie auf den Flanken der Triebe, namentlich im vorderen Theile derselben. Aber auch unmittelbar über der Basis des Jahrestriebes trifft man öfters einen Kranz von männlichen Blüthen. Während diese sonst auf den Flanken der Sprossachse sitzen, trifft man hier auch auf der Unterseite eine oder die andere an. Aber diese Stellung ist

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0242-2

bei weitem weniger häufig als die flankenständige. Beim Aufblühen streckt sich die Blüthenachse und krümmt sich nach aufwärts; namentlich an hängenden Zweigen tritt dies deutlich hervor. Ich halte es nicht für überflüssig, eine Abbildung zu geben (Fig. 1), schon des Vergleichs mit den Tannen halber, aber auch deshalb, weil in der Litteratur darauf nicht geachtet geworden zu sein scheint.[1]) Allerdings ist die Aufrichtung der männlichen Blüthen keine so präcise wie bei den weiblichen, manche erreichen die Verticalstellung nicht,

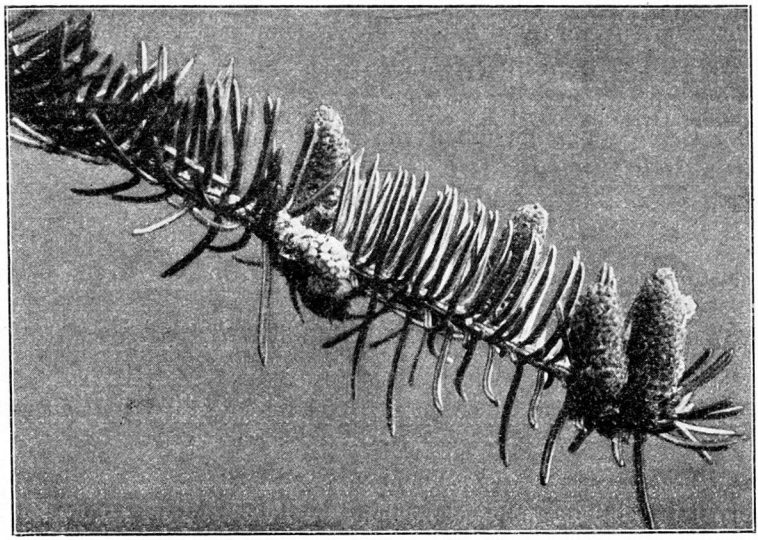


Fig. 1. Picea excelsa. Zweig mit männlichen Blüthen in natürlicher Lage. Etwas verkleinert. Eine männliche Blüthe war abnorm und ist deshalb nicht, wie die andern, aufgerichtet; eine andere, auf der Zweigunterseite stehende, stiess an den Zweig und wurde dadurch an der Aufrichtung verhindert.

sondern bleiben mehr oder weniger schief, und unter ungünstigen Verhältnissen kann ein Stäuben auch an den Blüthen eintreten, welche ihre ursprüngliche (bei den meisten annähernd horizontale) Lage beibehalten haben. Aber wie die Beobachtung zahlreicher Exemplare zeigte, ist die Aufrichtung der Blüthen doch der normale Vorgang.

1) In der Abbildung von Hempel und Wilhelm (Bäume und Sträucher des Waldes, Taf. I Fig. 2) sind die männlichen Blüthen noch nicht geöffnet und haben deshalb die horizontale Stellung der Knospenlage. Ganz misslungen sind die Abbildungen bei Beissner (Nadelholzkunde Fig. 99, 4 u. 5). In Engler-Prantl (Natürl. Pflanzenfamilien, Coniferen, Fig. 34) sind die männlichen Blüthen mit der Spitze nach abwärts gerichtet gezeichnet (Wiedergabe einer Willkommschen Abbildung).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0243-8

Auch bei Picea alba tritt, meist weniger ausgesprochen als bei P. excelsa, die Aufwärtskrümmung ein. Bei älteren Blüthen erschlafft die Blüthenachse, die Blüthe hängt dann oft passiv nach unten; wie sehr aber die Aufrichtung „angestrebt" wird, erweist sich auch dadurch, dass sie zuweilen ausgeführt wird nicht, wie dies gewöhnlich geschieht, durch den unteren, staubblattleeren Theil der Blüthenachse, sondern weiter oben im staubblattbesetzten Theile (so bei einem vom Sturm umgerissenen Baume, bei welchem der untere Theil der Blüthenachse wahrscheinlich aus irgend einem Grund im Wachsthum gehemmt und deshalb zur Ausführung der negativ geotropischen Krümmung nicht geeignet war). Die Antheren öffnen sich mit einer Längsspalte, aber diese verläuft schief zur Medianebene der Staubblätter, wie namentlich bei Betrachtung derselben von vorne deutlich hervortritt (Fig. 2).

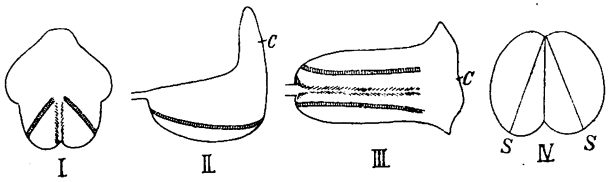


Fig. 2. Staubblätter von Picea excelsa. Vergr. Schema des Verlaufs der Aufrissstelle, letztere durch Schraffirung angedeutet. I von vorne, II von der Seite, III von unten, IV Schema für die Lage der Pollensäcke im Querschnitt gedacht. *S* Symmetrieebene derselben.

Die Pollensäcke sind hinten schmäler als vorn, das Staubblattende (mit seinem „Kamme" *c* Fig. 2) ist annähernd in einem rechten Winkel nach oben gebogen; an dieser Aufbiegung nimmt auch das vordere breitere Ende der Pollensäcke meist noch Theil. Betrachtet man dies von vorne, so tritt die schiefe Stellung der Aufsprungslinien ohne Weiteres hervor. An solchen Staubblättern, an denen die Pollensäcke an der Aufbiegung nicht theilnehmen, tritt der schiefe Verlauf viel weniger, zuweilen gar nicht hervor; man kann auch sagen: die Pollensäcke springen längs ihrer Scheitellinie auf, sind aber schief zum Staubblatt orientirt (vgl. die schematische Fig. 2 IV). Da sie mit einander paarweise vereinigt sind, ergibt sich daraus ohne weiteres, dass die Aufspringlinie der Scheidewand genähert verlaufen und auf der anderen Seite den angegebenen Verlauf haben muss. Durch diesen Verlauf wird der Pollensack seiner grössten Tiefe nach längs geöffnet. Die Spalten klaffen weit auf, da die Wand der Pollensäcke stark schrumpft. Von vorn betrachtet (d. h. von der „Crista" her), ist die obere Hälfte der Pollensackwand dann annähernd in horizontaler, die untere in verticaler Stellung. Es ist klar, dass der Pollen leicht herausfallen kann.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0244-4

Ich habe auf den schief zur Medianebene des Sporophylls gerichteten Verlauf des Aufspringens hier besonders hingewiesen, weil sich aus dem Folgenden ergeben wird, dass bei den Abietineen die Differenzen in der Art des Aufspringens nicht so beträchtlich sind, als die meisten Litteraturangaben erwarten liessen; sie lassen sich alle auf einen „Typus" zurückführen, den der Schiefstellung.

Wir sehen also bei Pinus und bei Picea, dass die Pollensäcke sich durch eine Längsspalte öffnen und dass diese bei der entfalteten Blüthe „typisch" nach abwärts gerichtet ist.

b) Entleerung durch schiefe oder quer verlaufende Spalten.

A. Larix. Hier ist zunächst die Richtung der männlichen und der weiblichen Blüthen zu erörtern. Merkwürdigerweise findet man auch darüber in der Litteratur in Bild und Schrift vielfach unrichtige oder mangelhafte Angaben. Zwar dass die weiblichen Blüthen[1]) ihre Spitze nach oben kehren, ist der Beobachtung nicht entgangen. Sie sind ausgesprochen negativ geotropisch, wo sie auch entspringen mögen, ob an einem horizontalen oder einem hängenden Zweig, stets krümmt sich im Frühjahr der Blüthenstiel scharf nach oben, nicht selten stösst die Spitze der Blüthe dabei gegen die Zweigoberfläche an, die erstere erhält dann einen tiefen Eindruck, ein Beweis dafür, dass eine energische geotropische Krümmung stattfindet.

Wie ist es aber mit den männlichen Blüthen?

Richard[2]), dessen schöne, vielfach in der Litteratur benützte Abbildungen sonst so naturgetreu sind, zeichnet (a. a. Pl. 13 Fig. 4) einen Lärchenzweig, bei dem die weibliche Blüthe vertical steht. Von den männlichen ist eine vertical, eine fast horizontal, zwei bilden mit der Verticale einen Winkel von etwa 45°. Dies ist, wenn man nicht ein Versehen annehmen will, nur dadurch erklärlich, dass man annimmt, dass die nicht verticalen Blüthen entweder zu jung oder in der Entwickelung gestört waren; normale männliche Blüthen fand ich stets nach abwärts gerichtet. In den „Natürlichen Pflanzenfamilien" ist nach Willkomm eine Abbildung eines blühenden Larixzweiges wiedergegeben, bei welchem die männlichen Blüthen auch annähernd horizontal sind. Eine richtige Abbildung findet sich z. B. bei

1) Ich bezeichne hier die Zapfen der Einfachheit halber als Blüthen, da die bekannte morphologische Streitfrage hier nicht in Betracht kommt

2) L. C. Richard, Commentatio botanica de Coniferis et Cycadeis. Stuttgart 1826.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0245-9

Hempel und Wilhelm[1]), aber das, worauf es hier ankommt, ist auch in diesem Buche übersehen, denn im Text (pag. 110 Fig. 54 *c*) wird die Oberansicht eines Staubblattes als Unteransicht gegeben!

Die Sache ist einfach die, dass die männlichen Blüthen positiv geotropisch sind, also ihre Spitze nach abwärts kehren. Zwischen männlichen und weiblichen Blüthen ist also eine auffallende Verschiedenheit in der geotropischen Reaction vorhanden; erstere sind negativ, letztere positiv geotropisch. Es wird dies aus Fig. 3, die ein Stückchen eines hängenden Zweiges darstellt, ohne Weiteres hervorgehen. Man kann sich auch leicht experimentell von der Thatsache überzeugen; es ist, wie erwähnt, sonderbar, dass sie so oft übersehen wurde.

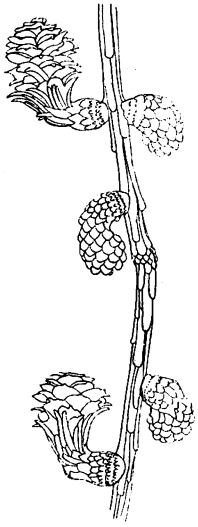


Fig. 3. Stück eines hängenden Zweiges von Larix europaea mit zwei weiblichen und drei männlichen Blüthen. Etwas verkleinert.

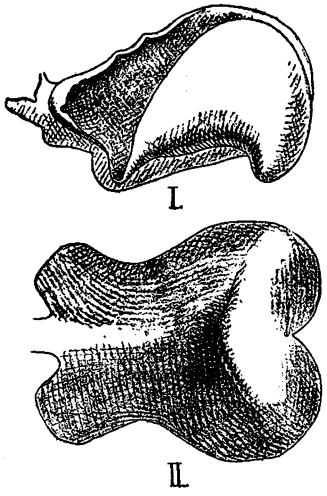


Fig. 4. Larix europaea. Geöffnetes Staubblatt. Vergr. I. von der Seite, II. von oben.

Mit der inversen Lage der männlichen Blüthe steht nun die Oeffnungsweise der Staubblätter in innigstem Zusammenhang. Wenn die Pollensäcke aufspringen würden, wie die von Pinus, so würden die Pollenkörner nur schwer vollständig entleert werden. Die Oeffnungsstellen wären dann ja nach oben gekehrt. Statt dessen sehen wir, dass der Oeffnungsriss schief zur

1) Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes I. Taf. III Fig. 3.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0246-5

Längsachse des Pollensackes ansetzt. Sein Verlauf ist an der ungeöffneten Anthere am leichtesten zu constatiren, da hier, wie in andern Sporangien, die Oeffnungsstelle durch die Gestaltung der Zellen vorgebildet ist. Die Sporangien-(Pollensack-)Wand wird dadurch in eine kleinere, obere [1]) und eine grössere untere Hälfte zerlegt. Wenn beim Austrocknen die Sporangienwand schrumpft, entsteht das in Fig. 4 I dargestellte Bild. Der Riss klafft hier weit auf, die Wand des Sporangiums aber hat sich so gestaltet, dass sie einen nach unten führenden „Ausguss" liefert, durch welchen die Pollenkörner nach unten rollen. Ein Wegschleudern findet nicht statt.

Es ist also deutlich, dass die abweichende Art des Aufspringens mit der Lage der Pollensäcke in Verbindung steht. Sie ermöglicht bei der (Pinus gegenüber) inversen Lage der Pollensäcke deren rasche Entleerung. Thatsächlich erfolgt auch die Pollenentleerung und Bestäubung bei Larix in überraschend kurzer Zeit. Wenigstens war es so in diesem, für hiesige Verhältnisse allerdings abnorm schönen ersten Frühjahr.

Es fragt sich, ob die soeben nachgewiesene Beziehung auch anderwärts sich findet; dass dies in der That der Fall ist, zeigt

B. Abies. Auch hier zunächst einige Angaben aus der Litteratur, die, wie bei Larix, zeigen sollen, wie wenig Beachtung man den hier erörterten Beziehungen zwischen Gestalt und Function geschenkt hat.

Im Strasburger-Noll-Schenck-Schimper'schen Lehrbuch wird eine aufrechte Blüthe (in Wirklichkeit sind alle männlichen Abiesblüthen, wie weiterhin gezeigt werden soll, nach abwärts gerichtet) von Abies alba (nach Berg und Schmidt) abgebildet und angegeben: Die Pollensäcke springen „unterseits mit je einem Längsspalt auf", zu welch letzterer Angabe freilich die Abbildung nicht stimmt. In den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (a. a. O. pag. 82 Fig. 39 *o*) wird die Oeffnung durch eine Querspalte abgebildet; eine solche gaben auch Hempel und Wilhelm, sowie manche Floren an, ebenso Lürssen (Handbuch der systemat. Botanik II p. 105), welcher (Fig. 24 *a*) ein Staubblatt in verkehrter Stellung zeichnet, wahrscheinlich durch die Analogie mit Pinus und Picea veranlasst, wo die Pollensäcke allerdings nach unten liegen. Bei Abies ist dies aber nicht der Fall. Untersucht wurde zunächst Abies Nordmanniana, von der ich durch die Güte meines Collegen Mayr Material aus dem dendrologischen Garten in Grafrath erhielt. Die Vertheilung der

1) „Oben" und „unten" wird hier stets in Beziehung zum Horizont, nicht in morphologischem Sinne gebraucht.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0247-1

Blüthen ist hier sehr charakteristisch. Bekanntlich sind die Seitensprosse der Tannen viel ausgeprägter dorsiventral, als z. B. die der Fichten. Diese Dorsiventralität spricht sich auch in der Stellung der Blüthen aus. Weibliche Blüthen entspringen aus der Oberseite der Zweige, männliche auf der Unterseite und den Flanken. Die auch hier negativ geotropischen Blüthenachsen der weiblichen Zapfen brauchen also keine Krümmung auszuführen, um nach oben zu wachsen. Die männlichen Blüthen sind auch hier mit der Spitze abwärts gewendet, wahrscheinlich also, wie bei Larix, positiv geotropisch, übrigens würden sie ja auch, wenn sie gar nicht geotropisch sind, doch der Hauptsache nach nach unten gekehrt sein.

Die Aufsprungslinie verläuft weder längs noch quer, sondern schief zur Längsachse der Pollensäcke, ganz ähnlich wie bei Larix.

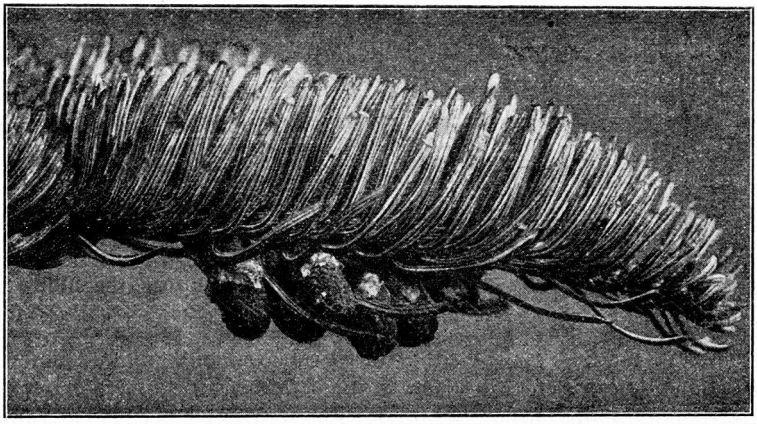


Fig. 5. Zweigstück von Abies nobilis mit männlichen Blüthen in natürlicher Lage.

Die geöffneten Antheren bieten allerdings insofern ein etwas anderes Bild dar, als sie weiter aufklaffen als die der Lärche; der vordere Theil der Anthere schrumpft besonders stark. Dieses weitere Aufklaffen mag damit in Beziehung stehen, dass die Pollenkörner hier grösser sind, als bei der Lärche; auch besitzen sie ja bekanntlich „Flugblasen", welche denen der Lärche fehlen. Jedenfalls können auch hier die Pollenkörner vermöge der Richtung des Risses und der Stellung der Staubblätter leicht herausfallen. Durch die Freundlichkeit des Herrn W. Barbey erhielt ich sodann aus Chambézy eine Anzahl weiterer Coniferen, so namentlich einige andere Abies-Arten. Alle stimmten darin überein, dass sie die männlichen Blüthen auf der Unterseite und den Flanken der annähernd horizontalen Seitensprosse

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0248-7

trugen. Die Fig. 5 veranschaulicht diese Dorsiventralität in Bezug auf die Blüthenvertheilung für Abies nobilis. Bei Abies concolor trug auch ein Zweig, der auf der Unterseite eines horizontalen Astes entsprang und schief nach abwärts wuchs, männliche Blüthen. Auch hier war ein Streifen der Zweigoberfläche frei von Blüthen. Die Schwerkraft konnte, nach der Lage des Zweiges, dabei nicht in Betracht kommen. Aus der Richtung der Nadeln glaube ich vielmehr schliessen zu müssen, dass die blüthenleere Seite die am stärksten beleuchtete war. Es scheint mir also die oben angeregte Frage mit Wahrscheinlichkeit dahin beantwortet werden zu können, dass das Licht es ist, welches die Vertheilung der männlichen Blüthen an den dorsiventralen Tannenzweigen bedingt; die männlichen Blüthen entstehen, wenn diese Ansicht richtig ist, auf der Schattenseite, ganz ebenso wie die Sexualorgane an einem dorsiventralen Farnprothallium. Dass die weiblichen Blüthen an der stärker beleuchteten Seite entstehen, ist eine naheliegende weitere Schlussfolgerung; wissen wir doch weiter, dass sie bei den Tannen (und Fichten) nur an den stärkst beleuchteten Gipfeltheilen des Baumes zu finden sind.

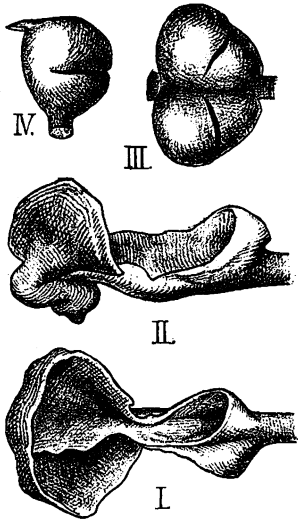


Fig. 6. Staubblätter (vergr.) von I. und II. von Abies Pinsapo, I. von oben, II. von der Seite III. und IV. von Tsuga canadensis, III. von unten, IV. von der Seite.

Das Aufspringen erfolgt überall wesentlich in derselben Weise; es sei auf Fig. 6 hingewiesen, welche aufgesprungene Staubblätter von Abies Pinsapo darstellt. Wenn diese noch nicht so stark getrocknet und geschrumpft sind, wie die in der Abbildung wiedergegebenen, so tritt die Bildung eines „Ausgusses“ für die Pollenkörner nach der Richtung, in welcher der Spalt in der Antherenwand verläuft, noch deutlicher hervor. Pseudotsuga Douglasii schliesst sich den Abies-Arten, was die Stellung der männlichen Blüthen und die Art des Aufspringens der Antheren anbelangt, durchaus an.

C. Bei Tsuga canadensis stehen die hier ziemlich kleinen männlichen Blüthen grossentheils, aber nicht alle, auf der Sprossunterseite. Die Richtung der Antherenspaltung (Fig. 6 III, IV) könnte man hier für eine quere halten, genauere Betrachtung zeigt aber, dass sie auch schief verläuft wie bei Abies und Pseudotsuga, nur tritt dies nicht so

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0249-5

deutlich hervor, wie bei Abies, weil die Pollensäcke viel weniger lang gestreckt sind als dort und sich mehr der Kugelgestalt nähern.

Diese Beziehung zwischen Gestalt und Oeffnungsweise der Sporangien wurde schon früher (a. a. O. pag. 782) betont. Wichtiger aber sind, wie aus dem oben Angeführten hervorgeht, die Beziehungen zwischen Lage und Oeffnungsweise der Mikrosporangien, Beziehungen, die aus einer Betrachtung der in der Litteratur vorliegenden Abbildungen nicht entnommen werden konnten, weil diese, wie an einigen Beispielen gezeigt wurde, die Lage der männlichen Blüthen vielfach ganz unrichtig wiedergeben. Es zeigte sich, dass eine ausgesprochene Schiefstellung des Oeffnungsrisses nur bei männlichen Blüthen vorkommt, die nicht aufrecht sind, bei denen also die Pollensäcke in den typischen Fällen nach aufwärts gerichtet sind, und wir sahen, dass der schief verlaufende Riss die Pollensäcke so öffnet, dass ein Herausfallen nach unten rasch und sicher eintritt; es bildet sich ein Ausguss wie bei einem Kruge, der die Pollenmasse nach abwärts leitet.

Es drängt sich dabei noch eine weitere Frage auf: die, ob die verschiedenen Modificationen in der Oeffnungsweise der Pollensäcke innerhalb einer natürlichen Gruppe (hier speciell innerhalb der der Abietineen) sich auf einen gemeinschaftlichen Ausgangspunkt zurückführen lassen oder nicht. Im Gegensatz zu den, wie mir scheint, klar nachgewiesenen biologischen Beziehungen haben wir es hier mit Schlüssen zu thun, die nur mit Wahrscheinlichkeiten rechnen können. Zunächst sei daran erinnert, dass bei den Abietineen die Verschiedenheiten nicht so gross sind, wie vielfach bisher angenommen wurde, und auch der Fall wäre, wenn Längsrisse und Querrisse einander gegenüber ständen. Wir sahen, dass wirkliche Querrisse nicht vorkommen, sondern dass es, wo solche angenommen wurden, sich um schief zur Längsachse der Pollensäcke verlaufende Spalten handelt. Diese aber schliessen sich an die Längsrisse an, die, wie dies bei der Fichte der Fall ist, schief zur Längsachse der Staubblätter verlaufen. Wenn wir bedenken, dass die orthotrope Stellung der Blüthen bei den Pteridophyten (z. B. Equisetum, Lycopodium, viele Selaginellen) die Regel ist, und dass sie auch bei Pinus und Abies in den männlichen Blüthen der Hauptsache nach verwirklicht ist, so liegt es nahe, sie als die ursprünglichere zu betrachten und die nach abwärts gekehrten Blüthen als „abgeleitete". Demgemäss wäre also die Oeffnung durch eine Längsspalte das primitivere Verhalten, das durch schief verlaufende ein secundär entstandenes. Für diese Annahme lässt sich auch anführen, dass dem Sporophyll abgekehrte, das Mikro-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0250-6

sporangium symmetrisch halbirende Oeffnungsspalten überhaupt der grossen Mehrzahl der Gymnospermen zukommen; darauf deutet auch das unten zu schildernde Verhalten von Taxus hin, wo die Längsspalte aber nur noch in äusserst geringer Ausdehnung entwickelt ist; ihre Function ist durch einen anderen, durch die eigenthümliche Lage zum Sporophyll bedingten Vorgang erfolgt.

Nimmt man also die Längsspalte als die ursprüngliche Oeffnungsform an, von der sich die anderen ableiten, so fragt sich weiter: Ist die „Verschiebung" der Aufrissstelle eingetreten, weil die Blüthen ihre (ursprünglich orthotrope) Lage änderten oder umgekehrt? Einer experimentellen Entscheidung ist diese Frage jetzt wohl kaum mehr zugänglich, wenigstens scheint es mir sehr unwahrscheinlich, dass eine directe Verkettung besteht, und dass man z. B. bei Larix-Blüthen, die man nöthigt, sich mit der Spitze nach oben zu entwickeln, eine Aenderung in der Oeffnungsrichtung der Pollensäcke herbeiführen könnte. Vielleicht würde die Vergleichung eines grösseren Materials (z. B. auch von Pseudolarix, die ich nicht untersuchen konnte) Anhaltspunkte ergeben. Einstweilen sind wir auf Vermuthungen angewiesen. Wenn wir aber bedenken, dass die Abwärtsrichtung der männlichen Blüthen offenbar auf verschiedene Weise innerhalb der Abietineen erreicht wird (was schon daraus hervorgeht, dass sie bei Abies schon bei der Entfaltung gegeben ist, bei Larix erst durch eine positiv geotropische Krümmung herbeigeführt wird), so scheint es näherliegend, die Aenderung der Aufrissrichtung als das Primäre zu betrachten. Indes damit geraten wir, wie erwähnt, auf ein unsicheres Gebiet; begnügen wir uns also lieber mit dem, was sicher erkennbar ist, und das sind die oben hervorgehobenen Beziehungen zwischen Lage der Aufrisslinie und die Richtung der Blüthen, Beziehungen, welche uns wenigstens functionell verständlich machen, „warum" die männlichen Larix-Blüthen nach unten, die von Picea u. a. nach oben gerichtet sind.

Taxus.

Auch bei der Eibe sind die männlichen Blüthen nach unten gekehrt; nur an hängenden Zweigen traf ich sie ringsum vertheilt. Diese Zweige zeigen auch die „gescheitelte" Blattstellung der (annähernd) horizontalen Sprosse nicht oder doch stark modificirt. Wahrscheinlich hängt dies ebenso wie die Blüthenvertheilung damit zusammen, dass ihre Längsachse nicht rechtwinklig zum Lichteinfall steht, sondern in der Richtung desselben. Die Staubblätter tragen hier bekanntlich in radiärer Vertheilung eine grössere Anzahl von

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0251-2

Pollensäcken. Dass an den Staubblättern kein steriler Endtheil (keine „Crista“) ausgebildet ist, dürfte damit zusammenhängen, dass die verhältnissmässig kleinen männlichen Blüthen in der Knospe durch ganz besonders ausgebildete, der Gestalt der Blüthenknospe angepasste Knospenschuppen bedeckt sind, wie sie an sterilen Knospen sich nicht finden,[1]) ausserdem sind die Pollensäcke natürlich auch durch diedichte Aneinanderlagerung der Staubblattschilder in der Knospe geschützt.

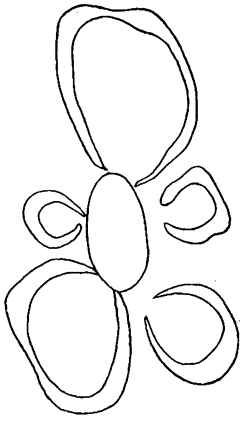


Fig. 7. Taxus baccata.

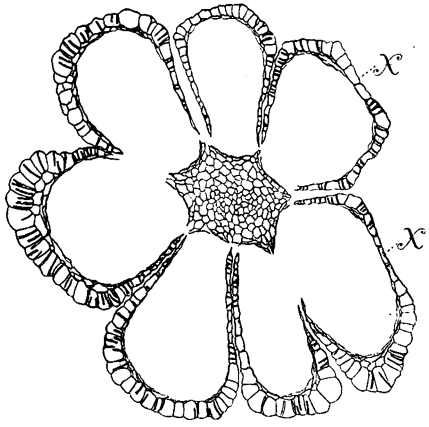


Fig. 8. Taxus baccata.

Fig. 7. Querschnitt durch den unteren Theil eines Staubblattes, schwach vergr.
Fig. 8. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Staubblattes, stärker vergr. Bei *X* die dünneren Wandstellen getroffen.

Auch bei Taxus haben sich die Autoren über die Art des Aufspringens nicht einigen können. Eigentlich hat schon Richard den Vorgang richtig im Text dargestellt, aber seine nicht gelungene Abbildung hat zu Missverständnissen geführt. Er sagt von den Pollensäcken (a. a. O. pag. 20): „Rupto ad stipitulum nexu introrsum dehiscunt, relictis in illo et sub disco totidem angustis lamellis discus demum, rotatim patentibus et vacuis antheris, fit quasi squamula centraliter peltato-stipitata, suborbiculata, planiuscula, ambitu s. margine quasi rotunda crenata, ob antherarum membranas persistentes.“

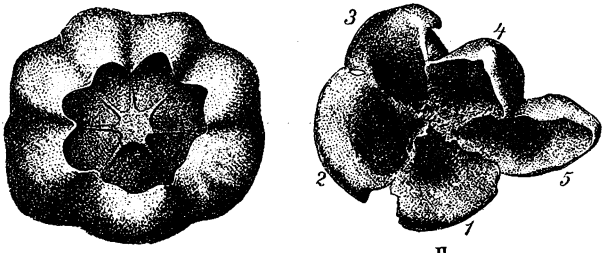
Eichler (in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ a. a. O. pag. 112) lässt die Pollensäcke sich durch einen „Längsspalt ablösen“, was aber schon deshalb nicht zutreffend sein kann, weil ja die einzelnen Pollensäcke nicht von einander vollständig getrennt sondern unter einander und mit dem Sporophyllstiel „verwachsen“ sind. Auch Hempel und Wilhelm lassen die Pollensäcke „der Länge nach aufklappen“.

1) Vgl. die diesbezüglichen Ausführungen in Organographie pag. 705.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0252-8

Thatsächlich aber öffnet sich, wie Strasburger[1]) schon angegeben hat, das Sporangium, „indem die ganze Epidermis an seiner Basis und an beiden Seiten sich ablöst und nach aussen zurückschlägt"; nur an der Spitze der Pollensäcke tritt eine kurze Spalte auf (Fig. 7).

In Fig. 9, I. ist der Anfang dieses Vorgangs dargestellt. Man sieht im Centrum den Stiel, von welchem eine Anzahl Streifen ausstrahlen; dies sind die stehengebliebenen Stücke der Scheidewände, welche die einzelnen Sporangien von einander trennen. Die Aussenwand der Sporangien aber weicht nun (unter Schrumpfung, resp. Schrumpfelung) in gemeinsamer Bewegung nach aussen zurück, ähnlich — um ein freilich in verschiedener Beziehung nicht streng zutreffendes[2]) Bild zu gebrauchen — aufgespannt, wie das Dach eines aufgespannten Regenschirmes; schliesslich kommt der von Richard



I. II.

Fig. 9. Taxus baccata, Staubblatt von unten, vergr. I im Beginn der „Schirmbewegung", II. nach Ausführung derselben. Die Pollensäcke 1, 2, 3 sind concav nach aussen (in der Figur unten) zurückgeschlagen, 4 und 5 nur aufgerichtet.

zutreffend geschilderte fertige Zustand zuwege, bei welchem die zurückgeschlagenen Sporangienwände am Rande des schildförmigen Theiles der Anthere „radförmig abstehen" (vgl. auch Fig. 10). Da die Sporophyllschilder tangential zu der Oberfläche der männlichen Blüthe stehen, so ist klar, dass die Pollenmassen aus dem geöffneten „Synangium" (wie man die Anthere auch bezeichnen könnte) leicht herausfallen werden, mit Ausnahme der dem Ende der Blüthe nahestehenden; da aber auch bei diesen die Fläche des geöffneten Sporangiums schief steht, muss der Pollen auch hier herausgleiten, zumal wenn die Zweige durch Wind bewegt werden.

---

1) Die Coniferen und die Gnetaceen, 1872, pag. 126.

2) Das Unzutreffende besteht darin, dass bei Taxus die einzelnen Sporangien unten von einander getrennt sind (was in Fig. 9, I. nicht sichtbar ist), während bei einem Schirm die ganze Schirmfläche ein zusammenhängendes Ganzes bildet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0253-4

Das Alles, kann man nun weiter sagen, würde aber viel einfacher vor sich gehen, wenn die Blüthen nicht mit der Spitze nach unten, sondern nach oben orientirt wären. Gewiss, wenn nicht etwas Anderes dazu käme. Denken wir uns eine männliche Blüthe so orientirt, wie in Fig. 10, welche die „Synangien" schon geöffnet zeigt. Es ist klar, dass die Pollenkörner bei dieser Stellung alle zwischen die Hüllschuppen der männlichen Blüthe hinabfallen müssten, aus denen sie erst spät und langsam durch den Wind wieder herausgeblasen werden könnten. Denn die Hüllschuppen der männlichen Blüthen fallen nach der Entfaltung nicht ab, sie biegen sich nur etwas nach aussen, und die Streckung des Blüthenstiels bei der Entfaltung ist eine nur unbedeutende. Es ist also die Richtung der Blüthe nach unten keine zufällige oder gleichgiltige, sondern eine durchaus zweckmässige. Auch hier dürfen wir nicht vergessen, dass bei der Pollenausstreuung andere Beziehungen in Betracht kommen, als bei der Sporenausstreuung. Bei dieser handelt es sich meist darum, die Sporen allmählich zu entleeren und ihnen so eine weitere Verbreitung zu ermöglichen; nur wo Schleudereinrichtungen vorhanden sind (wie z. B. der Annulus der Farnsporangien) werden alle Sporen zugleich entleert; für ihre Ausstreuung an verschiedenen Stellen ist hier eben anders gesorgt. Bei den Nadelhölzern aber ist die Zeit, in welcher die Bestäubung der weiblichen Blüthen vor sich gehen kann, eine verhältnissmässig kurze; es müssen also auch in kurzer Zeit grössere Pollenmengen mobil gemacht werden, um die Bestäubung zu sichern. So sehen wir also bei Taxus deutliche Beziehungen: 1. zwischen der Gestalt der Staubblätter und ihrer dichten Umhüllung durch grosse Schuppen; 2. zwischen der Staubblattgestalt und der Oeffnungsweise der Pollensäcke, welche hier anders verläuft, als bei anderen Coniferen; 3. zwischen der Stellung resp. Richtung der männlichen Blüthen und der Pollenentleerung.[1])

Es erübrigt noch, kurz auf einige anatomische Verhältnisse hin-

1) Für die weiblichen Blüthen ist der „Grund" dafür, dass sie auf der Zweigunterseite (resp. auf den Flanken) stehen, weniger leicht einzusehen. Die lockere Stellung der „gescheitelten" Nadeln verhindert den Zutritt des Pollens auch von oben nicht (was bei den viel dichter gestellten Blättern der Tannen der Fall sein würde). Aber es ist mir derzeit nicht klar, ob die Stellung auf der Unterseite von Vortheil ist (etwa, weil der von der Mikropyle ausgeschiedene Tropfen, der den Pollen auffängt, hier weniger leicht vom Regen abgespült werden kann), oder ob sie (an und für sich gleichgiltig) nur nicht nachtheilig ist, weil bei der grossen Menge von Pollen, der einer Samenanlage hier zur Verfügung steht, die Bestäubung doch gesichert erscheint.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0254-9

zuweisen, welche die genannte eigenthümliche Bewegung der Pollensackwand (wir wollen sie als „Schirmbewegung“ bezeichnen) ermöglicht. Es liegt mir ferne, auf den eigentlichen „Mechanismus“ dieses Vorganges einzugehen, nur einige charakteristische mit ihm zusammenhängende Bauverhältnisse seien erwähnt.

Die einzelnen Pollensäcke hängen nicht, wie bei Equisetum, frei an dem schildförmigen, von den Pollensäcken deutlich unterschiedenen Endtheil des Sporophylls herunter, sondern sie nehmen die Substanz des Staubblattes, vom Stiele abgesehen, fast vollständig in Anspruch. Wenn man das schildförmige Staubblatt von oben betrachtet, sieht man in der Mitte eine in die Länge gesteckte Vertiefung. Ausserdem strahlen von hier nach dem Rande so viel seichte Furchen aus, als



Fig. 10. Taxus baccata. Entfaltete männliche Blüthe (um 180° gedreht!) (vergr.) nach Richard. Ein Stück des Stieles durch einen Längsschnitt entfernt. Häufig streckt sich der Blüthenstiel oberhalb der Schuppen mehr als hier gezeichnet.

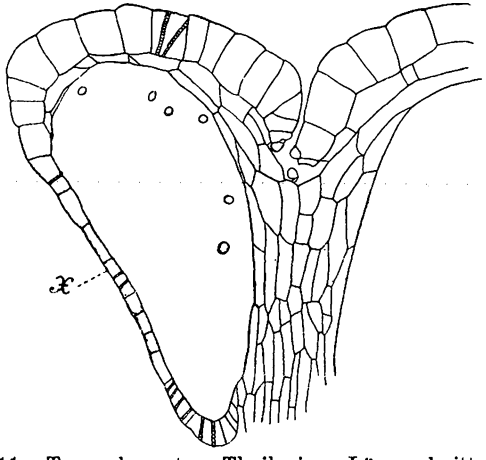


Fig. 11. Taxus baccata. Theil eines Längsschnittes durch ein Staubblatt (vergr.).

Pollensäcke vorhanden sind; je eine Furche fällt über eine, zwei Pollensäcke trennende Scheidewand.

Für die Schirmbewegung ist nun zunächst die centrale Vertiefung von Bedeutung. Wie der Längsschnitt (Fig. 11) zeigt, stellt sie eine Gelenkstelle dar, welche ähnlich wie das obere Gelenk an jeder Rippe eines Schirmes eine Aufwärtsbewegung ermöglicht. In dieser Vertiefung liegt auch der einzige sehr kleine Theil der Sporophylloberfläche, der nicht in die Wandbildung für die Pollensäcke einbezogen wird; man sieht in der Figur hier eine Spaltöffnung getroffen, die übrigens nicht immer vorhanden ist und namentlich kleineren Staubblättern fehlt. Alle anderen Zellen der schildförmigen Aussenseite des Sporophylls zeigen, ebenso wie die Seitenwände der Pollensäcke,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0255-5

welche wir als die „freien“ Wandtheile bezeichnen wollen, die für das „Exothecium“ der Pollensäcke charakteristische Wandverdickung: U-Leisten auf Innen- und Seitenwand, theilweise etwas nach oben übergreifend. Diese Zellen sind im Umriss annähernd isodiametrisch und unterscheiden sich dadurch von den langgestreckten Zellen, welche die „freien“ Seitenwände des Pollensackes bilden. Die Art der Wandverdickung gestattet also bei Wasserverlust eine Einbiegung der dünnen Aussenwand jeder Zelle, ausserdem eine Annäherung der Halbringe an einander. In den langgestreckten Zellen stehen die letzteren annähernd quer zur Längsachse. Diese Zellen werden also in der Längsrichtung am stärksten schrumpfen; ausserdem sind die Zellen der mittleren Partie der Aussenwand niederer als die auf der Seite (vgl. den Querschnitt Fig. 11 bei *X*) und setzen so einer Aufwärtsbiegung der Seitentheile einen geringeren Widerstand entgegen als wenn sie ebenso hoch oder höher wären als diese. Thatsächlich findet man die freie Aussenwand im trockenen Zustand nicht selten nach oben umgekrempelt. In den annähernd radial verlaufenden Furchen der schildförmigen Oberseite fehlen zuweilen die Verdickungen auf der Innenwand, was ein Einbiegen an dieser Stelle erleichtert.

Das sind die Bauverhältnisse, welche, meiner Ansicht nach, die Schirmbewegung bei der Oeffnung der Antheren hauptsächlich bedingen. Die Schirmbewegung erfolgt übrigens keineswegs bei allen Antheren gleich (namentlich die Aufwärtsbewegung des „freien“ Wandtheiles der Pollensäcke wird nicht immer ausgeführt), sie ist bald mehr, bald minder ausgesprochen, stets aber mit starkem Schrumpfen verbunden; jedenfalls erleichtert sie — und das ist bei der hier verfolgten Fragestellung die Hauptsache — in ausgezeichneter Weise die rasche und sichere Entleerung der Pollensäcke, wie dies ja die Vergleichung der Figuren ohne Weiteres ergibt.

Ginkgo biloba.

Die männlichen Blüthen von Ginkgo werden gewöhnlich als „Kätzchen“ beschrieben, indes ist zu bemerken, dass sie nicht passiv herabhängen, sondern die Blüthenachse stark genug ist, das Gewicht der Blüthe zu tragen. Sie ist vom Centrum des Kurztriebs, an welchem die Blüthe steht, weggebogen; eine bestimmte Stellung zum Horizont konnte ich an dem beobachteten Baume (in Würzburg) nicht wahrnehmen.

Bekanntlich trägt jedes Staubblatt meist zwei Pollensäcke, die nahe der Spitze desselben befestigt sind; sie hängen, ursprünglich einander seitlich berührend, vom Staubblatt herunter. Sonderbarerweise ist die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0256-1

Art des Aufspringens der Pollensäcke hier unrichtig in der Litteratur angegeben. Nach Richard's[1]) und Eichler's Abbildungen würden sie sich nämlich auf ihrer Unterseite durch einen Längsspalt öffnen. Ich fand dagegen die Oeffnungsstelle stets auf den einander zugekehrten Seiten der Pollensäcke (Fig. 12 I, Fig. 13 *A*). Diese Lage ist eine für die Pollenausstreuung zunächst nicht besonders günstige. Indes kommt dies kaum in Betracht, weil die Pollensäcke von Ginkgo beim Austrocknen merkwürdige Bewegungen ausführen, welche einigermaassen an die bei Taxus erwähnten erinnern. Jeder Pollensack führt nämlich an seiner Basis eine Drehung von etwa 90° aus (Fig. 13), die beiden Pollensäcke entfernen sich von einander und spreizen weit auseinander. Dabei klafft jeder weit auf. Es ist klar, dass diese Bewegung die Ausstreuung des Pollens (durch den Wind) sehr befördert. Da bei einem (mit seinem

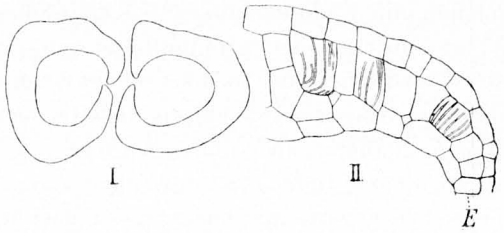


Fig. 12. I. Querschnitt durch die Pollensäcke von Ginkgo biloba schwach vergr. II. Theil eines Querschnittes durch die Pollensackwand stärker vergr.

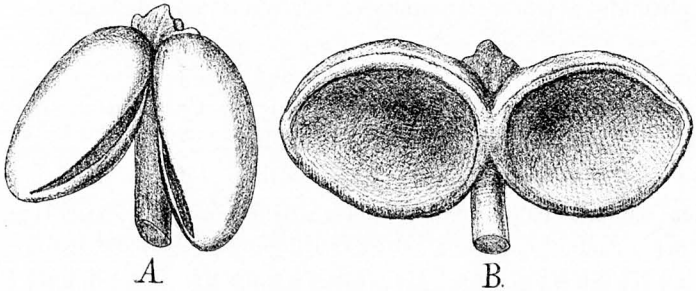


Fig. 13. Staubblätter von Ginkgo (entleert). A. im befeuchteten, B. im ausgetrockneten Zustand.

Filament in horizontaler Lage gedachten) Staubblatt die Oeffnung der Pollensäcke jetzt nach unten liegt, so ist wohl anzunehmen, dass die Richard-Eichler'sche Figur (welche die Oeffnungslinie schon vor der

1) a. a. O. Pl. 3, 3D, F. Diese Figuren sind von Eichler in den „Natürl. Pflanzenfamilien" copirt, aber in der Figurenerklärung irrig als Originale bezeichnet worden (Coniferen Fig. 68 *a*, *b*, pag. 109). Eine ganz ähnliche — ebenfalls unrichtige — Abbildung („nach der Natur") gibt Beissner, „Nadelholzkunde" pag. 191 Fig. 48, 3; richtig hat Koehne (Deutsche Dendrologie Fig. 1 D) die Lage der Oeffnungsstelle abgebildet, ohne übrigens näher darauf einzugehen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0257-7

Bewegung nach unten liegend darstellt) aus einem Missverständniss betreffs der Bewegung hervorging.

Erwähnungswerth sind auch die anatomischen Verhältnisse der Pollensäcke. Im Bau der Sporangien lassen sich, wie ich früher hervorhob[1]), zwei Typen unterscheiden: solche mit Exothecium und solche mit Endothecium. Zu ersterem Typus gehören sämmtliche näher untersuchte Pteridophytensporangien (soweit sie überhaupt einen Oeffnungsmechanismus haben), sowie die Mikrosporangien der Gymnospermen, zu letzteren die Mikrosporangien der Angiospermen. Dass Ausnahmen sich finden würden, war zu erwarten. Denn wo gäbe es die nicht? Indes war mir, als ich das genannte Verhalten betonte, eine sicher gestellte Ausnahme nicht bekannt. Ginkgo bildet eine solche[2]): es hat ein Endothecium, nicht, wie alle andern von mir daraufhin untersuchten Cycadeen und Coniferen, ein Exothecium. Die Pollensäcke besitzen also eine Epidermis, unter welcher das Endothecium liegt, in Gestalt einer oder zwei Zellschichten, welche Verdickungsfasern zeigen. Nach innen hin schliessen sich diesen dann noch chlorophyllhaltige Wandzellen an (Fig. 12 II). Dieser Bau der Mikrosporangien scheint mir mit dafür zu sprechen, dass Ginkgo als Vertreter einer besonderen Gruppe zu betrachten ist, nicht, wie dies früher geschah, als eine Taxacee.

Zusammenfassung.

Die verschiedene Art und Weise, wie die Pollensäcke der Nadelhölzer sich öffnen, ist biologisch verständlich.

Bei den Abietineen findet eine Oeffnung durch Längsspalten da statt, wo die Pollensäcke nach abwärts (oder vertical) gekehrt sind; dies geschieht da, wo die Blüthenachse aufrecht (oder horizontal) ist (Pinus, Picea). Bei Larix sind die männlichen Blüthen positiv geotropisch, bei Abies u. a. stehen sie auf der Unterseite (oder den Flanken) der plagiotropen Zweige und sind dadurch nach unten gerichtet, eine Stellung, die hier wie bei Taxus wahrscheinlich durch einseitigen Lichteinfall bewirkt wird. An den nach abwärts gekehrten männlichen Blüthen öffnen sich die Pollensäcke

1) Organographie pag. 782.

2) Die einzige Angabe, die ich in der Litteratur finden konnte, ist, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, inexakt. Sie lautet: „The mature sporangium wall consists of four to seven layers of cells, with thickening bands on the outer layers“ (Coulter and Chamberlain, Morphology of spermatophytes I. pag. 38). Es wird dort Fig. 30 *C* zur Demonstration des Oeffnens der Pollensäcke citirt, diese sind aber in der betreffenden Abbildung noch ungeöffnet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0258-2

durch einen schief zur Längsachse gestellten Riss, es entsteht dadurch ein nach unten gerichteter „Ausguss", welcher eine rasche Entleerung des Pollens bedingt. Die Richtung des Aufspringens kann sich dem Querverlauf nähern, ist aber nirgends wirklich quer. Da auch bei Picea die Längsspalte schon schief zur Längsachse des Staubblattes verläuft, so handelt es sich bei den verschiedenen Formen nur um ein Mehr oder Minder der Schiefstellung.

Bei Taxus lösen sich die Seitentheile der Pollensackwand ab, das ganze Staubblatt führt eine „Schirmbewegung" aus, welche eine vollständige Entleerung des Pollens sichert. Diese Schirmbewegung wird ermöglicht durch den Bau des Staubblattes, speciell ein centrales „Gelenk".

Auch die Pollensäcke von Ginkgo drehen sich bei der Oeffnung um 90°; die Oeffnung erfolgt auf der einander zugekehrten Seite der Pollensäcke. Die Drehung ist auch hier eine Einrichtung, welche die Entleerung des Pollens erleichtert. Ginkgo ist die einzige derzeit bekannte Gymnosperme, welche ein Endothecium besitzt. Die Pollensäcke aller anderen untersuchten Gymnospermen haben ein Exothecium. Diese Eigenthümlichkeit spricht mit für die Auffassung, welche die Ginkgoaceen als besondere Gruppe von den Coniferen abtrennt.

---

14. Zur Entwickelungsgeschichte des Boragoids.

Hierzu 6 Abbildungen im Text.

Vor einer Reihe von Jahren besprach ich in der Abhandlung „Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse"[1]) auch einige dorsiventrale Inflorescenzen, namentlich die von Zostera, einer Anzahl Urticaceen, Papilionaceen, Borageineen, Solaneen und Cyrtandreen (Klugia). Der Standpunkt, von welchem aus dies geschah, war zunächst der entwickelungsgeschichtliche, indes wurde auch auf biologische und anatomische Beziehungen kurz hingewiesen.

Von den damals gemachten Angaben haben die über Papilionaceen und Urticaceen durch spätere Untersucher Bestätigung gefunden, die über Borageineen dagegen Widerspruch erfahren, und zwar in doppelter Weise, einerseits von Vertretern der vergleichenden Morphologie, andererseits von Autoren, welche auf Grund der Entwickelungsgeschichte zu anderen Resultaten gelangten.

1) Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg. Herausgegeben von J. Sachs. II, 3, 1880.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0259-1

durch einen schief zur Längsachse gestellten Riss, es entsteht dadurch ein nach unten gerichteter „Ausguss", welcher eine rasche Entleerung des Pollens bedingt. Die Richtung des Aufspringens kann sich dem Querverlauf nähern, ist aber nirgends wirklich quer. Da auch bei Picea die Längsspalte schon schief zur Längsachse des Staubblattes verläuft, so handelt es sich bei den verschiedenen Formen nur um ein Mehr oder Minder der Schiefstellung.

Bei Taxus lösen sich die Seitentheile der Pollensackwand ab, das ganze Staubblatt führt eine „Schirmbewegung" aus, welche eine vollständige Entleerung des Pollens sichert. Diese Schirmbewegung wird ermöglicht durch den Bau des Staubblattes, speciell ein centrales „Gelenk".

Auch die Pollensäcke von Ginkgo drehen sich bei der Oeffnung um 90°; die Oeffnung erfolgt auf der einander zugekehrten Seite der Pollensäcke. Die Drehung ist auch hier eine Einrichtung, welche die Entleerung des Pollens erleichtert. Ginkgo ist die einzige derzeit bekannte Gymnosperme, welche ein Endothecium besitzt. Die Pollensäcke aller anderen untersuchten Gymnospermen haben ein Exothecium. Diese Eigenthümlichkeit spricht mit für die Auffassung, welche die Ginkgoaceen als besondere Gruppe von den Coniferen abtrennt.

---

14. Zur Entwickelungsgeschichte des Boragoids.

Hierzu 6 Abbildungen im Text.

Vor einer Reihe von Jahren besprach ich in der Abhandlung „Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse"[1]) auch einige dorsiventrale Inflorescenzen, namentlich die von Zostera, einer Anzahl Urticaceen, Papilionaceen, Borageineen, Solaneen und Cyrtandreen (Klugia). Der Standpunkt, von welchem aus dies geschah, war zunächst der entwickelungsgeschichtliche, indes wurde auch auf biologische und anatomische Beziehungen kurz hingewiesen.

Von den damals gemachten Angaben haben die über Papilionaceen und Urticaceen durch spätere Untersucher Bestätigung gefunden, die über Borageineen dagegen Widerspruch erfahren, und zwar in doppelter Weise, einerseits von Vertretern der vergleichenden Morphologie, andererseits von Autoren, welche auf Grund der Entwickelungsgeschichte zu anderen Resultaten gelangten.

1) Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg. Herausgegeben von J. Sachs. II, 3, 1880.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0259-1

Was zunächst die erste Gruppe von Einwänden betrifft, so habe ich längst zugegeben[1]), dass der von mir vor mehr als 20 Jahren eingenommene Standpunkt ein einseitig entwickelungsgeschichtlicher war, und dass die von der vergleichenden Morphologie dargelegten Gründe dazu berechtigen, die eigenthümlichen Blüthenstände der Boragineen (und mancher Solaneen), welche Schumann später als „Boragoide" bezeichnet hat, von Wickeln abzuleiten. Čelakovsky, welcher auf Grund eigener Untersuchungen meine entwickelungsgeschichtlichen Angaben bestätigte, wenn er auch bei Symphytum z. B. den Vegetationspunkt des Boragoids meist nicht so stark entwickelt fand, wie in den von mir untersuchten Fällen, hat auch schon dargelegt, wie man sich eine solche Abweichung denken könne. Er sagt (Flora 1880 No. 23): „Das Sympodium bildet sich nach Art eines Monopodiums, dessen sog. Vegetationspunkt aber nach jeder Abzweigung einer Blüthenanlage eigentlich ein anderer ist, nämlich eine andere Achselknospe"; wo er sehr mächtig sei, wie bei Symphytum, sei anzunehmen, dass er mehrere consecutive Sprossanlagen in sich enthalte.

Ich habe die Čelakovsky'sche Auffassung früher bekämpft, weil sie mir eine Zurechtrückung der beobachteten entwickelungsgeschichtlichen Erscheinungen zu sein schien. Dass aber die vergleichende Beobachtung zeigt, dass die typischen Wickel und die Boragoide Glieder einer Kette sind, ist unbestreitbar. Wenn man dies anerkennt, so scheint es mir von minderem Belang, ob man von einem monopodienartig wachsenden Sympodium oder einem Monopodium spricht. Jedenfalls passt auf die Boragoide, wie sie bei den hier zu besprechenden Symphytuminflorescenzen vorliegen, nicht die Schilderung der Entstehung des Sympodiums, welche Wydler gab.[2]) Er sagt: „Ein allgemeines Merkmal des zum Wickeltypus hinneigenden Dichasiums ist das senkrechte Aufrichten und die Geradstreckung des durch ein kräftiges Wachsthum begünstigten (geförderten) Zweiges; hierdurch wird der schwächere Zweig zugleich mit der Terminalblüthe auf die entgegengesetzte Seite geworfen, und zwar alternative nach rechts und links. Die geförderten Zweige bilden hingegen eine geradaufstehende Reihe von übereinanderstehenden Gliedern und erscheinen in der Form eines schwächer oder stärker zickzackförmig abwechselnd nach rechts und links gebogenen einfachen Stengels. Es ist dies die Scheinachse...." Diese ist aber beim typischen „Boragoid" nicht eine nach

1) Flora 1889 pag. 82. Organographie pag. 118.

2) Flora 1851 pag. 309.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0260-2

träglich entstandene; ihre Bildung wird in ein früheres Stadium verlegt. Zu demselben Resultat war Kraus für Myosotis u. a., Warming für Tiaridium indicum gelangt. Auch Čelakovsky[1]) hebt die Differenz zwischen der auf Betrachtung der fertigen Zustände begründeten Darstellung des Boragoids und der, die sich auf Grund der Entwickelungsgeschichte ergibt, klar hervor.

„Die vergleichende Morphologie hat bisher den wesentlichen Umstand ausser Acht gelassen, dass in der Boragineenwickel jeder Tochterspross den Gipfeltrieb des Hauptsprosses an Mächtigkeit übertrifft. Sie hat einfach nur jene Verhältnisse zu Grunde gelegt, die eintreten, wenn der Tochterspross wenigstens anfänglich kleiner ist als der Gipfeltrieb des Muttersprosses." Damit war zugegeben, dass das von der vergleichenden Morphologie construirte Schema denn doch den Thatsachen durchaus nicht entspricht. Ueber Symphytum sagt Čelakovsky (Flora 1881 No. 31): „Auch da theilt sich die jüngste Sprossanlage, ein etwas kantig-rundlicher . . ., etwas verbreiterter Höcker, durch eine auf die Verbreiterungsrichtung senkrechte Furche in zwei Höcker. . . ." Beide Höcker seien an Grösse zuweilen gleich, der untere aber meist grösser. Diese Angaben stehen mit den meinigen, wie auch Čelakovsky hervorhebt, was die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen anbelangt, nicht in Widerspruch, denn, wie ich ausdrücklich hervorhob, untersuchte ich besonders kräftige Inflorescenzen, und es ist von vornherein wahrscheinlich, dass bei weniger kräftigen der „Vegetationspunkt" weniger kräftig ausgebildet sein wird.

Was die späteren entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen anbelangt, so liegen solche vor von Schumann und Muth.[2]) Es sei gestattet, hier nur auf die letztgenannten kurz einzugehen. Der Autor kommt zu dem Resultat, dass meine Angaben über die Vorgänge am Scheitel der Symphytuminflorescenzen nicht richtig seien. Dies veranlasste mich zu einer wiederholten Prüfung der Frage. Es geschah dies nicht deshalb, weil mir viel daran gelegen gewesen wäre, meine alten Angaben zu retten, sondern weil die Frage, ob ein ursprünglich „sympodial" angelegtes Gebilde in ein „monopodiales" Wachsthum übergehen kann und welche Vorgänge dabei in Betracht kommen, auch jetzt noch von Interesse schien. Diese Frage ist ja in der botanischen Litteratur viel erörtert worden; es sei nur an Vitis erinnert.

1) Flora 1881 No. 23.

2) Muth, Untersuchungen über die Entwickelung der Inflorescenz etc. von Symphytum officinale. Flora 91. Bd. (Erg.-Bd. z. Jahrg. 1902) pag. 58 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0261-8

Das Resultat der Untersuchung war, wie hier sogleich angeführt werden mag, nicht in Uebereinstimmung mit dem Muth's. Es zeigte — mir wenigstens —, dass meine früheren Angaben nicht auf Irrthum beruhen. Ehe ich aber auf das Boragoid eingehe, möchte ich zum Vergleich die Entwickelungegeschichte eines anderen Blüthenstandes, an dessen Wickelnatur niemand zweifelt, desjenigen der Labiaten, hier kurz anführen.

Untersucht wurde Lamium album. Zunächst sei hervorgehoben, dass auch die meisten Labiatenblüthenstände dorsiventral sind, und

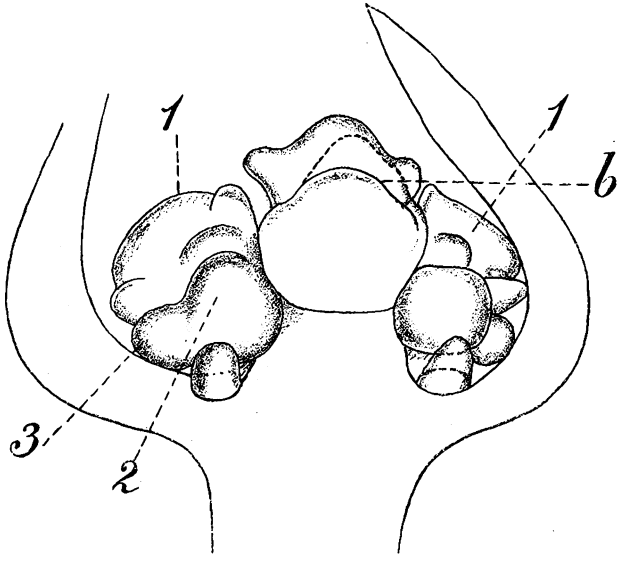


Fig. 1. Lamium album. Gipfel einer blühenden Pflanze von der Seite. 1 Primanblüthe eines Blüthenknäuels, 2 erste Seitenblüthe (unterhalb derselben ihr Deckblatt), 3 dritte Blüthe, bedeutend kleiner als der Vegetationspunkt der zweiten. b Primordium eines Blüthenknäuels in der Achsel des durchsichtig gedachten oben punktirten Deckblatts.

zwar dorsiventral in Beziehung auf die Pflanze, an der sie entspringen. Blüthen bilden sich (von den auf die Primanblüthe folgenden abgesehen) nur auf der der Pflanze abgewandten Seite aus. Der Gesammtblüthenstand hat eine blüthenleere, der Hauptachse der Pflanze zugewandte, und eine blüthentragende, ihr abgewandte Seite, ähnlich wie bei manchen Papilionaceen. Die biologische Bedeutung dürfte auch in beiden Fällen dieselbe sein. Zur Ausbildung eines Sympodiums aber kommt es bei Lamium nicht. Die „Boragoide" sind in den typischen Fällen dadurch ausgezeichnet, dass sie in doppelter Beziehung dorsiventral sind: erstens wie bei Lamium in Beziehung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0262-3

auf die Hauptachse (resp. die Primanblüthe), zweitens in Beziehung auf die Sympodialachse, deren Entstehung uns unten beschäftigen soll.

Die Entwickelungsgeschichte stimmt bei Lamium mit der bekannten Auffassung der Wickelbildung durchaus überein. Wenn wir von den drei ersten Blüthen absehen, von welchen man sagen könnte, dass sie aus einem „Primordium" hervorgehen, so tritt deutlich hervor, dass jede Blüte höheren Grades bei ihrer Entstehung bedeutend kleiner ist, als die Blüthe nächstniederen Grades, an welcher sie als Seitenspross sich bildet (vgl. z. B. Fig. 1 die Blüthen 2 und 3).

Von Interesse ist auch die Stellung der Symmetrieebenen der consecutiven Blüthen. Nach der Wickeltheorie müssten dieselben eigentlich bei den aufeinanderfolgenden Blüthen sich rechtwinkelig schneiden. Eichler (Blüthendiagramme I p. 233) sagt darüber: „Die Blüthenstielchen drehen sich nämlich hier stets so, dass die sich ursprünglich schneidenden Symmetrieebenen der successiven Blüthen bei der Entfaltung nahezu parallel werden, offenbar infolge der sehr allgemein verbreiteten Tendenz zygomorpher Blüthen, möglichst gleiche Orientirung zum Horizont anzunehmen; dadurch erfahren dann auch, mit der ganzen Wickel, die Vorblätter eine Verschiebung, die man sich leicht wird construiren können."

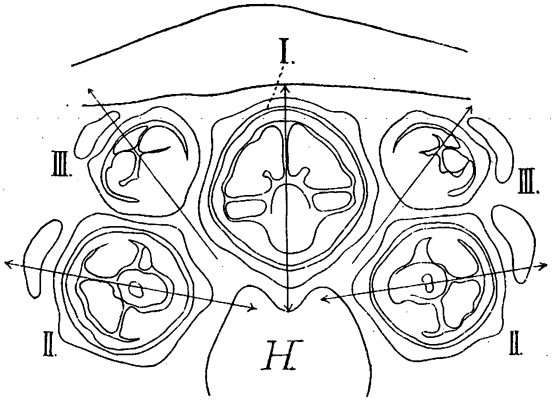


Fig. 2. Lamium album. Querschnitt durch einen von der Hauptachse *H* seitlich entspringenden Blüthenstand. Die Blüthen sind alle schief zu ihrer Längsachse getroffen. I. Primanblüthe, II. die (nach hinten verschobenen) Seitenblüthen 1. Grades. Die Lage der Blüthenmedianen ist durch Pfeile bezeichnet.

Schumann[1]) wendet sich gegen diese Auffassung; für Lamium zeigten aber Mikrotomschnitte (Fig. 2), dass die Symmetrieebene der ersten Seitenblüthen mit der der Mittelblüthe thatsächlich annähernd[2]) einen rechten Winkel macht, also später eine Drehung eintreten muss (Fig. 2). Dass der Winkel nach aussen hin kleiner

1) Untersuchungen über den Blüthenanschluss pag. 431.

2) Soweit ich gesehen habe, schwankt die Winkelgrösse übrigens; sie kann sich 45^0 nähern.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0263-9

ist als R, mag damit zusammenhängen, dass die beiden Vorblätter, in deren Achsel die Blüthen II, II stehen, stark nach aussen hin convergiren, worin sich gleichfalls der gewissermaassen abstossende Einfluss der Hauptachse (H) ausspricht. Später tritt dies nicht mehr so auffallend hervor, da die ersten Seitenblüthen (II) durch das Auftreten von weiteren mehr nach hinten gedrängt werden. Die Medianebene der Blüthen III III macht mit der von II einen Winkel von etwa 45°, ihre Deckblätter stehen noch mehr nach aussen, sie machen nicht mit denen von II einen rechten Winkel, sondern stehen ihnen fast parallel. Diese Blüthen brauchen bei der Entfaltung nur eine kleine Drehung auszuführen. Wo und wie diese erfolgt, habe ich nicht untersucht.

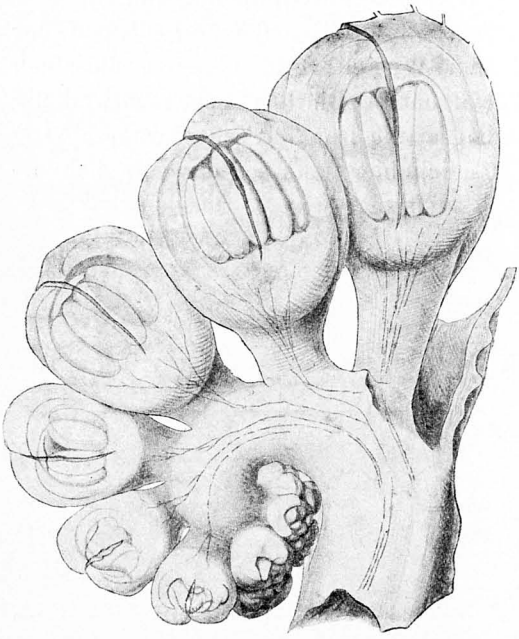


Fig. 3. Symphytum asperrimum. Boragoid von der Seite; man sieht, dass das Sympodium nicht nachträglich entsteht.

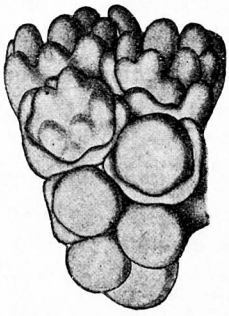


Fig. 4. Symphytum asperrimum. Boragoid etwas schief von oben.

Wir sehen, wie schon diese kurze Bemerkung zeigt, also schon bei Lamium eine, wenngleich nicht tiefgreifende Abweichung von den Stellungsverhältnissen, welche die Theorie annimmt, und zwar steigert sich diese Abweichung im Verlauf der Entwickelung. Bei den Boragoiden ist das in erhöhtem Maasse der Fall, weil hier noch die Bildung eines Sympodiums dazu kommt.

Ich halte mich dabei an Symphytum. Von dieser Pflanze untersuchte ich früher kräftig entwickelte Inflorescenzen; auch diesmal benützte ich gut gedüngte Exemplare von Symph. asperrimum, welche

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0264-5

eine Höhe von über 1,5 m erreichten, ein Umstand, den hervorzuheben nicht überflüssig ist, da er vielleicht die Verschiedenheit zwischen Muth's und meinen Ergebnissen zum Theile bedingt. Muth's Einwürfe beziehen sich auf zwei Punkte. Der eine beruht wohl auf einem Missverständniss. Wenn ich hervorhob (a. a. O. pag. 405), dass die Dorsiventralität des Boragoids von Anfang an vorhanden sei, dass also keine nachträgliche Verschiebung der Blüthen eintrete, so bezog sich dies nicht auf die erste Anlage der ganzen Inflorescenz, sondern auf die Anlage der einzelnen Blüthen am Ende der Inflorescenz; die erste Anlage habe ich, wie übrigens a. a. O. angegeben ist, nicht untersucht. Dass nun die Blüthen am Boragoid thatsächlich von Anfang auf der Oberseite des „Sympodiums" stehen, finde ich auch jetzt wieder bestätigt; ich verweise auf die Abbildungen Fig. 3 und Fig. 4. Die Frage ist weiter die, wie sie dort angelegt werden. Muth hebt hervor, meine Abbildung sei nicht richtig, die Blüthen träten nicht in Form kreisrunder Scheiben auf der Oberseite auf, sondern es werde der Vegetationspunkt in zwei ungefähr gleiche Hälften getheilt. Als „kreisrunde Scheiben" habe ich die Blüthen nicht auftreten lassen, sondern als „halbkugelige Höcker", was immerhin etwas Anderes ist. Ferner sagte ich, dass diese Höcker (bei den von mir untersuchten kräftigen Inflorescenzen) viel kleiner seien als der Vegetationspunkt. Muth findet, dass die Grösse der Höcker, die bei der „Theilung" des Vegetationspunktes auftreten, eine schwankende sei, wofür auch seine Figuren (z. B. Taf. X, 10) sprechen. Vorausgesetzt nun, dass eine „Theilung" eintreten würde, bei der stets ein Theilstück grösser als das andere ist, so würde das letztere als Seitensprossung an ersterem erscheinen, welches als der fortwachsende Vegetationspunkt des Sympodiums betrachtet werden kann. Dies war die Auffassung, zu der ich früher gelangte, und die ich auch jetzt wieder bestätigt finde, wenn ich aufgehellte Enden von Boragoiden unter Drehung von allen Seiten her betrachte. Ich fand es nicht bestätigt, dass — wie Muth angibt — eine „Theilung" des Vegetationspunktes des Boragoids eintritt, wobei die Theilstücke dann zu einzelnen Blüthen auswachsen würden. Vielmehr bleiben die Basalstücke der Blüthen von Anfang an mit einander im Zusammenhang, das Sympodium ist nicht ein nachträglich entstehendes, sondern ein „congenitales". Darin ist auch begründet, dass das zur Blüthe (mit freiem Stieltheil) werdende Stück bei allseitiger Betrachtung kleiner erscheint als der Rest. Die von Muth als unzutreffend bezeichnete Fig. 32 Taf. XII meiner früheren Arbeit finde ich der Hauptsache nach durchaus richtig. Nur der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0265-1

Zwischenraum zwischen der jüngsten Blüthenanlage und der zweitjüngsten ist beim Umzeichnen für den Aubeldruck (das nicht von mir besorgt wurde) zu gross ausgefallen. Im Folgenden sei ausgegangen zunächst von einer Inflorescenz, die nicht so kräftig entwickelt war wie die früher dargestellte.

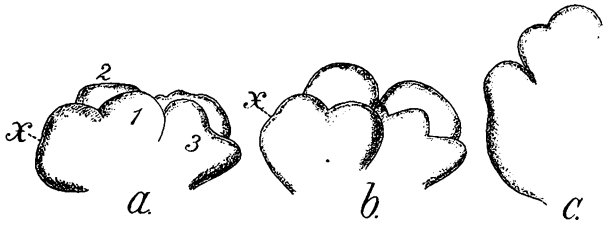


Fig. 5. Symphytum asperrimum. Ende einer Inflorescenz in verschiedener Lage. *a* seitlich, *b* schief von vorne, *c* schief von unten. Vergr.

In Fig. 5 stellt *a, b, c* dasselbe Inflorescenzende in verschiedener Lage dar. Es sind darin deutlich ausgegliederte Blüthen, 1, 2, 3, vorhanden. In Fig. 5 *a* sieht man die Inflorescenz seitlich von oben, die Blüthe 1 ist durch eine Furche von dem jüngeren Theile abgegrenzt, aber diese Furche geht nicht ganz herunter, sie grenzt nur auf der Oberseite des Blüthenstandes den Höcker 1 ab. Auf dem Ende der Inflorescenz ist bei *X* eine ganz leichte Einsenkung wahrnehmbar, die von einer seichten Furche herrührt. Oberhalb derselben findet offenbar die Anlagerung einer weiteren Blüthe statt, aber diese verbraucht zu ihrer Bildung nicht etwa die Hälfte des Endes der Inflorescenz, vielmehr einen viel kleineren Theil. Dies tritt namentlich auch in der Seitenansicht *b* hervor; es ist zunächst ersichtlich, dass zur Blüthenbildung immer nur ein oberes Stück des Blüthenvegetationspunktes benützt wird, ein unteres bleibt mit der Hauptmasse verbunden und wird zur Bildung des Sympodiums verwendet. Dieses erscheint also von Anfang an als ein einheitliches Gebilde, es kommt nicht durch nachträgliche Wachsthumserscheinungen zu stande, sondern ist von vornherein gegeben, und dass die Blüthenanlage kleiner erscheint als der Rest des Blüthenstandendes, dessen Vegetationspunkte, hängt damit zusammen (vgl. Fig. 6). Nur bei Oberansichten macht es also, wie schon früher betont, den Eindruck, als ob eine „Theilung" des Vegetationspunktes eintreten würde. Die Seitenansichten zeigen, dass die „Theilung" nicht auf die ganze Flanke herunter geht.[1]) Dass die

1) Bei anderen Boragineen und auch bei schwächeren Symphytuminflorescenzen, wird der Vorgang der Ausgliederung sich dem Verhalten der Lamium-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0266-7

Blüthenanlage, wenn sie stärker hervortritt, durch eine Furche in Oberansichten vom Vegetationspunkt abgetrennt erscheint, ist ja selbstverständlich; es ist mir deshalb nicht klar geworden, weshalb Muth annnimmt, seine „Theilungszone" sei mir entgangen. Bilder wie seine Fig. 6 auf Taf. X habe ich bei kräftigen Inflorescenzen nie gesehen, dagegen solche wie sie Fig. 4 auf Taf. XI abgebildet sind. Nur war bei meinen Präparaten unzweifelhaft der grössere der Höcker, hier der in der Figur nach oben, in Fig. 5 nach rechts liegende Höcker,

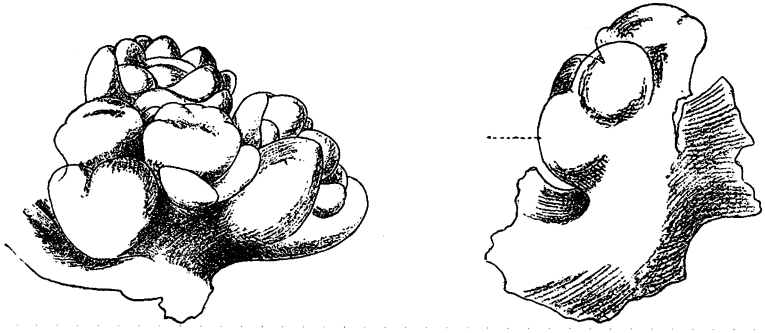


Fig. 6. Symphytum asperrimum. Links Boragoid, dessen Ende schief von oben gesehen ist. Rechts Vegetationspunkt desselben Boragoids (nach Wegpräparirung einiger Blüthen) in Seitenansicht.

der Inflorescenzvegetationspunkt; man sieht an diesem Schnitte deutlich, dass er weiter hinabreicht als die kleine Blüthenanlage; der untere, zur Stielbildung verwendete Theil des Vegetationspunktes nimmt ja an der ersten Ausgliederung zur Blüthe, wie wir sahen, keinen Antheil. Schon Čelakovsky (dessen Abhandlung Muth entgangen zu sein scheint) hat übrigens betont, dass die Grössenverhältnisse der Höcker (jüngste Blüthe und „Vegetationspunkt") am Ende der Symphytuminflorescenz schwanke, und dass beide auch gleich sein können.

Ich kann deshalb nicht finden, dass die Muth'schen Angaben den früheren über die Art der Blüthenausgliederung etwas wesentlich Neues hinzufügen; durch die Untersuchung der ersten Anlegung der Boragoide hat dieser Autor aber eine Lücke ausgefüllt.

---

inflorescenzen nähern. Vgl. die Abbildungen von Cynoglossum officinale und Lithospermum arvense in meiner angeführten Abhandlung Taf. XII Fig. 40, 41, 42, und Čelakovsky's Abbildung von Symphytum, Flora 1881 Taf. IX Fig. 15.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05174-0267-2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 91

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen. 13. Ueber die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen. 237-263