

Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel.

Von

Jakob F. Colling.

Bei den meisten Angiospermen erfolgt die Öffnung der Pollensäcke durch einen gemeinschaftlichen Längsriss der beiden die Theca bildenden Fächer infolge der Kontraktion ihrer Wandungen. Zweck dieser Arbeit ist, zur Kenntniss dieses Vorganges und der dabei beteiligten mechanischen Faktoren einiges beizutragen.

Erster Teil.

Geschichte und Literatur.

Der Erste, der über die sich bei Öffnung der Antherenfächer abspielenden Vorgänge brauchbare Beobachtungen veröffentlichte, war Mirbel¹. Die früheren Autoren scheinen an eine Reizbarkeit, entsprechend der bei der Muskelkontraktion wirkenden, gedacht zu haben; wenigstens erwähnt Mirbel, dass Duhamel im Gegensatz dazu die Vermutung ausgesprochen habe, die Bewegung der Antherenklappen werde sich auf eine „mechanische“ Ursache zurückführen lassen. Mirbel bestätigt diese Ansicht und gibt dann seine Beobachtungen an *Aletris*, *Aloë ferox*, *Fritillaria imperialis* und *Cheiranthus*. Wenn nun auch manche seiner Ansichten nicht zutreffend sind, so unterscheidet er doch schon ganz richtig zwischen

¹ Mirbel, Observations sur un système d'anatomie comparée des végétaux, fondé sur l'organisation de la fleur, in Mémoires de la classe des Sciences Mathématiques et Physiques de l'Institut de France. Année 1808. Paris.

der äusseren, dünnwandigen Zellschicht und der inneren „lame contractile“. Dass er auch die Fasern der Zellwände der inneren Schicht schon gesehen hat, geht aus seiner Angabe bei der Besprechung von *Fritillaria* hervor. Hier beschreibt er nämlich die kontraktile Schicht als aus Zellen zusammengesetzt mit „in kleine Riemen gespaltenen Seitenwänden“ („cellules à parois fendues en petites lanières“). Übrigens glaubt Mirbel bei der Rissbildung auch der Ausdehnung des Pollens eine gewisse Rolle zuschreiben zu müssen.

Zwanzig Jahre später beschäftigte sich Meyen¹ mit dem Gegenstand (— ohne von den Untersuchungen Mirbels zu wissen —), und etwas später veröffentlichte Purkinje² eine ziemlich umfangreiche Schrift, in der er auf 18 Tafeln ca. 300 Abbildungen von Zellen der inneren Antherenwandschicht gibt. Beide erkannten zwar, dass auf den Wänden dieser Schicht Fasern verliefen, und beobachteten auch schon einige Formen des Faserverlaufs richtig, doch waren ihre Anschauungen über den Bau der Faserzellen im allgemeinen noch recht mangelhafte. Purkinje z. B. hielt die Fasern für teils innerhalb, teils ausserhalb der Zellwände oder gar ganz ohne Zellwände vorkommende Röhren. Unklar bleibt bei beiden Autoren die Mechanik der Öffnungsbewegung. Purkinje gibt als Ursache des Aufspringens „die Elastizität“, Meyen die „Hygroskopizität“ der Fasern an, beide ohne die etwaige Wirkungsweise dieser Ursachen hinreichend klarzulegen. Von Purkinje stammen die Bezeichnungen Exothecium für die Epidermis, Endothecium für die Faserzellschicht oder -schichten der Antherenwand. Dagegen zeichnet sich eine Arbeit Mohls³ über dasselbe Thema (— durch die Schrift Purkinjes veranlasst —) durch Schärfe der Beobachtung und Klarheit der Folgerungen aus. Purkinje hatte beobachtet, dass die Fasern meist auf der nach der Epidermis zu gelegenen Seite der Faserzellen fehlen, auf den radialen Wänden einander parallel von aussen nach innen laufen und auf den

¹ F. J. F. Meyen, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Inhalt der Pflanzenzellen, Berlin 1828, S. 52—53. Ausführlich in: Neues System der Pflanzenphysiologie, I. Bd., Berlin 1837, S. 64 ff. und III. Bd., Berlin 1839, S. 134 ff.

² J. E. Purkinje, De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis. Breslau 1830.

³ H. Mohl, Über die fibrösen Zellen der Antheren, Flora 1830, S. 697 ff., 715 ff., 730 ff. Später in: Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845.

Innenwänden entweder ebenfalls parallel laufen oder sich zu einem „Stern“ (Purkinje) vereinigen. Mohl bestätigt und ergänzt diese Beobachtung und weist mit Nachdruck darauf hin, dass jedenfalls in den meisten Fällen die Masse der Fasern auf der Innenseite die auf der Aussenseite um ein Vielfaches übertrifft. Auf diese Tatsache gründet er seine Erklärung der Öffnungsbewegung. Bekannt sei, meint er, dass das dünnwandige Parenchym sich beim Eintrocknen viel mehr zusammenziehe als dickwandige Zellen. Daraus folge für unseren Fall, dass auch hier die dünneren Membranpartien sich stärker kontrahierten als die verdickten. Da nun die Hauptmasse der Fasern sich auf den Innenwänden der Faserzellen befinde, die Aussenwände der letzteren und die Epidermis dagegen gewöhnlich ganz faserlos seien, so müsse folgerichtig beim Austrocknen die Innenwand bedeutend weniger schrumpfen, als die äusseren, dünnwandigen Membranen dies tun, und die Folge sei das ja tatsächlich stattfindende Umbiegen der Antherenwand nach aussen. Diese Theorie ist jedenfalls, wie gesagt, völlig klar. In ihrer Grundlage — dem Unterschied in der Kontraktilität der verdickten und der unverdickten Membranteile — ist sie auch von den meisten späteren Autoren beibehalten worden. Ihr hauptsächlichster Fehler ist der, dass sie mit der gewöhnlichen Kontraktilität der anderen Gewebe auskommen will und infolgedessen auch die Epidermis bei der Schrumpfung beteiligt sein lässt. Mirbel hat sich dann noch einmal¹ mit Untersuchungen über den Bau der Antherenklappen beschäftigt, ohne indessen etwas Nennenswertes zutage zu fördern. Treviranus², der zwar keine eigenen Forschungen angestellt hat, aber ein ausführliches Referat gibt, stellt sich im wesentlichen auf den Standpunkt Mohls.

Nach längerer Pause wurde die Frage wieder aufgegriffen von Ad. Chatin³. Chatin entdeckte die von den älteren Au-

¹ Mirbel, Complément des observations sur le marchantia polymorpha, suivis de recherches sur les métamorphoses des utricules, et sur l'origine, les développements et la structure de l'anthere et du Pollen des végétaux phanéro-games. Mémoires de l'Institut de France, XIII. Jg., p. 390 ff. Paris 1835.

² Treviranus, Physiologie der Gewächse. II. Bd., S. 279—88. Bonn 1838.

³ Chatin, Causes de la déhiscence des anthères. Comptes rendus de l'académie des sciences, Bd. 70, p. 201 ff., 410 ff., 644 ff. Paris 1870.

Derselbe, De l'anthere; recherches sur le développement, la structure et les fonctions de ses tissus. Paris 1870.

toren übersehene dritte Zellschicht der Antherenwand, welche diese innen auskleidet. Als Ursache des Aufspringens der Klappen sieht auch er „die Hygroskopizität“, und zwar, soweit das Endothecium in Frage kommt, anscheinend die der Fasern an. Das Endothecium ist dabei zwar auch beteiligt, doch spielt in den meisten Fällen die Epidermis eine ebenso grosse Rolle; ja es soll sogar vorkommen, dass die erwähnte innerste Zellschicht aktiv wirksam ist.

Für die Farnsporangien, die ebenfalls einen — allerdings anders konstruierten — Bewegungsmechanismus besitzen, und die von da ab gewöhnlich mit den Antheren zusammen untersucht wurden, nahm Prantl¹ als wirksames Agens einen in den Zellen befindlichen osmotischen Stoff an. Er blieb indessen mit dieser Ansicht ziemlich alleinstehend.

Die bisherigen Forschungen litten fast alle unter dem Fehler der rein morphologischen Betrachtungsweise. Erst mit Schinz² beginnt eigentlich die experimentelle Untersuchung. Nachdem er die Möglichkeit einer Wirksamkeit von Turgeszenzänderungen zurückgewiesen hatte, kam für Schinz nur ein hygroskopischer Mechanismus in Betracht. Es handelte sich nun darum, den Sitz desselben festzustellen. Mohl und auch Chatin hatten der Epidermis eine bedeutende Rolle zugeschrieben. Konnte nun dieser Faktor eliminiert werden, und es trat trotzdem die Bewegung ein, so war jedenfalls erwiesen, dass die Epidermis wenigstens nicht in erster Linie die wirksame Ursache der Bewegung bildete. Schinz gelang es, bei *Eranthis hiemalis* die Epidermis von der Faserzellschicht loszulösen, so dass er beide Teile gesondert betrachten konnte. Er fand, dass die Bewegung der Faserzellschicht nicht im geringsten beeinträchtigt war, und dass im Gegensatz dazu die isolierte Epidermis sich gar nicht bewegte. Damit war — Verallgemeinerung als erlaubt vorausgesetzt — strikte bewiesen, dass die Epidermis bei der Öffnungsbewegung der Antheren nicht beteiligt sei. Ausserdem glaubt Schinz, bei den meisten seiner Objekte Faltungen der äusseren³ Membran der Faserzellen beobachtet zu haben, so dass

¹ Prantl, Tageblatt der 52. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Baden-Baden, 1879.

² H. Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Dissertation Zürich 1883.

³ Unter „äusserer“ bzw. „innerer“ Membran oder Wand der Faserzellen ist im folgenden immer die Epidermal- bzw. die Lokularwand verstanden.

also auch diese auszuschalten wäre. Nach ihm sind die tätigen Elemente in den Fasern selber zu suchen. Er wird dazu verführt durch eine entfernte Ähnlichkeit im Bau der Fasern mancher Zellen mit den — nicht im Rahmen unserer Besprechung liegenden — dynamischen Zellen der Cycadeen-Antheren. Diesen entsprechend besäßen die Schichten der Verdickungsfasern verschiedene Quellbarkeit und damit auch verschiedene Kontraktilität, und zwar so; dass die Quellfähigkeit nach dem Innern der Zelle zunähme. Beim Austrocknen würden sich also die inneren Verdickungsschichten stärker kontrahieren als die äusseren, infolgedessen müssten sich die der Epidermalwand zugekehrten freien Enden der Fasern einander nähern, die Epidermalwände würden eingefaltet, die Aussen-seite der Antherenwand also verkürzt, die Antherenwand selbst nach aussen umgebogen. Von Schinz stammen die Ausdrücke „Bank-“ oder „Stuhlzellen“ für die Zellen, deren Fasern auf der Kante einer Radialwand mit der Epidermalwand beginnen, über die Seitenwände parallel verlaufen und auf der Lokularwand zu einer die ganze Wand bedeckenden Verdickungsplatte verschmelzen; und „Griffzellen“ für diejenigen, deren Fasern sonst ebenso gebaut sind, aber auf der Lokularwand anstatt zu einer breiten Platte sich zu einer Art Sternfigur vereinigen. Der letzterwähnte Ausdruck ist eine Übersetzung der „cellules à griffes“ Chatins. Schinz' Beobachtungen lassen manchmal zu wünschen übrig.

Um vieles korrekter sind die Untersuchungen Schrodts¹. Dieser bestätigt zwar auf Grund eigener, sorgfältigerer Versuche die Schinzsche Anschauung über die Funktion der Epidermis, kommt dann aber zu einer anderen Fragestellung. Nach Schrodts kämen als Ursache der Bewegung in Betracht entweder die Verdickungsfasern oder aber die verdünnten Membranpartien der Faserzellen. Ausschlaggebend ist in dieser Hinsicht für ihn das Verhalten von dünnen Schnitten, an denen bei Entfernung der Epidermis ausser der äusseren Membran auch Teile der radialen Wände der Faserzellen weggeschnitten wurden. Diese zeigten sich nämlich in der Bewegung erheblich beeinträchtigt, was mit der Schinzschen Theorie schlecht vereinbar ist. Ausserdem weist Schrodts nach, dass die Orientierung der U-förmigen Fasern nicht, wie es die

¹ F. Schrodts, Das Farnsporangium und die Anthere. Flora 1885, S. 455 ff., 471 ff., 487 ff.

Schinzsche Annahme verlangt, und Schinz auch gesehen haben wollte, eine zur Öffnungsspalte senkrechte, sondern eine zu ihr parallele ist. Auch Schrodts glaubt Verbiegungen der äusseren Membran der Faserzellen feststellen zu können. Aus alledem schliesst er, dass als Sitz der Bewegungsursache die radialen Wände der Faserzellen, und zwar ihre unverdickten Bestandteile, anzusehen seien.

Gleichzeitig mit der Arbeit Schrodts erschien eine Publikation von Leclerc du Sablon¹ über Bau und Funktion der Antheren. Leclerc gibt von seinem reichhaltigen Material eine Menge ausgezeichnete Einzelbeobachtungen. Auch er nimmt an, dass die dünnen Wandpartien sich allein verkürzen; er scheint auch Messungen angestellt zu haben, die dies bestätigen. Bei ihm findet sich zum ersten Male ein Versuch, die verschiedene Schrumpfungsfähigkeit der dünnen und der verdickten Wandstellen zu erklären. Er führt sie auf eine verschiedene chemische Struktur zurück, indem er annimmt, dass die Fasern verholzt seien, die kontraktile Membranteile dagegen ihre zellulose Beschaffenheit bewahrt hätten. Dass verholzte Membranen weniger quellungsfähig seien als aus Zellulose bestehende, scheint er als selbstverständlich vorauszusetzen; wenigstens gibt er nirgends die Spur eines Beweises. Auch die Verholzung der Fasern selbst scheint nur eine Annahme zu sein, da er nicht angibt, ob er etwa Versuche mit chemischen Reagentien angestellt habe.

Eine tiefere wissenschaftliche Begründung erhielt aber die Theorie von der verschiedenen Schrumpfungsfähigkeit der verdickten und der unverdickten Membranteile erst durch C. Steinbrinck², der sich überhaupt um die Theorie der Membranschrumpfung grosse Verdienste erworben hat. Seine Forschungen basieren auf der

¹ Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthers. Annales des Sciences naturelles. Botanique. VII. série, tome I, S. 97 ff. Paris 1885.

² C. Steinbrinck, Über die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. Flora 1891, S. 193.

Derselbe, Zur Öffnungsmechanik der Blütenstaubbehälter. Berichte der deutschen bot. Gesellschaft 1895, XIII. Bd., S. 55.

Derselbe, Grundzüge der Öffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporenbältern. Botanisch Jaarboek. VII. Bd. Gent 1895.

Nägelschen Micellartheorie und des weiteren auf den Untersuchungen Schwendeners über die Quellungs- und Schrumpfungsverhältnisse pflanzlicher Membranen. Steinbrinck legte dar, dass in der Faserung der Endotheciumzellen die micellare Struktur zum Ausdruck komme, durch welche die Richtungen des Schrumpfungsmaximums und des Schrumpfungsmimums bedingt seien. Messungen und Untersuchungen unter dem Polarisationsmikroskop ergaben, dass die Richtung der stärksten Schrumpfung senkrecht auf der Richtung der Fasern stehe, während die Richtung des Schrumpfungsmimums mit der der Fasern zusammenfalle.

Gerade Steinbrinck, der entschiedene Verfechter und Begründer der Membranschrumpfungstheorie, war es nun, der sich später ebenso entschieden zu einer anderen Hypothese bekannte¹. E. Kamerling hatte in mehreren Abhandlungen auf die Kohäsion des verdunstenden Zellsaftes als einen für die Formveränderungen mancher pflanzlicher Organe wichtigen Faktor hingewiesen. Steinbrinck griff diese Idee eifrig auf. In der Tat kommt für Mechanismen wie etwa den Öffnungsapparat des Farnsporangiums wohl kaum mehr eine andere Deutung in Betracht. Steinbrinck suchte

¹ C. Steinbrinck, Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? Berichte d. deutschen bot. Ges. 1898, Bd. XVI, S. 97.

Derselbe, Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren. Schwendener-Festschrift 1899, S. 165.

Derselbe, Über elastische Schwellung (Entfaltung) von Geweben und die mutmassliche Saugwirkung gedehnten Wassers. Berichte d. deutschen bot. Gesellschaft 1899, Bd. XVII, S. 99.

Derselbe, Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen. Ebenda S. 170.

Derselbe, Zur Frage der elastischen Schwellung von Pflanzengeweben. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1900, Bd. XVIII, S. 48.

Derselbe, Zur Terminologie der Volumveränderungen pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselndem Flüssigkeitsgehalt. Ebenda S. 217.

Derselbe, Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfung? Ebenda S. 275.

Derselbe, Über die Grenze des Schrumpfelns. Ebenda S. 386.

Derselbe, Zum Öffnungsproblem der Antheren. Berichte d. deutschen bot. Ges. 1901, Bd. XIX, S. 552.

nun nach der Anregung Kamerlings die „Kohäsionstheorie“ auch auf die Öffnungsbewegung der Antheren anzuwenden. Die Mechanik des Öffnungsvorganges wäre also kurz gesagt die, dass beim Austrocknen die Wände der Endotheciumzellen sich nicht verkürzten, sondern durch den Zug des an ihnen ausserordentlich stark adhärierenden schwindenden „Füllwassers“, welches sich infolge der Verdunstung auf ein immer kleineres Volumen zusammenziehen suche, eingefaltet würden, wodurch natürlich ebenfalls eine Annäherung der Fasern — und zwar bei den entsprechenden Formen ebenfalls vorwiegend auf der Aussenseite — zustande käme. Durch die Adhäsion der eingezogenen Wände aneinander würde die Wiederaufaltung durch die elastischen Fasern nach völligem Schwinden des Füllwassers unmöglich gemacht; bei erneutem Wasserzusatz fiel dieser Faktor weg; die Spannkraft der Fasern könnte wieder in Funktion treten und die „elastische Schwellung“ des Endotheciums bewirken. In den zahlreichen Abhandlungen Steinbrincks über diesen Gegenstand finden sich zur Stütze seiner Theorie vor allem zwei Gründe: 1. die Feststellung, dass die Faserzellen nach der Kontraktion noch safterfüllt seien; 2. die tatsächliche Konstatierung der vorausgesetzten starken Faltungen der Endotheciumzellwände in kontrahiertem Zustande.

Gegen die Kohäsionstheorie wandte sich als Erster Brodtmann¹. Er machte geltend, dass den Antheren jenes eigentümliche Hin- und Herbucken, welches bei dem anerkannten Kohäsionsmechanismus des Farnsporangiums infolge des Auseinanderschnellens der von dem Kohäsionszuge befreiten Verdickungen eintrete, vollständig abgehe. Steinbrinck erklärte diese Tatsache mit der eben erwähnten Adhäsion der tief eingezogenen Wandfalten. Ferner macht Brodtmann den schwerwiegenden Einwurf, dass die Radialwände, die Steinbrinck als die hauptsächlichsten Angriffspunkte der Kohäsionswirkung betrachtet, jedenfalls überhaupt nicht beteiligt sein können, da jede Wand gleichzeitig zwei Zellen angehöre, also gleichzeitig zwei ungefähr gleichen, aber entgegengesetzt gerichteten Zugwirkungen ausgesetzt wäre, so dass sich die letzteren notwendig aufheben müssten. Die Kontraktion erfolgt nach Brodtmann erst, nachdem das Füllwasser geschwunden ist.

¹ Fr. Brodtmann, Über die Funktion der mechanischen Elemente beim Farnsporangium und bei der Anthere. Dissertation Erlangen 1898.

Die gründlicheren Untersuchungen Schwendeners¹ bestätigten die Angaben Brodtmanns. Auch sie widersprechen durchaus den Beobachtungen Steinbrincks. Zunächst stellt Schwendener fest, dass die Schrumpfung der Antherenwand erst vor sich gehe, nachdem sich die Endotheciumzellen entleert haben. Unter dem Mikroskop konnte man dies an der Schwärzung der Schnitte deutlich erkennen. Auch auf den Mangel des Zuckens wird hingewiesen; um ihn zu konstatieren, wurden die Schnitte auf einer Nadel befestigt und so das Ankleben am Objektträger verhindert. Das Resultat war eine vollständig ruhige, gleichmässige Bewegung. In den von Schwendener beobachteten Fällen waren die Zellwände—im Gegensatz zu den Angaben von Schinz, Schrod t und Steinbrinck—in ausgetrocknetem Zustande straff gespannt und nicht gefaltet. Zum Teil wurden diese Beobachtungen an Einzelzellen ausgeführt. Im übrigen stellt sich Schwendener auf den Standpunkt Leclerc du Sablons, indem er die dünnen Membranpartien gleichmässig an der Schrumpfung beteiligt sein lässt, alsö keinen Gegensatz zwischen den radialen und den tangentialen Wänden konstruiert. Messungen ergaben Kontraktionen bis zu 75⁰/₁₀, während isolierte Fasern keine nachweisbaren Verkürzungen zeigten. Zum Vergleich wurde auch die Membranschrumpfung gewöhnlicher Parenchymzellen gemessen. Sie betrug höchstens 2–3⁰/₁₀, bei dynamischen Zellen anderer Art ca. 8⁰/₁₀.

Später ist dann noch Schrod t² wieder mit einer Arbeit hervorgetreten, in der er den schwindenden Turgor der Antherenwand als bewegende Ursache des Öffnungsvorganges nachzuweisen sucht. Jedoch wollte Schrod t seine Turgorhypothese nur auf die erstmalige Öffnung angewandt wissen; für die später durch Wasserzusatz oder -entzug verursachten Bewegungen nahm auch er Membranquellung und -schrumpfung an. Eine Faltung der Membran konnte Schrod t nicht bemerken.

¹ S. Schwendener, Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. Sitzungsberichte d. kgl. preuss. Akademie d. Wissenschaften 1899, S. 101.

² J. Schrod t, Zur Öffnungsmechanik der Staubbeutel. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1901. Bd. XIX, S. 483.

Die Sachlage ist also augenblicklich die, dass die Beobachtungen der Forscher einander direkt widersprechen. Es wird also in erster Linie meine Aufgabe sein, durch Häufung erneuter, sorgfältiger Beobachtungen eine der sich widerstreitenden Angaben als richtig zu erweisen. Für den am meisten der Aufklärung bedürftigen Punkt halte ich aus später zu erörternden Gründen die Frage, ob die Bewegung der Antherenklappen vor oder nach der Entleerung des Füllwassers aus den Endotheciumzellen erfolgt. Dieser Punkt steht auch, was die Zahl der von mir angestellten Beobachtungen betrifft, an erster Stelle.

Zweiter Teil.

Membranschrumpfung oder Kohäsionswirkung des Füllwassers?

1. Der Zeitpunkt der Bewegung.

Mit Recht wurde sowohl von Steinbrinck als auch von den Anhängern der Membranschrumpfungstheorie sehr viel Wert auf die Feststellung des Zeitpunktes der Bewegung gelegt. Wie erwähnt, handelte es sich darum, ob die Bewegung der Antherenklappen schon erfolge, während die Endotheciumzellen noch mit Saft erfüllt seien, oder ob sie erst nach Verdunstung des Zellsaftes eintrete. Im ersteren Falle war natürlich an eine Beteiligung der Membran nicht zu denken, und die Kohäsionstheorie konnte als erwiesen gelten; im letzteren Falle dagegen war eine Mitwirkung der Kohäsion des Füllwassers ausgeschlossen und als bewirkende Ursache der Bewegung blieb nur die Membranschrumpfung übrig. Bei der Beurteilung der Resultate der diesbezüglichen Untersuchungen hängt natürlich vieles davon ab, ob man die angewandte Methode für mehr oder weniger zuverlässig hält. Nun hat man in der Schwärzung des mikroskopischen Bildes ein schönes Kriterium für die Austrocknung des zu untersuchenden Schnittes, und in der Tat basieren die über den in Rede stehenden Punkt angestellten Forschungen auf dieser Erscheinung. Besonders Schwendener, dessen Angaben sehr bestimmt lauten, hält die hierher gehörigen

Beobachtungen für entscheidend. Steinbrinck glaubt ihnen nicht dieselbe Wichtigkeit zuschreiben zu müssen, da nach seiner Meinung selbst für den Fall, dass die Schwärzung als vor der Schrumpfung erfolgend konstatiert würde, noch tiefer im Schnitt gelegene Zellen mit Wasser erfüllt sein und also Kohäsionswirkung zeigen könnten. Ich vermag diesen Einwand Steinbrincks nicht als stichhaltig anzuerkennen, da ein etwa vorhandener Kohäsions-Mechanismus doch auch in den oberen Zellreihen wirksam sein und diese also vor der Schwärzung zusammenziehen müsste. Die allerobersten, angeschnittenen Zellen wären freilich nicht in Betracht zu ziehen, aber durch Tiefereinstellung des Mikroskops lässt sich doch die Beobachtung der unmittelbar darunter gelegenen Zellen meist ohne allzuvielen Mühe ermöglichen. Andererseits würde die Existenz von mit Wasser gefüllten Zellen in tiefer gelegenen Schichten natürlich die Membranschrumpfung in keiner Weise behindern, da diese ja an den schon entleerten Zellen genügend Angriffspunkte hätte. Man wird also die durch die Schwärzung des mikroskopischen Bildes angezeigte Austrocknung als den für unsere Frage entscheidenden Zeitpunkt ansehen müssen. Die tatsächlichen Beobachtungen gehen nun, wie bereits erwähnt, vollständig auseinander. Während nach Steinbrinck die Bewegung zuerst eintritt und dann erst die Schwärzung, geben Schwendener und Brodtmann mit Bestimmtheit die Schwärzung als vorhergehend an. Ich habe daraufhin meine Untersuchungen mit doppelter Sorgfalt angestellt und vor allem darauf geachtet, dass die obersten, angeschnittenen Zellen bei der Beobachtung ausser Betracht kamen. Die Schnitte wurden zum grösseren Teil auf dem Objektträger — ohne Deckgläschen —, zum kleineren Teil auf der Nadelspitze untersucht. Die Nadel lässt sich auch ersetzen durch einen am Rande des Objektträgers festgeklebten, über diesen Rand hinausragenden, schmalen Deckglassplitter. Eine Anzahl von Objekten ergab infolge zu starken Festklebens am Objektträger, infolge ihrer Kleinheit oder wegen zu starker und gleichzeitig zu dicht aneinander gelagerter Fasern u. dergl. kein bestimmtes Resultat. Von den übrigen begann bei 4 Arten die Bewegung vor der Schwärzung, bei dem Rest, über 100 Arten, dagegen nach der Schwärzung. Bei den ersteren ist also als Bewegungsursache die Kohäsionswirkung des verdunstenden Zellsaftes anzusehen. Ob und

inwieweit noch eine Kontraktion der Zellwände eintritt, ist unerheblich; immerhin beginnt auch hier — mit Ausnahme von *Polygala grandis*, wo die Zellen bis zum Ende der Bewegung saft-erfüllt blieben — die Schwärzung der Schnitte gleich nach Anfang der Bewegung. Es wäre noch zu erwägen, ob die die Bewegung der freien Antherenklappen bewirkende Kohäsion des Füllwassers auch genügen würde, um das bei der erstmaligen Öffnung nötige Zerreißen der Naht hervorzurufen. Hierher gehören: *Tacca macrantha*, *Polygala grandis*, *Sagittaria natans* und *Salvia officinalis*. Dagegen wird bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Pflanzenarten die Öffnungsbewegung durch die Schrumpfung der Zellwände verursacht. Es sind dies folgende Arten:

<i>Tulipa Gesneriana</i> ,	<i>Gomeza planifolia</i> ,
<i>Hemerocallis flava</i> ,	<i>Paphiopedilum barbatum</i> ,
<i>Allium odorum</i> ,	<i>Paeonia officinalis</i> ,
„ <i>fistulosum</i> ,	<i>Aquilegia vulgaris</i> ,
<i>Lilium bulbiferum</i> ,	<i>Delphinium elatum</i> ,
„ <i>Martagon</i> ,	<i>Aconitum Lycoctonum</i> ,
<i>Funckia caudata</i> ,	<i>Nigella sativa</i> ,
<i>Colchicum autumnale</i> ,	<i>Syringa vulgaris</i> ,
<i>Gagea spec.</i> ,	<i>Digitalis purpurea</i> ,
<i>Gladiolus spec.</i> ,	<i>Verbascum nigrum</i> ,
<i>Saintpaulia ionantha</i> ,	<i>Chelone barbata</i> ,
<i>Whitfieldia lateritia</i> ,	<i>Veronica longifolia</i> ,
<i>Jacobinia Pohliana</i> ,	„ <i>Hendersoni</i> ,
<i>Aphelandra aurantiaca</i> ,	<i>Euphrasia serotina</i> ,
<i>Ruellia pulchella</i> ,	<i>Tetranema mexicanum</i> ,
„ <i>formosa</i> ,	<i>Lindenbergia grandiflora</i> ,
„ <i>Makoyana</i> ,	<i>Symphytum officinale</i> ,
<i>Strobilanthes Dickinsoniana</i> ,	<i>Atropa Belladonna</i> ,
<i>Eranthemum reticulatum</i> ,	<i>Nicotiana rustica</i> ,
<i>Beloperone comosa</i> ,	<i>Datura Stramonium</i> ,
<i>Pseuderanthemum tuberculatum</i> ,	<i>Physalis Alkekengi</i> ,
<i>Dendrobium nobile</i> ,	<i>Schizanthus pinnatus</i> ,
<i>Octomeria juncifolia</i> ,	<i>Petunia nyctaginiflora</i> ,
<i>Phragmopedilum longifolium</i> ,	<i>Brunfelsia eximia</i> ,
<i>Vanda tricolor</i> var. <i>suavis</i> ,	<i>Nepeta grandiflora</i> ,

Westringia longifolia,
Scabiosa caucasica,
Lysimachia punctata,
Reseda alba,
Potentilla atrosanguinea,
Duchesnea indica,
Nemophila maculata,
Geranium sanguineum,
Clarkia pulchella,
 „ *elegans*,
Agrostemma Githago,
Saponaria officinalis,
Dianthus barbatus,
Amarantus melancholicus,
Impatiens cristata,
Kitaibelia Lindemuthii,
Hibiscus rosa sinensis,
Lobelia siphilitica,
Raphanus sativus,
Brassica Eruca,
Phlox Drummondii,
Begonia spec.,
Aristolochia tricaudata,
Hedychium flavescens,
Clerodendron hastatum,
 „ *Thomsonii*,
 „ *Kaempferi*,
Pentas lanceolata,

Ixora spectabilis,
Coprosma ligustrina,
Malpighia fucata,
Crescentia nigripes,
Sorocea Hilarii,
Oxalis rhombeo-ovata,
Correa speciosa var. *major*,
 „ „ „ *pulchella*,
 „ *Backhousiana*,
Eriostemon myoporoides var.
linearifolia,
Pittosporum cornifolium,
Daphne odorum,
Gnidia carinata,
Thea japonica,
Grevillea Preissii,
 „ *juniperina* var.
sulphurea,
 „ *tridentifera*,
Pedilanthus tithymaloides,
Brachysema lanceolatum,
Kennedyia nigricans,
Pisonia Olfersiana,
Calothamnus quadrifolius var.
normalis,
Thylachium panduriforme,
Erythroxylon novogranadense,
Hibbertia dentata.

Besonderes Interesse bietet *Gomezia planifolia* durch das Zusammenwirken von Kohäsions-Mechanismus und Membranschumpfung. Die faserlose Antherenwand ist hier mehrschichtig und zeigt beim Austrocknen der Reihe nach folgende Vorgänge: 1. Radiale Kontraktion infolge Kohäsions-Mechanismus; 2. Schwärzung; 3. Flächenschumpfung der tangentialen Wände. Als Objekte, bei denen Schwärzung und Schumpfung besonders scharf getrennt waren, seien *Hedychium flavescens*, *Clerodendron hastatum*, *Correa speciosa* var. *major*, *Ruellia pulchella*, *R. formosa*, *R. Makoyana*,

Eranthemum reticulatum, *Whitfieldia lateritia*, *Pisonia Olfersiana*, *Hibbertia dentata*, *Aristolochia tricaudata* genannt. Bei der zuletzt Genannten fing die Schwärzung an dem Nahtende des Schnittes an und schritt langsam nach dem Konnektiv hin fort; man konnte deutlich bemerken, wie dann die einzelnen Partien, nachdem sie schwarz geworden waren, sich nach außen umbogen.

2. Die Faltung der Faserzellwände.

Auch bezüglich der Faltung der Zellwände des Endotheciums in geschrumpftem Zustande widersprechen sich die Beobachtungen. Während besonders Steinbrinck u. a. fast überall Falten sehen, behauptet Schwendener, dass in den von ihm beobachteten Fällen die Membranen auch nach der Schrumpfung straff gespannt bleiben und keine Falten bilden. Ich glaube diesen Punkt für minder wichtig halten zu sollen. Am beweiskräftigsten wäre schliesslich noch die etwaige Feststellung gespannter Membranen, da eine nachträgliche Membranschrumpfung bei Vorhandensein eines Kohäsions-Mechanismus zwar nicht unmöglich, aber doch nicht wahrscheinlich wäre. Dagegen hat schon Brodtmann darauf hingewiesen, dass Verbiegungen und Faltungen der Zellwände durch Gewebespennungen verursacht werden können, welche „durch den nicht absolut gleichen und absolut symmetrischen Bau der einzelnen Zellen und Zellschichten“, besonders natürlich durch nicht ganz gleiche Schrumpfungsfähigkeit, bedingt sind. Überdies zeigte Brodtmann, dass jedenfalls die Radialwände nicht Angriffspunkte eines Kohäsions-Mechanismus sein können, da ja jede Zellwand zwei Zellen angehöre und also zwei gleich grosse Kräfte in entgegengesetzter Richtung auf sie einwirken würden, so dass diese Kräfte sich in ihrer Wirkung gegenseitig aufheben müssten. Eine etwaige Faltung der Radialwände wäre also jedenfalls nicht auf direkte Einwirkung eines Kohäsionszuges zurückzuführen. Was nun die Faltungen der Tangentialwände — bei den meisten Formen kommt nur die Epidermalwand in Betracht — betrifft, so scheint mir für alle die Fälle, in denen sich die Fasern auf der Lokularwand vereinigen, an der Epidermalwand dagegen frei endigen, eine schöne Erklärung in einer früheren Beobachtung Steinbrincks zu liegen. Dieser fand nämlich durch Untersuchungen unter dem Polarisations-

mikroskop, dass auf der Epidermalwand die Richtung der geringsten Schrumpfung mit den Verbindungslinien der Faserenden, die der stärksten Schrumpfung mit darauf senkrechten Linien zusammenfällt. Denken wir uns der Einfachheit halber die Epidermalwand kreisförmig, so ist also die Kontraktion am stärksten in tangentialer, am schwächsten in radialer Richtung. Es wird also beim Schrumpfen entweder zur Bildung von Radialrissen — was hier nicht der Fall ist — oder zu einer Auswärts- oder Einwärtsbiegung kommen. Man kann sich das am einfachsten klar machen, wenn man aus einer Kreisfläche von Papier oder dgl. einen Kreisabschnitt — nehmen wir einmal einen solchen von 90° — entfernt und dann die Schnittränder der Fläche wieder zusammenbringt. Hier hat sich die Kreisfläche in tangentialer Richtung in unserem Falle um 25% verkürzt, während die Verkürzung in radialer Richtung viel kleiner, nämlich in diesem Falle gleich Null, war. Der Augenschein lehrt, dass die also veränderte Fläche einen Kegelmantel bildet. Nun ist freilich der Sinn der Ausbiegung noch zweideutig. Und da könnte, soweit nicht die Form der Zelle schon bestimmend ist, in der Tat durch den Kohäsionszug des schwindenden Zellsaftes die Richtung — nach dem Innern der Faserzelle zu — bestimmt werden. Ich glaube, dass diese Erklärung für die meisten Fälle, in denen wirklich eine Faltung der äusseren Faserzellwand festzustellen ist, zutreffen wird. Jedenfalls lehrt sie, dass man Faltungen der Membranen nicht ohne weiteres als Beweis für die Kohäsionstheorie ansehen darf. Im übrigen aber habe ich fast bei allen der von mir daraufhin untersuchten Arten — soweit das mikroskopische Bild deutlich war — nur ungefaltete Aussenwände der Faserzellen gefunden. Besonders schön waren die straff gespannten Aussenwände bei *Allium odorum* zu erkennen. Bei *Papaver* fanden sich zwar Verbiegungen, doch waren sie nur unbedeutend. Dagegen besitzt *Salvia officinalis* deutlich eingefaltete Wände, was — als Kohäsionsmechanismus gedeutet — mit dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Verhalten ja gut übereinstimmt. Ob die übrigen im vorigen Abschnitt festgestellten Kohäsions-Mechanismen gefaltete Wände besitzen, war mir leider nicht möglich zu konstatieren.

Dagegen sind die Aussenwände der Griffzellen von *Grevillea juniperina* var. *sulphurea* und auch anderer *Grevillea*-Arten tief

nach innen gezogen. Man kann das deswegen gut beobachten, weil die Epidermis vollständig fehlt. An einen Kohäsions-Mechanismus ist nicht zu denken, da die Bewegung mit grösster Deutlichkeit erst nach vollständiger Schwärzung der Objekte beginnt. Zur Beobachtung können wegen der fehlenden Epidermis, die gewöhnlich zu viel stören würde, nicht nur Querschnitte, sondern auch Aussen- oder Innen-Ansichten verwendet werden. Diese sind sogar von besonderer Beweiskraft, da das Endothecium einschichtig ist, mithin auch der Einwand Steinbrincks, es könnten tiefer gelegene Zellen noch mit Wasser erfüllt sein, wegfällt. Die Falten sind so stark, dass der Unterschied der Schrumpfung in tangentialer und

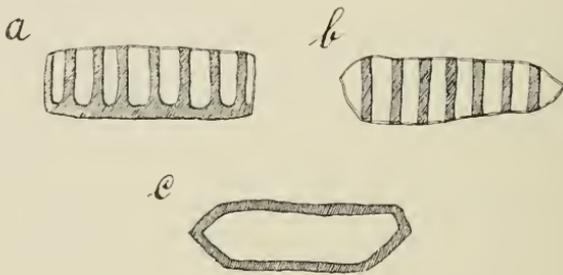


Fig. 1.

Ruellia. *a* Querschnittsansicht, *b* Aussenansicht, *c* Innenansicht.
Die Verdickungen schraffiert.

in radialer Richtung zur Erklärung wohl nicht ausreicht, und man vollständigen Mangel der Kontraktionsfähigkeit annehmen muss. Dieser Mangel ist begründet in der chemischen Beschaffenheit der Wand. Da nämlich eine eigene Epidermis fehlt, so musste die äussere Wand der Faserzellschicht deren Rolle als Transpirationsschutz etc. übernehmen. Nun hängt gewöhnlich die Funktion der Epidermis im wesentlichen von der Bildung einer Cuticula und häufig auch von einer Verdickung der äusseren Membran ab. Eine Verdickung wäre hier unzweckmässig gewesen, da dadurch die Zellen ihre Bewegungsfähigkeit eingebüsst hätten. So bleibt also nur die Kutinisierung. In der Tat ergab eine Behandlung mit Jod und Schwefelsäure die charakteristische Braunfärbung, wobei es freilich unentschieden blieb, ob die Wand in ihrer ganzen Dicke kutinisiert oder mit einer Cuticula bedeckt sei. Die Kutinisierung

schliesst natürlich — bei der bekannten minimalen Wasseraufnahmefähigkeit kutinierter Membranen — eine Quellungs- oder Schrumpfungsmöglichkeit aus. Sitz der Kontraktion sind also lediglich die Radialwände. Ein eigenartiger Fall einer eingezogenen Membran findet sich bei den *Ruellia*-Arten. Es handelt sich hier aber nicht um die Epidermal- sondern um die Lokular-Seite der Faserzellen. Die Fasern haben folgenden Bau. Sie verlaufen getrennt, in parallelen Bogen über Radial- und Aussenwände und vereinigen sich dann an der Kante zwischen Radialwänden und Innenwand zu einem die letztere umfassenden Rahmen. Die Innenwand selbst bleibt unverdickt (siehe Fig. 1). Beim Austrocknen rollen sich die Klappen eng nach aussen um, da die Rahmen der Innenseite natürlich wie vollständig verdickte Wände funktionieren. Dabei wird nun die Innenwand in der in Fig. 2 dargestellten Weise nach



Fig. 2.

Ruellia; geschrumpfte Faserzelle.

a Querschnittsansicht (die Mittellinie der eingezogenen Lokularwand ist punktiert angedeutet), *b* Längsschnittsansicht der Mitte einer Zelle.

innen gezogen. Die Erklärung ist folgende: Die Lokularwand sucht sich, wie gewöhnlich die unverdickten Membranen der Faserzellen beim Austrocknen zu kontrahieren, und zwar am stärksten in der Längsrichtung der Zelle. Wird nun durch die Kontraktion der schrumpfenden Partien der übrigen Wände die Innenwand gebogen, so wird der starre Rahmen, vom Querschnitt gesehen, ungefähr die Form eines Kreisbogens haben, während die sich verkürzende, unverdickte Membran der Innenwand sich der kürzesten Verbindungslinie zwischen den beiden Endpunkten des Bogens, also der zugehörigen Sehne, zu nähern sucht. Am meisten wird dieser Linie selbstverständlich die der Zellachse parallele mittlere Partie der Innenwand nahekommen, während nach den befestigten Rändern zu die Lageveränderung immer geringer wird. Mit anderen Worten: die der Zellachse parallele mittlere Partie erscheint nach dem Zell-

innern eingezogen. Also auch in diesem Falle „Faltung“ der Membran ohne Kohäsions-Mechanismus. Übrigens kann man sich das Verhalten der Innenwand der Ruellia-Faserzellen leicht dadurch klar machen, dass man einen hinlänglich starken Draht in Form eines langgestreckten Rechteckes biegt und dieses mit einer der Länge nach gespannten Kautschukmembran überzieht, die man an den Rändern festklebt. Biegt man nun dieses Rechteck um seine kurze Achse, so bemerkt man genau den oben für Ruellia beschriebenen Vorgang.

3. Das fehlende „Zurückschnellen“ der austrocknenden Antherenklappen.

Bekanntlich zeigen die als Kohäsions-Mechanismen festgestellten Ringe der Farnsporangien beim Austrocknen ein eigenartiges Hinundherzucken, welches auf dem Zurückschnellen der vorher durch den Kohäsionszug zusammengebogenen, jetzt aber infolge des Risses im Füllwasser frei gewordenen Wandverdickungen in ihre ursprüngliche Lage beruht. Die Antherenklappen, die nach Steinbrinck ebenfalls als Kohäsions-Mechanismen aufzufassen wären, zeigen, wie dieser Autor selbst zugesteht, keine derartigen Schnellbewegungen. Schwendener, dessen Untersuchungen das durchaus bestätigten, hat mit Nachdruck auf diesen dunklen Punkt der Steinbrinckschen Theorie hingewiesen. Steinbrinck hat nun zur Erklärung zweierlei angeführt: 1. die gegenseitige Adhäsion der gefalteten Membranen, 2. die Starrheit der ausgetrockneten Wände. Der zweite Punkt erledigt sich dadurch, dass im Falle des Kohäsions-Mechanismus unmittelbar nach dem Auftreten des Risses im Füllwasser, also in dem Zeitpunkte, wo die elastische Spannung der Fasern ein Zurückschnellen herbeiführen müsste, die Wände ja noch mit einer Wasserschicht bedeckt sein müssen, also noch nicht ausgetrocknet sein können. Dies gibt uns auch die Grundlage zur Widerlegung des ersten Punktes.

Suchen wir uns die Form einer Faserzelle mit Kohäsions-Mechanismus in dem Augenblicke des Risses im Füllwasser vorzustellen. Durch die Kohäsionswirkung sind die unverdickten Membranteile tief nach innen gezogen und einander genähert worden.

Sie bilden also schliesslich nur mehr enge — manchmal vielleicht sehr enge (so dass man von einer „Adhäsion“ sprechen kann) — Falten, die sich nach einem etwa in der Mitte des Zelllumens befindlichen grösseren Hohlraume öffnen. Das Ganze ist vorläufig noch mit Wasser gefüllt. Nun kommt der Augenblick, wo die Kohäsion des abnehmenden Füllwassers den Zug der elastischen Fasern und den Dehnungswiderstand der dünnen Membranteile nicht mehr zu überwinden vermag. An irgend einer Stelle — nehmen wir der Einfachheit halber an, in dem grösseren Raume in der Mitte der Zelle — muss das Füllwasser zerreißen, es tritt eine Gasblase auf. Dadurch wird natürlich die Kraft, mit welcher die dünnen Membranpartien nach innen gezogen werden, schon sehr herabgesetzt. Die Blase wird grösser und erreicht schliesslich die Öffnungen der Membranfalten. Nehmen wir an, die Kohäsion des Zellsaftes hätte bisher immer noch genügt, die beiden Wände jeder Falte zusammenzuhalten. Nun aber tritt infolge weiterer Verdunstung das Wasser von den Öffnungen der Falten zurück, ein immer grösser werdendes Stück der Faltenwand wird von dem Kohäsionszuge befreit und kann nun ungehindert dem Zuge der elastischen Faser folgen. Schliesslich ist die ganze Wand auf diese Weise wieder in die frühere Lage zurückgekehrt, mit anderen Worten, es hat eine „Zuckbewegung“ stattgefunden. Man kann dagegen nicht einwenden, gleichzeitig mit dem Zurücktreten des Wassers seien auch die Wände selbst eingetrocknet und starr geworden, da ja das Austrocknen der Wände erst die Folge des Zurücktretens des Wassers ist, also ein, wenn auch kleiner, Zeitraum zwischen den beiden Vorgängen liegen muss, ein Zeitraum, in welchem eben die Wirkung des Faserzuges erfolgt. Nicht stichhaltig ist auch der Einwand, das Füllwasser sei gar kein reines Wasser, sondern eine infolge des Gehaltes an Plasmaresten bei ihrer zuletzt eintretenden Konzentration zähflüssige Masse, welche die Membranfalten verklebe. Dagegen spricht die Schnelligkeit, mit der die getrockneten Schnitte bei Wasserzusatz sich wieder entfalten. Die Auflösung eines zwischen eng aneinander gelegten Falten befindlichen Klebstoffes lässt sich damit nicht vereinbaren.

Die Erklärung des Nicht-„Zuckens“ etwaiger Antherenklappen mit Kohäsions-Mechanismus durch Adhäsion der Faltenwände ist also nicht befriedigend.

Ich komme zu den tatsächlichen Feststellungen. Ausser den im 1. Abschnitt dieses Teiles verzeichneten Arten zeigte noch eine weitere Anzahl keine Zuckbewegung. Dagegen wiesen von den vier dort verzeichneten Arten mit mutmasslichem Kohäsions-Mechanismus zwei, nämlich *Tacca macrantha* und *Sagittaria natans*, ein deutliches Zurückschnellen auf. Bei *Salvia officinalis* und *Polygala grandis* erfolgte die Öffnungsbewegung vollständig ruhig und gleichmässig. Eine genügende Erklärung hierfür vermag ich nicht zu geben, wenn man nicht eine nachträgliche Schrumpfung der Zellwände — bei *Salvia* natürlich nur der Radialwände — als solche ansehen will.

4. Die „elastische Schwellung“ der Ring- und U-Faserzellen?

Nach Steinbrinck wird die bei Wasserzusatz eintretende Schliessbewegung trockener Antheren hervorgerufen durch die Ausglättung der Membranfalten infolge des Zuges der elastischen Fasern, welche nun, wo die Adhäsion der Faltenwände aufgehoben ist, frei wirken können. Für Griffzellen und verwandte Zellformen ist dies ja auch — die Voraussetzungen als richtig angenommen — eine durchaus plausible Erklärung. Hier würden die Faserenden als gespannte Federn funktionieren, deren gemeinschaftlicher Fixpunkt von der Lokularwand oder deren mittlerem Teile gebildet würde. Auch für die Spiralfaserzellen wäre jene Erklärung brauchbar. Eine unlösbare Schwierigkeit scheinen mir dagegen für diese Erklärungsweise und überhaupt für die ganze Kohäsionstheorie die Ring- und U-Faserzellen zu bilden. Tatsächlich gehören auch die Faserzellen der vier Arten, für die ich auf Grund oben erwähnter Beobachtungen Kohäsions-Mechanismus annehme, nicht diesen beiden Formen an; sie besitzen vielmehr Fasern, die auf der Lokularwand verbunden sind. Es ist vielleicht nicht überflüssig, festzustellen, dass die Schliessbewegung getrockneter Antheren mit Ring- oder U-Fasern — z. B. von *Datura Stramonium* — bei Wasserzusatz tatsächlich erfolgt. Die Schwierigkeit ist folgende. Bei der durch den Zug des abnehmenden Zellsaftes verursachten Faltenbildung werden die Fasern einander bedeutend genähert. Soll nun durch Wasserzusatz die Öffnungsbewegung wieder rückgängig gemacht werden, so muss offenbar eine Kraft vorhanden sein, welche die

Fasern wieder auseinanderzieht. Bei den Griffzellen etc. ist diese Kraft gegeben in der elastischen Spannung der in jeder Zelle zu einem einzigen mechanischen Apparate verbundenen Fasern selbst. Bei den U-Faserzellen dagegen haben wir so viele isolierte mechanische Apparate als U-Klammern vorhanden sind; eine elastische Spannung besteht nur innerhalb jedes Apparates, nicht aber zwischen den einzelnen Klammern, und zwar steht die Ebene, in der sie die Faserenden bewegt, senkrecht zu der Richtung, in der sich die Klammern voneinander entfernen müssen. Sie ist also in der letzteren Richtung nicht wirksam, kann also weder Annäherung noch Entfernung der Klammern voneinander bewirken. Noch einfacher ist die Sachlage bei den Ringfaserzellen. Hier behalten die Fasern beim Austrocknen ihre Form vollständig bei; es erfolgt lediglich eine Annäherung der Ringe — nach der Kohäsionstheorie durch die Faltung der dazwischen liegenden Membranpartien. Da hier also von einem Spannen und Entspannen der Fasern gar nicht die Rede sein kann, so fällt jede Wirksamkeit der letzteren als Mittel zur Ausglättung der Falten fort. Es ist also jedenfalls für Ring- und U-Faserzellen die Entspannung der elastischen Fasern als Ursache der „elastischen Schwellung“ abzulehnen. Damit scheint mir überhaupt jede Möglichkeit einer Erklärung auf dem Boden der Kohäsionstheorie fortzufallen.

5. Umbiegung von Valveln mit Ringfaserzellen.

Gewöhnlich werden beim Austrocknen der Valven die Fasern einander ziemlich gleichmäßig genähert, so dass bei verschiedenem Bau von Aussen- und Innenseite die freien Enden oder Bogen der Aussenseite zusammengeneigt werden und eine Auswärtsbiegung der ganzen Klappe erfolgt, während bei gleichem Bau der Aussen- und Innenseite eine rundum gleiche Annäherung der Fasern stattfindet, so dass die Klappe sich also nicht umbiegt, sondern sich nur in der Richtung ihres Umfanges verkürzt. Die weitaus größte Mehrzahl der beobachteten Pflanzenarten verhält sich auch auf diese Weise. Bei beiden Konstruktionsformen könnten von vornherein sowohl Membranschrumpfung als auch Füllwasserkohäsion wirksam sein, und es wäre eine reine Tatbestandsfrage, ob der eine oder der andere Mechanismus vorhanden sei. Anders aber liegt

die Sache, wenn bei sonst gleichem äusseren Bau von Aussen- und Innenwand des Endotheciums, also bei gleichem Faserverlauf — Ring- oder Spiralfasern von gleicher Breite — und gleicher Wanddicke, trotzdem nicht eine Kontraktion in der Richtung der Antherenwand, sondern ein Umbiegen dieser Wand erfolgt. Hier scheint uns die Kohäsionshypothese von vornherein im Stich zu lassen, da nicht einzusehen ist, weshalb von zwei gleich gebauten Membranen die eine mehr als die andere durch den Kohäsionszug eingefaltet werden sollte. Als einziger Ausweg bliebe die Annahme einer verschiedenen Adhäsion des Füllwassers an den beiden Wänden. Aber dieser Ausweg ist trügerisch, denn angenommen, seine Voraussetzung entspräche der Wirklichkeit, so könnte er doch nichts erklären. Falls nämlich das Füllwasser die beiden Wände so weit — bis dahin natürlich gleichmässig — eingezogen hätte, dass die Adhäsion an der inneren, schwächer adhärierenden zum Festhalten derselben eben nicht mehr ausreichte, so müsste ja an eben dieser Wand das Füllwasser sich lösen und im Zellinnern eine freie Wasserfläche bilden, wodurch die Ausübung des erforderlichen weiteren Kohäsionszuges auf die stärker adhärierende Aussenwand unmöglich gemacht würde. Die Kohäsionstheorie bietet also keine genügende Erklärung; dagegen ist die Frage vom Standpunkte der Membranschumpfungstheorie einfach zu lösen durch die Annahme einer verschiedenen Schrumpfungsfähigkeit der Epidermal- und der Lokularwand des Endotheciums. Beobachtet wurde das beschriebene Verhalten bei *Pseuderanthemum tuberculatum* und besonders schön bei *Whitfieldia lateritia*, wo sich die Klappen förmlich nach aussen einrollten. Beide besitzen ein einschichtiges Endothecium von Ring- und Spiralfaserzellen. Die mehrschichtigen Endothecien anderer Arten mit gleichem Faserzellbau, die ein ähnliches Verhalten zeigen, gehören nicht hierher; sie werden später behandelt werden.

6. Verholzung der Fasern.

Leclerc du Sablon hat die Frage aufgeworfen, welcher Art die chemischen Strukturunterschiede der verdickten und unverdickten Wandteile der Faserzellen seien, durch welche die Verschiedenheit in der Schrumpfungsfähigkeit bedingt werde. Er glaubte, a priori die Verholzung als ein Mittel, die Kontraktionsfähigkeit

herabzusetzen, ansehen zu müssen. Versuche in dieser Richtung hat er nicht angestellt. Auf Grund jener Voraussetzung nahm Leclerc dann weiter an, dass eben der Mangel der Kontraktilität der Fasern auf deren Verholzung zurückzuführen sei, während die kontraktilen, dünnen Wandpartien im Gegensatz dazu aus reiner Zellulose bestehen sollten. Leclercs Abhandlung gibt keinen Anhaltspunkt darüber, ob er diesbezügliche Versuche angestellt hat, — es scheint wohl nicht. Ich habe deshalb einige Arten mittels der Phloroglucin-Salzsäure-Probe auf die Verholzung hin untersucht.

Ich muss hier bemerken, dass ich eine etwaige Verholzung der Fasern durchaus nicht als einen Beweis für den einen oder den andern der in Frage stehenden Mechanismen halte. Denn es ist ja einerseits noch sehr die Frage, ob durch eine Verholzung überhaupt die Schrumpfungsfähigkeit vermindert wird, und andererseits könnte auch bei einem Kohäsions-Mechanismus die Verholzung infolge einer etwa durch sie hervorgerufenen grösseren Festigkeit der Fasern sehr wohl eine Rolle spielen. Ich glaubte aber, diesen Punkt hier behandeln zu sollen, da einmal auch die chemische Wandstruktur doch nicht ganz ohne Einfluss auf die Formveränderungen des Gewebes sein kann, gleichgültig durch welche Ursachen die letzteren hervorgerufen seien, ferner aber eine Unterbringung im folgenden, letzten Teil, der die Konstruktionsformen behandeln soll, nicht wohl möglich war.

Von den untersuchten Arten schien *Lobelia syphilitica* vollständig unverholzte Fasern zu haben. Eine schwache Rötlichfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure zeigten *Sagittaria natans* und *Geranium sanguineum*. Auch bei *Gagea* und *Euphrasia serotina* war die Verholzung nicht besonders stark. Starke Verholzung wiesen *Grevillea juniperina* var. *sulphurea*, *Gr. tridentifera*, *Tacca marantha*, *Salvia officinalis*, *Polygala grandis* auf. Besonders die Fasern von *Grevillea* und von *Tacca* färbten sich tief rotviolett. Eine grosse Schwierigkeit bot die Untersuchung des Verhaltens der unverdickten Zellhautteile. Diese bieten infolge ihrer Zartheit nur selten eine Durchschnittsansicht dar, und eine etwaige von der Fläche aus gesehene geringe Färbung konnte leicht von tiefer gelegenen, gefärbten Fasern herrühren. Es scheint mir indes, als ob immer nur die Fasern die Verholzungsreaktion gezeigt hätten.

Jedenfalls ist sicher, dass in allen beobachteten Fällen Epidermis und Tapete vollständig unverholzt sind. Dieser Gegensatz zwischen dem Endothecium und den übrigen Bestandteilen der Antherenwand lässt doch wohl darauf schliessen, dass die Verholzung der Fasern eine in der Funktion der Faserzellschicht begründete Bedeutung hat. Diese braucht, wie ich bereits oben hervorhob, durchaus nicht in einer Herabsetzung der Quellbarkeit zu bestehen — ein Teil der untersuchten Arten gehört ja zu den Pflanzen, für deren Antherenöffnung wir oben die Wirksamkeit eines Kohäsions-Mechanismus angenommen haben.

Dritter Teil.

Mechanismen und Konstruktionsformen.

Wenn wir die überaus mannigfaltigen Formen und Mechanismen des Antheren-Bewegungsgewebes klassifizieren wollen, so ergeben sich ohne weiteres drei grosse Gruppen, nämlich: A. Antheren ohne besonderes Bewegungsgewebe; B. Kohäsions-Mechanismen; C. Membranschrumpfung-Mechanismen. Am schärfsten ist der Gegensatz der ersten zu den beiden übrigen Gruppen, während diese zwar physiologische, kaum aber anatomische Unterschiede zeigen. Weitaus die grosse Mehrzahl der beobachteten Öffnungsapparate gehört den Membranschrumpfung-Mechanismen an.

A. Antheren ohne besonderes Bewegungsgewebe.

Die hierher gehörigen Antheren sind charakterisiert durch den Mangel an Fasern und eine Membranschrumpfung, welche die anderer Pflanzengewebe nicht oder nur wenig übertrifft. Im Zusammenhang damit steht, dass der durch Zerreißen der Klappen naht gebildete Spalt sich nur unmerklich erweitert. Hier sind anzuführen: *Thunbergia laurifolia*, *Th. mysorensis* und *Guichenotia*

ledifolia. Bei der letzteren erstreckt sich der Spalt nur bis beinahe zur Hälfte der Antherenlänge. Übrigens ist das Fehlen der Fasern — wenigstens bei *Thunbergia* — nicht etwa nur als ein Unterbleiben der Faserbildung in der betreffenden Zellschicht aufzufassen, sondern es fehlt überhaupt eine dem Endothecium entsprechende Zellschicht, die Antherenwand besteht nur aus zwei Schichten, von denen die äussere eine typische Epidermis, die innere eine typische Tapete darstellt.

Etwas anders liegt die Sache bei *Gomeza planifolia*. Auch hier fehlen die Fasern vollständig, aber es ist schon eine ganz merkbare Kontraktion vorhanden, die nach meinen Messungen ca. 8% beträgt. Bemerkenswert ist die Art der Schrumpfung, da sie ein Nacheinanderwirken von Kohäsions-Mechanismus und Membranschumpfung erkennen lässt. Die Antherenwand ist nämlich vielschichtig, und wenn man nun einen Querschnitt unter dem Mikroskop austrocknen lässt, so bemerkt man zuerst, während er noch völlig wassererfüllt ist, eine starke Kontraktion in radialer Richtung. Diese kann offenbar nur durch den Kohäsionszug bewirkt sein. Dann folgt die Schwärzung des Querschnitts und dann erst beginnt die oben zu 8% angegebene Tangentialschrumpfung.

Interessant ist *Gomeza planifolia* noch dadurch, dass die Valveln nicht wie gewöhnlich mit dem Konnektiv zusammen geschlossene Fächer bilden. Jede Valvel hängt vielmehr nur mit der einen Seite mit dem Konnektiv zusammen, die andere ist in einer rinnenförmigen Vertiefung der Columna an dieser festgewachsen, und in dieser Rinne wird auch die Zerreißungsnaht gebildet. Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse wäre zu wünschen.

Bei *Eschscholtzia californica* sind schon Spuren von Fasern zu finden. Epidermal- und Lokularwand sind freilich vollständig faserfrei. Dagegen gibt es auf den radialen Wänden häufig radial verlaufende Verdickungsstreifen, deren sehr verschiedene Stärke und unregelmässige Lage sie aber von den Fasern gewöhnlicher Endotheciumzellen unterscheidet. Dem Bau entsprechend ist die Schrumpfung nicht sehr bedeutend; sie erfolgt nach Entleerung des Füllwassers, ist also Membranschumpfung.

Einen Schritt weiter bei dem Übergange zu den faserzelligeren Antheren stellen jene Pflanzen dar, die zwar ein ausgebildetes Endothecium besitzen, aber nicht in der ganzen Antherenwand,

sondern nur in einer grösseren oder kleineren Partie derselben. Derartig gebaut sind *Crescentia nigripes*, *Beloperone comosa* und *Euphrasia serotina*, die im übrigen eine ganz verschiedene Konstruktion besitzen. Bei *Crescentia nigripes* besitzt nur der dem Konnektiv benachbarte Klappenteil ein — und zwar sehr stark (siehe unten) ausgebildetes — Endothecium, während dieses der an der Naht gelegenen Hälfte fehlt. *Euphrasia serotina* weist eine andere Verteilung auf, welche schon äusserlich an der Art der Öffnung bemerklich ist. Die Anthere springt der ganzen Länge nach mittels eines Risses auf. Dann aber entfernen sich nicht, wie das gewöhnlich der Fall ist, die ganzen Valveln mit ihren Rändern voneinander, sondern nur die der Spitze zu gelegenen Teile bis etwa zur halben Länge der Anthere. Der andere Teil bleibt ziemlich unbeweglich — eher biegt er sich noch etwas nach einwärts. Die mikroskopische Untersuchung lässt die Ursache dieses Verhaltens erkennen. Der nach der Spitze zu gelegene Teil ist nämlich der ganzen Breite nach mit Ringfaserzellen versehen, welche die Bildung der breiten Öffnung erklären. Dem anderen Teil fehlen die Faserzellen fast ganz, er bleibt infolgedessen unbeweglich. Nur der Naht entlang geht ein Streifen von Querringfaserzellen, deren Funktion offenbar in der Bildung des Risses besteht. (Weiteres über *Euphrasia* siehe unten.)

B. Kohäsions-Mechanismen.

Über die Kohäsions-Mechanismen als solche ist hier nicht viel mehr zu sagen. Sie unterscheiden sich im Bau nicht prinzipiell von den Membranschrumpfung-Mechanismen und können daher bei der Besprechung der dort vorkommenden Konstruktionsformen mitbehandelt werden. Alle vier Arten gehören zu den Formen, deren Fasern sich auf der Lokularwand vereinigen. Dass nur bei dieser Konstruktion (— wenn man von den Spiralfasern absieht —) ein Kohäsions-Mechanismus (— oder besser gesagt eine „elastische Schwellung“ —) möglich ist, wurde bereits oben gezeigt. *Polygala grandis* hat Griffzellen, bei den drei übrigen gehen die Fasern auch über die Aussenseite.

C. Membranschrumpfungs-Mechanismen.

1. Bewegungsapparat ohne Fasern.

Wie Steinbrinck in einer seiner früheren Arbeiten dargelegt hat, kommt in dem Faserverlauf der Endotheciumzellen der innere Bau der Wand — in bezug auf Quellungsfähigkeit etc. — zum Ausdruck. Bei anderen Pflanzengeweben, z. B. den dynamischen Zellen der Trockenfrüchte, machen sich die Strukturverhältnisse der Wand auf andere Weise, nämlich durch Streckung der Tüpfel, äusserlich bemerkbar. Ein solcher Bau kommt auch in einem einzigen Falle bei Antheren vor. Die Antherenwand von *Epacris hybrida* (siehe Fig. 3) besteht aus zwei Zellschichten. Die

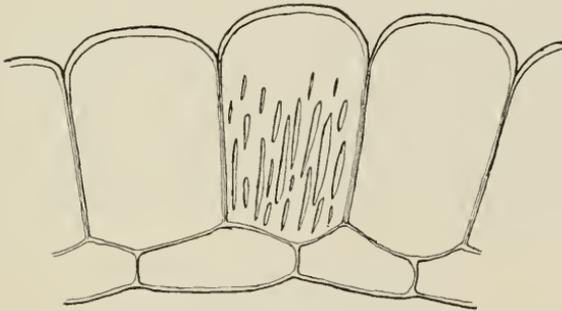


Fig. 3.

Epacris hybrida. Querschnitt.

Zellen der inneren Schicht sind klein und flach; dagegen sind die der äusseren gross und in radialer sowie auch etwas in der Längsrichtung der Anthere gestreckt. Ihre radialen Wände sind zum Teil nicht verwachsen und bilden starke, nach aussen vorspringende Kuppen. Sie sind ebenso wie die Aussenwand verdickt, und zwar der unverwachsene Teil etwas stärker. Soweit nun die Radialwände miteinander verwachsen sind, besitzen sie zahlreiche grosse und in radialer Richtung langgestreckte Tüpfel. Nach den an Perikarprien gemachten Erfahrungen liegt bei solchen Wänden die Richtung der grössten Schrumpfung senkrecht, die der geringsten schrumpft parallel zu der Richtung der Tüpfel. Am geringsten schrumpft also jede Zelle in radialer Richtung, in der ja eine stärkere Kon-

traktion überflüssig ist, am stärksten in tangentialer und longitudinaler Richtung. Nun bleibt aber zu beweisen, dass diese getüpfelten Zellen tatsächlich Träger der etwa 45% in tangentialer Richtung betragenden Kontraktion sind. Dass eine Kohäsionswirkung nicht statt hatte, ging aus dem Verhalten sehr dünner Querschnitte hervor. Durch genaue Beobachtung von beiden Seiten wurde festgestellt, dass keine Zelle des Schnittes unverletzt war. Trotzdem erfolgte beim Austrocknen eine sehr merkliche Schrumpfung. Dass diese nicht ganz so gross war wie bei stärkeren Schnitten, ist darauf zurückzuführen, dass an mehreren Zellen beide horizontalen Radialwände fehlten. Die Bewegung ging selbstverständlich erst nach der Schwärzung der Schnitte vor sich. Kohäsions-Mechanismus ist also ausgeschlossen, und es fragt sich nur noch, ob nicht etwa die innere Zellschicht die Kontraktion bewirke. Dies erledigt sich einfach durch die Beobachtung, dass beim Schrumpfen die Wände der letzteren gefaltet werden. Damit ist der Beweis erbracht, dass die getüpfelten Wände wirklich die Kontraktion hervorrufen. Übrigens erwiesen sich diese Wände bei der Phloroglucin-Salzsäure-Probe als unverholzt, was ein weiteres Argument für die Ansicht, dass kontraktile Membranen unverholzt bleiben, wäre.

2. Beteiligung der Epidermis.

Die Untersuchungen von Schinz, Schrodt u. a. haben ergeben, dass die Epidermis sich bei der Öffnungsbewegung der Antheren durchaus passiv verhält. Für gewöhnlich trifft das zweifellos zu; eine Ausnahme macht indessen hierin die schon mehrfach erwähnte *Euphrasia serotina*. Wir haben bereits gesehen, dass bei dieser Art das Endothecium der Hauptsache nach auf die Spitze der Anthere beschränkt ist und von hier aus nur in zwei schmalen Streifen die Naht entlang geht. Die Folge dieser Anordnung ist, dass die Anthere nur in der nach der Spitze gelegenen Hälfte sich öffnet. Da nun die Fasern des Endotheciums Ringfasern sind, so müsste ein Querschnitt durch diesen Teil in getrocknetem Zustande normalerweise ungefähr die Form eines flachen Kreisbogens haben (Fig. 4 a). In Wirklichkeit zeigt aber der Querschnitt eine dreifache Krümmung, etwa wie ein Kreisbogen, den man in der Mitte von aussen eingedrückt hat (Fig. 4 b). Offenbar hat also hier eine

Kraft mitgewirkt, welche die beiden Hälften des Querschnittes nach aussen umgebogen hat. Man könnte vielleicht analog anderen Fällen an eine verschieden grosse Kontraktionsfähigkeit der inneren und der äusseren Wand des Endotheciums denken. Aber dann müsste doch der Schnitt gleichmässig nach aussen umgebogen sein, während ja hier zwei normal nach innen gekrümmte Hälften einander

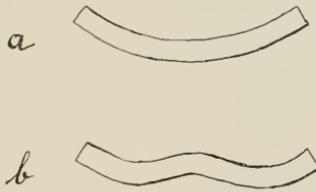


Fig. 4.

nach aussen zu genähert sind. Die Aufklärung finden wir, wenn wir die Struktur der Epidermiswände näher betrachten (s. Fig. 5). In der Mitte des Schnittes finden wir nämlich die Radialwände und auch die Aussenwände ganz ausserordentlich stark verdickt, so dass das Zelllumen ziemlich klein ist. Nach den Rändern des Schnittes zu werden diese Verdickungen immer dünner, und an der

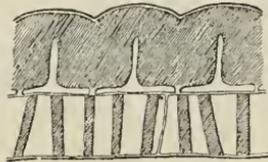


Fig. 5.

Euphrasia serotina. Querschnitt.

Naht sind die Epidermiszellen zwar immer noch derbwandig, aber sonst ganz normal. Diese Anordnung geht von der Spitze aus ungefähr so weit, als das Endothecium die ganze Breite der Antherenwand einnimmt. Weiter unten sind die Epidermiszellen normal. Jene Verdickungen der Radialwände schrumpfen in der Dicke beim Austrocknen um ca. 44%. Da die Verdickungen nun fast das ganze Zelllumen einnehmen, so muss durch die Schrumpfung eine starke Näherung der Radialwände selbst bewirkt werden, eine

Bewegung, die dann in der beschriebenen Krümmung des mittleren Teiles der Antherenwand, der am meisten verdickte Epidermiswände besitzt, zutage tritt. Ein Versuch mit Phloroglucin und Salzsäure ergab auch hier, dass zwar die Fasern des Endotheciums, nicht aber die Verdickungen der Epidermiswände verholzt sind.

3. Die Faserzellen als alleiniger Bewegungsapparat; einschichtige und mehrschichtige Endothecien.

Die hierher gehörigen Formen bilden die Regel bei den Angiospermenantheren; sie sind zum grossen Teil schon von früheren Autoren gekannt und beschrieben worden. Auch die Beziehungen zwischen Form und Funktion sind grossenteils schon früher aufgedeckt worden. Alle diese Formen sind durch mannigfaltige Übergänge miteinander verbunden, zum Teil kommen sogar in derselben Antherenwand ganz verschiedene Konstruktionen mit ihren Übergängen zur Ausbildung. Für die Betrachtung müssen wir unterscheiden zwischen einschichtigen und mehrschichtigen Endothecien. Bei den letzteren gründet sich die Art der Bewegung meist auf einen Gegensatz zwischen den verschiedenen Schichten, bei den ersteren rein auf die Form und Wandbeschaffenheit der einzelnen Faserzellen. Hierbei kann die Art der Bewegung verschieden sein, je nachdem ein Gegensatz zwischen Epidermal- und Lokularwand besteht oder nicht. Wir betrachten zuerst den letzteren Spezialfall.

4. Einschichtiges Endothecium; Aussen- und Innenwand gleich gebaut.

Die Faserzellen mit gleicher Ausbildung der Aussen- und der Innenwand werden — gleiche Kontraktionsfähigkeit aller unverdickten Membranteile vorausgesetzt (siehe übrigens Teil II dieser Arbeit) — sich auch auf beiden Seiten um gleiche Prozente verkürzen. Eine Biegung nach der einen oder anderen Richtung wird nicht stattfinden, weder eine solche der einzelnen Zelle noch auch der ganzen Klappe. Denken wir uns also auf dem Querschnitt die Zellen im Kreise angeordnet, wie es ungefähr der Wirklichkeit entspricht, so erfolgt die Kontraktion in der Linie des Kreisumfanges, der kontrahierte Querschnitt bildet statt eines ganzen Kreisumfanges nur mehr einen Kreisbogen. Zwei Formen

sind derartig ausgebildet, die Spiralfaserzellen und die Ringfaserzellen mit rundum gleich dicken Ringen. Beide Formen zeigen keinen wesentlichen Unterschied in der Art der Bewegung. Sie kommen infolgedessen auch häufig bei derselben Anthere zusammen vor. Ausschliesslich oder vorwiegend Spiralfasern besitzen:

Symphytum officinale,	Clarkia pulchella,
Oenothera biennis,	Clarkia elegans,
Potentilla atrosanguinea,	Amarantus melancholicus,
Tropaeolum majus,	Dianthus barbatus,
Oxalis rhombo-ovata.	

Die Faserzellen der beiden Clarkia-Arten sind zweispiralig, die von Oenothera biennis und Symphytum officinale einspiralig, die von Potentilla atrosanguinea dreispiralig; bei den übrigen war die Anzahl der Spiralen nicht genau festzustellen. Clarkia pulchella wies auch vereinzelt U-Klammer- und Griffzellen auf.

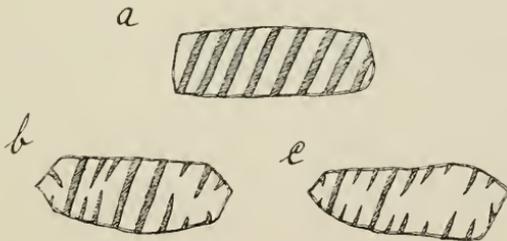


Fig. 6.

Duchesnea indica. a Querschnitt, b Innenansicht, c Aussenansicht.

Einen Übergang nach den Faserzellen mit verschieden gebauter Innen- und Aussenwand stellen die Faserzellen von *Duchesnea indica* dar (siehe Fig. 6). Die Fasern bilden hier der Anlage nach auch Spiralen, aber diese gehen nur auf den Radialwänden immer vollständig durch. Auf der Epidermal- und der Lokularwand sind sie dagegen häufig unterbrochen, und zwar auf der Aussenwand öfter als auf der Innenwand. Die letztere besitzt also weniger kontraktionsfähige Membranfläche als die erstere, und die Folge ist eine Auswärtsbiegung der Antherenklappe beim Austrocknen. Immerhin bleibt diese Biegung ziemlich gering.

Ringfasern, zum Teil mit Spiralfasern, zum Teil auch mit U-Klammern zusammen, besitzen:

Ruta graveolens,
Borago officinalis,
Jacobinia Pohliana,
Aphelandra aurantiaca,
Pittosporum bracteolatum,

Agathosma lanceolata,
Phragmopedilum calurum,
Phragmopedilum longifolium,
Corokia Cotoneaster,
Reseda alba.

Anastomosen und Übergänge nach Sternfiguren auf der Innenseite kommen bei *Pittosporum bracteolatum* und *Phragmopedilum longifolium* vor. Bei *Jacobinia Pohliana* ist ein Streifen längs der Naht ohne Faserzellen. *Aphelandra aurantiaca* zeichnet sich durch stark in das Zelllumen vorspringende Fasern aus (siehe Fig. 7).

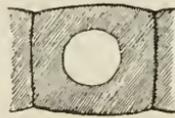


Fig. 7.

Faserzelle von *Aphelandra aurantiaca*. Längsschnittsansicht.

5. Einschichtiges Endothecium; Übergänge und U-Klammern.

Denkt man sich an Ringfasern den auf der Epidermalwand liegenden Teil immer schmaler werdend und endlich ganz verschwindend, so wird offenbar in gleichem Masse die zwischen den Ringen liegende, kontraktionsfähige Membranfläche auf der Epidermalwand zunehmen, während sie auf der Lokularwand sich gleichbleibt. Es wird sich also beim Austrocknen die Aussenwand stärker zusammenziehen als die Innenwand, was eine Umbiegung der Antherenklappe zur Folge hat. In der Tat kommt diese Faseranordnung in allen Übergängen von der Ringfaser bis zu der auf der Aussenwand faserfreien U-Klammer vor. Doch brauchen nicht alle Fasern derselben Zelle sich gleichmässig zu verschmälern, häufig geht ein Teil der Fasern über die Aussenseite hinüber, während die anderen mit Spitzen an den Aussenkanten endigen (siehe Fig. 8). Von Arten, deren Fasern auf der Aussenwand verschmälert sind oder teilweise nicht durchgehen, sind zu erwähnen:

Agrostemma Githago,
Saponaria officinalis,
Pentas lanceolata,
Correa speciosa var. major,

Correa speciosa var. pulchella,
Correa Backhousiana,
Brachysema lanceolatum,
Goethea strictiflora.

Den eigentlichen Ringfaserzellen am nächsten stehen die Faserzellen der Correa-Arten, während bei Pentas lanceolata schon die meisten Fasern U-Klammern bilden. Correa Backhousiana besitzt nach dem Konnektiv zu zahlreiche Spiralfaser-

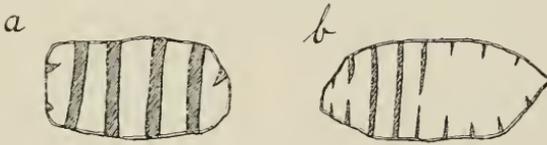


Fig. 8.

Goethea strictiflora. *a* Innenansicht, *b* Aussenansicht.

zellen. Bei Agrostemma Githago und Saponaria officinalis gehen die Fasern in der Nähe des Konnektivs häufiger auf der Aussen-
seite durch als nach der Naht zu. Brachysema lanceolatum zeigt
Anastomosen auf der Innenwand, also Übergänge nach später zu
besprechenden Formen.

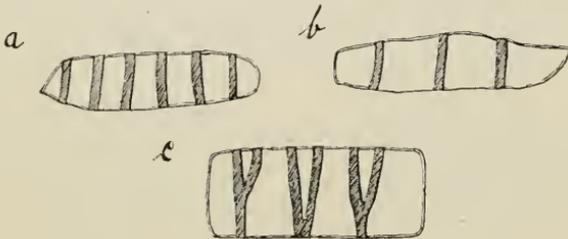


Fig. 9.

Matthiola annua. *a* Aussenansicht, *b* Innenansicht, *c* Querschnittsansicht.

Eine eigenartige Umkehrung der eben behandelten Formen findet sich bei einigen Cruciferen (siehe Fig. 9). Hier verlaufen die Fasern auch parallel über die Aussenseite, aber dann anastomosieren sie gewöhnlich unter einem spitzen Winkel paarweise auf den Radialwänden oder an den Innenkanten. Die Zahl der Fasern ist also auf der Innenwand geringer als auf der Aussenwand und

die schrumpfende Membranfläche dementsprechend grösser. Die Folge davon ist eine Einwärtsbiegung oder vielmehr eine Einwärtsrollung. Dass damit der zu erzielende Zweck auch erfüllt wird, ist klar. Es gehören hierher:

Matthiola annua,	Brassica Eruca,
Raphanus sativus,	Hesperis matronalis.

Bei *Hesperis matronalis* ist der Unterschied zwischen Aussen- und Innenseite etwas geringer als bei den übrigen.

U-Klammern besitzen folgende Arten:

Ornithogalum,	Sorocea Hilarii,
Allium odorum,	Jasminum nudiflorum,
Allium fistulosum,	Boronia megastigma,
Anthericum ramosum,	Sophora tetraptera,
Veronica longifolia,	Gagea,
Dipsacus silvestris,	Plagianthus discolor,
Malpighia fucata,	Pittosporum cornifolium.
Lindenbergia grandiflora,	

Bei *Jasminum nudiflorum* und *Boronia megastigma* konnte ich vereinzelt Ring- und Spiralfasern feststellen, bei *Boronia* an den Enden der Anthere auch Griffzellen. Durch Anastomosierung der Fasern auf der Innenseite nähern sich die Formen den Griff-



Fig. 10.

Lindenbergia grandiflora.
Innenansicht.



Fig. 11.

Plagianthus discolor.
Innenansicht.

zellen, so bei *Ornithogalum*, *Veronica longifolia*, *Gagea*, *Lindenbergia grandiflora* (siehe Fig. 10), *Sophora tetraptera*, *Plagianthus discolor*. Bei dem letzteren vereinigen sich die Fasern auf der Innenseite zum Teil zu richtigen Sternfiguren, oder sie verlaufen getrennt, oder sie endigen zum grössten Teil blind (siehe Fig. 11). Bei *Sophora tetraptera* und noch mehr bei *Schizanthus pinnatus*

finden sich vollständige Mischformen, indem nicht nur die Fasern auf der Innenseite zum Teil anastomosieren, sondern auch teilweise über die Aussenwand hinübergehen (siehe Fig. 12). Diese auf der Aussenwand gelegenen Teile pflegen aber schmaler zu sein. *Schizanthus pinnatus* hat auch vereinzelt Spiralfasern.



Fig. 12.

Schizanthus pinnatus. Innenansichten.

6. Einschichtiges Endothecium; Übergänge und Griffzellen.

Wenn die Anastomosen der U-Klammern auf der Innenseite häufiger und inniger werden, und die Fasern statt parallel zueinander radial von der Mitte der Lokularwand verlaufen, dann ergibt sich eine neue Konstruktionsform, die „Griffzelle“ Schinz'. Griffzellen und U-Klammerzellen kommen häufig in derselben Antherenwand vor und sind durch zahlreiche Übergangsformen miteinander verbunden. Gewöhnlich befinden sich die Griffzellen in der Nähe der Dehiszenzlinie und bilden sich dann nach dem Konnektiv zu sukzessive in U-Klammerzellen um. Die Übergangsformen

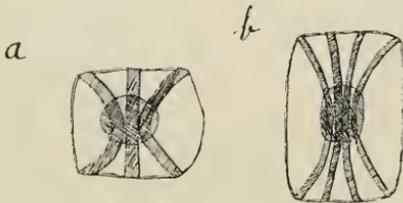


Fig. 13.

a *Coleus thyrsoideus*. *b* *Scabiosa caucasica*. Innenansichten.

sind verschieden, je nachdem in ihrer Konstruktion mehr die Vereinigung der Fasern oder die radiale Anordnung betont ist. Im ersteren Falle sind die Fasern auf der Innenwand einander noch mehr oder weniger parallel, meist nach der Mitte eingebogen, aber durch eine Zelluloseplatte fest verbunden. Als Beispiele seien *Coleus thyrsoideus* und *Scabiosa caucasica* angeführt (s. Fig. 13).

Während hier die Vereinigung der Fasern das beherrschende Prinzip war, ist bei der anderen Hauptübergangsform die radiale Anordnung auf Kosten der gänzlichen Vereinigung in den Vordergrund gestellt. Sehr häufig bilden die Fasern auf der Lokularwand ungefähr die Radien zweier Halbkreise, welche aber unter sich getrennt sind (s. Fig. 14). Bei manchen Formen ist man sich im un-

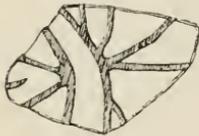


Fig. 14.

Hibiscus rosa-sinensis.
Innenansicht.

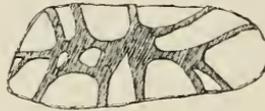


Fig. 15.

Lilium bulbiferum.
Innenansicht.



Fig. 16.

Verbascum nigrum.
Innenansicht.

klaren, ob man sie als anastomosierende U-Klammern oder als etwas auseinander gereckte Griffzellen auffassen soll; siehe z. B. Fig. 15.

Bei den typisch ausgebildeten Griffzellen können die Fasern entweder sich einfach radienförmig schneiden, oder sie können an dem Ort ihrer Vereinigung eine mehr oder minder grosse Verdickungsplatte bilden. In beiden Fällen ist der Gegensatz bezüglich der Kontraktionsfähigkeit zwischen Aussen- und Innenwand noch

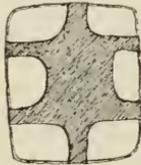


Fig. 17.

Aquilegia vulgaris. Innenansicht.

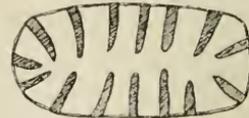


Fig. 18.

Lilium bulbiferum. Aussenansicht.

bedeutend grösser als bei den U-Klammerzellen, die Innenwand ist infolge der radialen Anordnung der Fasern ja fast vollständig starr geworden. Eine typische „Sternfigur“ ohne Zelluloseplatte bilden die Fasern der flachen Zellen von *Verbascum nigrum* (siehe Fig. 16). Durch grosse, manchmal fast die ganze Wand bedeckende Zelluloseplatten zeichnen sich aus: *Aristolochia tricaudata*, *Calothamnus quadrifolius* var. *normalis*, auch *Aquilegia vulgaris* etc. (siehe Fig. 17). Das Endothecium besteht aus Griffzellen bei:

Aquilegia vulgaris,
Aconitum Lycoctonum,
Verbascum nigrum,
Nepeta grandiflora,
Lilium Martagon,
Lilium bulbiferum,
Campanula rapunculoides,
Ononis arvensis,
Impatiens cristata,
Kitaibelia Lindemuthii,
Phlox Drummondii,
Aristolochia tricaudata,

Tetranema mexicanum,
Thea japonica,
Grevillea Preissii,
Grevillea juniperina var.
sulphurea,
Grevillea tridentifera,
Pisonia Olfersiana,
Calothamnus quadrifolius
 var. *normalis*,
Polygala grandis,
Gnidia carinata.



Fig. 19.

Impatiens cristata. *a* Aussenansicht, *b* Innenansicht.



Fig. 20.

Grevillea. *a* Aussenansicht, *b* Innenansicht.

Bei manchen Arten, z. B. *Lilium bulbiferum* ist die Zahl der ausstrahlenden Fasern eine grosse, bei andern gering, z. B. die Sternfiguren von *Nepeta grandiflora* bestehen nur aus vier Faserstrahlen. Während z. B. bei *Lilium bulbiferum* die Fasern weit auf die Aussenseite übergreifen (siehe Fig. 18), gehen sie bei anderen Arten nicht oder fast nicht über die Aussenkanten hinaus,

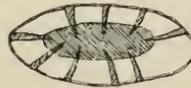


Fig. 21.

Campanula rapunculoides. Innenansicht.

z. B. bei *Impatiens cristata* (siehe Fig. 19a). Auf der Innenseite laufen die Fasern von *Impatiens cristata* nicht vollständig zusammen (Fig. 19b). Ähnlich gebaut sind die Faserzellen der *Grevillea*-Arten (Fig. 20). *Campanula rapunculoides* besitzt in der Mitte der inneren Faserzellwand eine Zelluloseplatte, über die aber die Fasern noch eine Strecke weit hinüberlaufen (Fig. 21). Vereinzelte

U-Klammerzellen und Übergänge zu ihnen finden sich noch bei: *Lilium Martagon*, *Kitaibelia Lindemuthii*, *Thea japonica*, *Pisonia Olfersiana*, *Gnidia carinata*. Die radialen Fasern von *Aristolochia tricaudata* sind an der Innenkante breit und laufen nach der Aussenkante allmählich spitz zu. Die Griffzellen von *Tetranema mexicanum* sind radial langgestreckt. *Hibiscus rosasinensis* hat am Konnektiv auch Spiralfasern.

Besonderes Interesse beansprucht die Anthere von *Polygala grandis*. Chodat¹ gibt an, dass sie sich an einem Ende durch einen sichelförmigen Querriss öffne, der eine später zu resorbierende, lippenförmige Klappe umgrenze. Das ist indes nicht richtig; die Öffnung erfolgt vielmehr durch einen Längsriss, der sich von der Spitze bis zu etwa $\frac{1}{3}$ der Antherenlänge erstreckt. Das Endothecium beschränkt sich aber nicht wie bei *Euphrasia serotina* auf den auseinanderklappenden Teil, sondern es ist in der ganzen Ausdehnung der Wand vorhanden. Es besteht aus typischen Griffzellen. Beim Austrocknen ist die Bewegung folgende: die beiden Klappen öffnen sich, und der ganze auseinandergeklappte Antherenteil biegt sich scharf von der porenähnlichen Öffnung zurück. Der ganze Rand der Öffnung wird nach aussen gebogen, wodurch offenbar ein Verschluss verhütet wird; dagegen wird die übrige Antherenwand einwärts gewölbt und damit der Pollen aus der Öffnung herausgepresst. Das untere Ende der Anthere wird der Öffnung genähert, womit ein weiteres Herausdrängen des Pollens verbunden ist. Alle diese Bewegungen lassen sich leicht aus der Griffzellform herleiten. Im unteren, geschlossenen Antherenteil sind die Griffzellen etwas in die Länge gestreckt. Wie bereits oben angegeben, ist bei *Polygala grandis* ein Kohäsionsmechanismus wirksam.

Griffzellen finden sich im allgemeinen dort, wo die Bewegung nicht nur in der Quer-, sondern auch in der Längsrichtung vor sich gehen soll.

7. Einschichtiges Endothecium; Bankzellen.

Wenn wir uns die Zelluloseplatte mancher Griffzellen so weit ausgedehnt denken, dass schliesslich die ganze Innenwand verdickt erscheint, so erhalten wir einen weiteren Faserzelltypus, den Schinz

¹ Bei Engler, *Natürliche Pflanzenfamilien*, III, 4, S. 327.

als „Bankzelle“ bezeichnet hat. Der Name passt besonders gut für die langgestreckten Formen dieser Art. Bei *Strobilanthes Dickinsoniana* ist noch eine Annäherung an die Griffzellform vorhanden, indem die Partien zwischen den Ansatzstellen der Fasern der Radialwände unverdickt bleiben (Fig. 22). Am Konnektiv kommen bei *Strobilanthes* sehr kräftige, auf der Innenseite getrennt verlaufende, also U-Fasern vor. Bei den typischen Bankzellen fehlen auch jene letzten Reste unverdickter Membran, dafür pflegt die

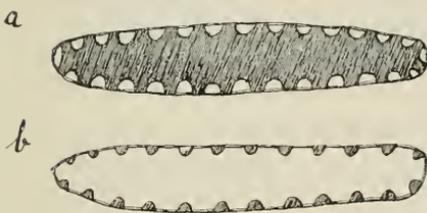


Fig. 22.

Strobilanthes Dickinsoniana.

a Innenansicht,
b Aussenansicht.

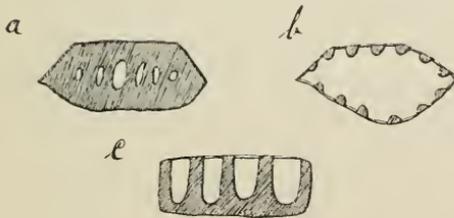


Fig. 24.

Euphorbia fulgens. a Innenansicht,
b Aussenansicht, c Querschnittsansicht.

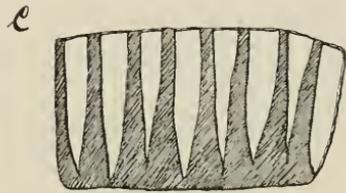
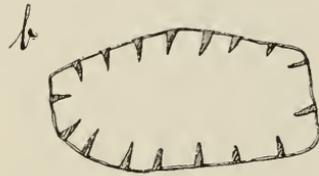
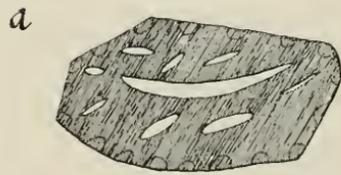


Fig. 23.

Nigella sativa. a Innenansicht,
b Aussenansicht, c Querschnittsansicht.

ganz verdickte Innenwand aber getüpfelt zu sein. Die Fasern sind aussen gewöhnlich ganz schmal und werden nach innen zu immer breiter, bis sie an der Innenkante gar keinen Raum mehr zwischen sich lassen und schliesslich gar verschmelzen.

Bankzellen haben:

Strobilanthes Dickinsoniana,
Nigella sativa (Fig. 23),

Euphorbia fulgens (Fig. 24),
Delphinium elatum,

Pedilanthus tithymaloides
(Fig. 25),

Callistemon lanceolatus
var. *fulgens*,

Erythroxyton novogranadense.

Erythroxyton novogranadense hat am Konnektiv Bankzellen, an der Dehiszenzlinie Ringfaserzellen; dazwischen befinden sich alle möglichen Zwischenstufen (Fig. 26), indem sich nach der Naht zu

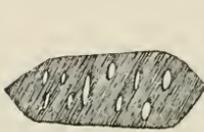


Fig. 25.

Pedilanthus tithymaloides.

Innenansicht.

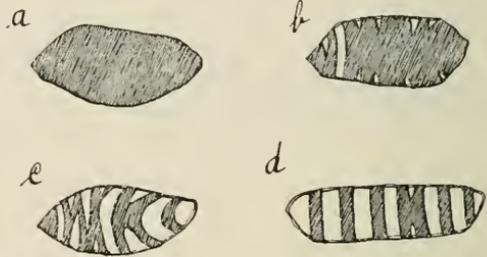


Fig. 26.

Erythroxyton novogranadense. Innenansichten
(*a* Konnektiv, *d* Naht).

die Verdickungsplatte der Lokularwand immer mehr spaltet, und die Fasern sich immer häufiger auf der Epidermalwand paarweise verbinden. Eine der in Fig. 26 *c* dargestellten Zwischenform ähnliche Form kommt als normal bei *Veronica Hendersoni* vor. Hier gehen die Fasern auf der Aussenseite meist ganz schwach, häufig aber auch gar nicht durch (Fig. 27).

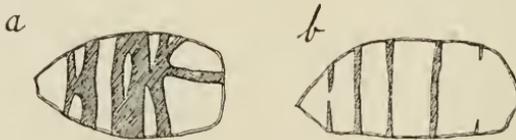


Fig. 27.

Veronica Hendersoni. *a* Innenansicht, *b* Aussenansicht.

Die Art der Funktion der Bankzellen ist im wesentlichen dieselbe wie die der Griffzellen, nur dass die Lokularwand eben vollständig starr geworden ist. In den Bankzellen erreicht der Gegensatz zwischen Epidermal- und Lokularwand seine höchste Ausbildung.

8. Einschichtiges Endothecium; Griff- und Bankzellen mit aussen durchgehenden Fasern.

Als auf der Innenwand anastomosierende und durch eine Zelluloseplatte verbundene Ringe oder als Griff- bzw. Bankzellen, deren Fasern sich auf der Aussenwand paarweise vereinigt haben, können wir die hierher gehörigen Formen auffassen. Den Übergang von den Griffzellen bilden Arten wie *Daphne odorum*, wo die Fasern häufig, aber nicht immer, und zwar schwach, über die Aussenwand hinweggehen. *Kennedya nigricans* weist Griffzellen und Übergänge auf (Fig. 28).

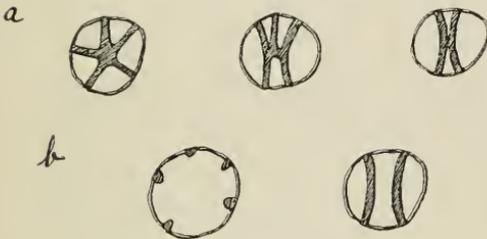


Fig. 28.

Kennedya nigricans. *a* Innenansichten,
b Aussenansichten.

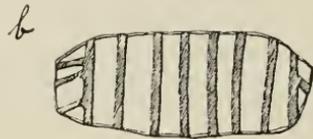
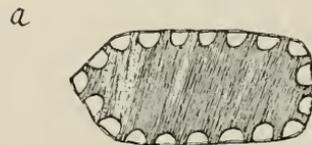


Fig. 29.

Sagittaria natans. *a* Innenansicht,
b Aussenansicht.

Es gehören hierher:

Clerodendron hastatum,
„ *Thomsoni*,
„ *Kaempferi*,
Coprosma ligustrina,
Sagittaria natans
(Fig. 29),

Tacca macrantha,
Geranium sanguineum,
Hibbertia dentata,
Ruellia formosa,
„ *pulchella*,
„ *Makoyana*.

Bei *Clerodendron Thomsoni* gehen alle Fasern getrennt über die Aussenwand; auf der Innenwand aber treten alle Übergänge von völliger Trennung bis zu sternförmigem Ineinanderfliessen auf. Auch bei *Clerodendron hastatum* verlaufen die Fasern auf der Innenseite häufig getrennt. Die Zelluloseplatte von *Clerodendron Kaempferi* (Fig. 30) ist ziemlich schwach, so dass sie beim Schrumpfen auswärts gebogen wird, und das Auseinanderklappen der

Valveln sehr gering ist. Die langgestreckten Faserzellen von *Tacca macrantha* (Fig. 31) erinnern in der Innenansicht an *Strobilanthes*; nach dem Konnektiv hin werden sie übrigens bedeutend kürzer. Bei *Geranium sanguineum* (Fig. 32) ist die ganze Innenwand verdickt. Die Faserbogen sind in der Mitte der Aussenwand am schmalsten und verbreitern sich dann allmählich nach den Innen-

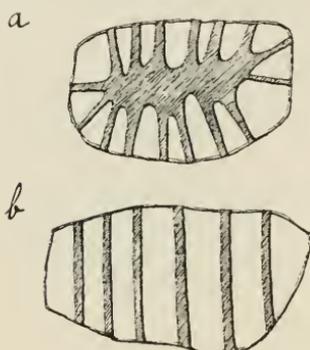


Fig. 30.

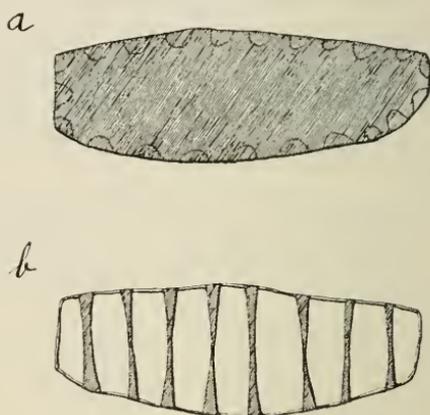
Clerodendron Kaempferi.*a* Innenansicht, *b* Aussenansicht.

Fig. 32.

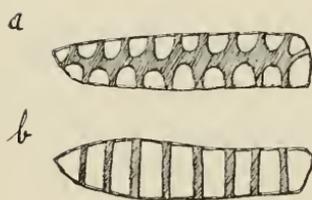
Geranium sanguineum. *a* Innenansicht,*b* Aussenansicht, *c* Querschnittsansicht.

Fig. 31.

Tacca macrantha.*a* Innenansicht, *b* Aussenansicht.

kanten zu, bis sie endlich ganz verschmelzen. Auch die Innenwand von *Hibbertia dentata* (Fig. 33) ist ganz verdickt, aber mit Tüpfeln versehen; die Fasern sind jedoch hier gleichmässig dick.

Eine Sonderstellung nehmen die *Ruellia*-Arten ein. Ihre Faserzellen haben sonst ungefähr denselben Bau wie die von *Hibbertia dentata*, aber die Innenwand ist merkwürdigerweise unverdickt. Die notwendige Starrheit der Innenwand wird dadurch erreicht, dass

die Faserbogen an den Innenkanten zu einem festen Rahmen zusammenlaufen. Das enge Einrollen der Valveln zeigt, dass dadurch eine mehr als genügende Festigkeit der Innenwand erzeugt wird. Im übrigen siehe den II. Teil dieser Arbeit, 2. Abschnitt.

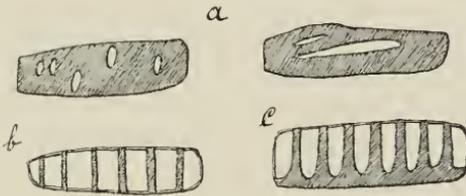


Fig. 33.

Hibbertia dentata.

a Innenansicht, *b* Aussenansicht, *c* Querschnittsansicht.

9. Einschichtiges Endothecium; „Fächerzellen“ von *Salvia* und Faserzellen von *Eranthemum reticulatum*.

Ich komme nun zu einer Form der Faserzellen, die sich unter keine der bisher beschriebenen Kategorien unterbringen lässt, und die ich wegen der Art ihres Faserverlaufes als „Fächerzelle“ be-

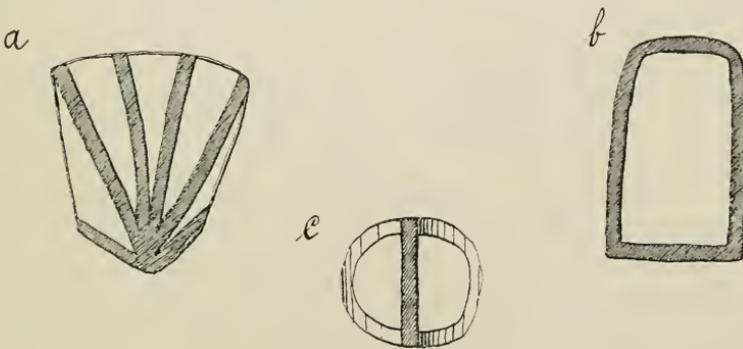
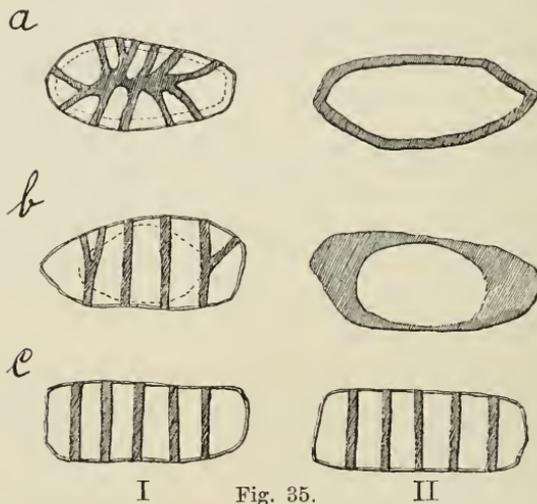


Fig. 34.

Salvia officinalis. *a* Querschnittsansicht, *b* radialer Längsschnitt, *c* Innenansicht.

zeichnen möchte. Sie kommt ausschliesslich bei *Salvia*-Arten vor (Fig. 34). Die Fasern verlaufen bogenförmig über die Aussenwand und über die horizontalen Radialwände. Die Enden dieser Bogen laufen jederseits in einem Scheitelpunkte an der Innenkante zusammen, so dass das Ganze das Aussehen eines Fächers gewinnt.

Die beiden Scheitelpunkte sind auf der Lokularwand durch eine einzige, parallel zur Antherenachse gehende Faser verbunden. Beim Austrocknen nähern sich die Faserbogen in einer dem Zuklappen eines Fächers ähnlichen Weise. Nun ist ja eigentlich die kontraktionsfähige Fläche auf der Innenwand grösser als auf der Aussenwand; dafür geht in jeder Zelle ein Faserbogenpaar nicht über die Aussenwand, sondern höchstens über den inneren Teil der vertikalen Radialwände, so dass die Ebene dieser Bogen nur einen verhältnismässig kleinen Winkel mit der Tangentialebene bildet. Die beiden Bogen bilden also zusammen eine Aussteifung der



Eranthemum. I Aussen-, II Innenansichten;
a in der Nähe der Naht, *b* der Mitte, *c* des Konnektivs.

Innenwand, ähnlich dem Rahmen der *Ruellia*-Arten. Den beschriebenen Bau zeigen *Salvia officinalis*, *S. pratensis*, *S. argentea* und *S. Horminum*. Bei der letzteren verändert sich nach der Naht hin die Zellform etwas. Die Scheitelpunkte des Fächers sind nämlich auf die Innenwand gerückt und fallen teilweise fast in deren Mitte zusammen. Ausserdem sind die Faserbogen häufig auf der Aussenwand unterbrochen, so dass eine Zellform entsteht, die an *Scabiosa caucasica* erinnert.

Einen ganz anderen, aber fast noch merkwürdigeren Bau besitzen die Faserzellen von *Eranthemum reticulatum* (Fig. 35).

In der Nähe des Konnektivs bilden die Fasern gleichmässig dicke Ringe, aber in dem der Naht benachbarten Teil des Endotheciums ist die Ausbildung der Fasern eine ganz andere. Die Innenseite ist unverdickt bis auf einen Rahmen, wie wir ihn bei *Ruellia* kennen gelernt haben. Die Fasern verlaufen aber nicht bogenförmig über die Aussenseite, sondern vereinigen sich auf dieser zu einer Art Sternfigur. Der Übergang von dieser Zellform zu den Ringfaserzellen wird durch eine Menge von Zwischenformen vermittelt, indem auf der Aussenseite die Sternfigur sich mehr und mehr in getrennte, parallele Fasern auflöst, während der Rahmen der Innenwand an den Kurzseiten der Wand immer breiter — freilich auch

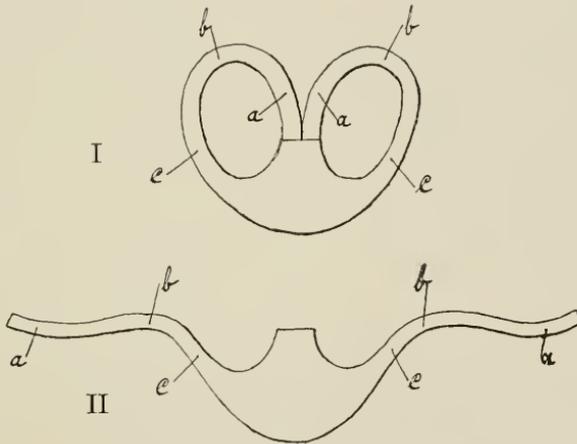


Fig. 36.

Eranthemum reticulatum. Antherenquerschnitt. I safterfüllt, II trocken.

dünner —, an den beiden Langseiten immer schmaler wird, so dass deren Mitte eine Art Gelenk zwischen den breiten Verdickungen der Kurzseiten bildet. Schliesslich — während der Rahmen verschwindet — treten auch auf der Innenwand Parallelfasern auf, die sich dann mit denen der Aussenwand und der Radialwände zu vollständigen Ringen verbinden. Entsprechend dem Faserverlauf ist die Kontraktion der Faserzellen eine verschiedene (Fig. 36). Die aus Sternfigur und Rahmen bestehenden Zellen sind vollständig starr, sie verändern ihre Form nicht (Fig. 36 a). Die Ringfaserzellen kontrahieren sich auf der Aussen- und Innenseite gleichmässig, wie gewöhnlich (Fig. 36 c). Die Mittelformen besitzen auf der Aussen-

seite bereits eine schrumpfungsfähige Fläche zwischen den getrennten Fasern, während sie auf der Innenseite infolge des noch vorhandenen Rahmens ziemlich starr bleiben. Höchstens wird durch das „Gelenk“ die Annäherung der Faserbogen auf der Aussenwand erleichtert. Es wird sich also die Aussenwand stärker kontrahieren als die Innenwand, und dies hat eine Auswärtsbiegung der Antherenwand an der betreffenden Stelle im Gefolge (Fig. 36 b).

10. Mehrschichtiges Endothecium.

Mehrschichtige Endothecien besitzen folgende Arten:

Digitalis purpurea,	Brunfelsia eximia,
Chelone barbata,	Colchicum autumnale,
Paeonia officinalis,	Hedychium flavescens,
Saintpaulia ionantha,	Crescentia nigripes,
Dendrobium nobile,	Eriostemon myoporoides
Vanda tricolor	var. linearifolia,
var. suavis,	Tulipa Gesneriana,
Nemophila maculata,	Funckia caudata,
Gladiolus,	Thylachium panduriforme.

Bei den meisten mehrschichtigen Endothecien kommt ein Umklappen der Valveln dadurch zustande, dass bezüglich der Anzahl der Fasern ein Gegensatz zwischen der inneren und der äusseren Faserzellschicht besteht. Gewöhnlich sind nämlich die Zellen der inneren Schicht nach allen drei Dimensionen kleiner — oft bedeutend kleiner — als die der äusseren, behalten aber dieselbe Zahl der Fasern. Dadurch wird offenbar für eine gleichlange Strecke der Antherenwand die Faserzahl der Innenschicht grösser als die der Aussenschicht, da ja auf jener Strecke eine grössere Zahl der kleineren Zellen Platz hat. In den Wänden der äusseren Schicht ist also mehr kontraktionsfähige Membran als in den der inneren, was eben ein Auswärtsbiegen der Klappe im Gefolge hat. Den geschilderten Bau und dieselbe Funktion zeigten u. a. die Antherenwände von: Gladiolus, Tulipa Gesneriana, Thylachium panduriforme (Unterschied der Schichten ziemlich gering), Vanda tricolor var. suavis, Colchicum autumnale, Hedychium flavescens. Bei den beiden letzteren habe ich die Zahl der Fasern in den in

Betracht kommenden Schichten gezählt, und es ergab sich für *Colchicum autumnale* das Verhältnis 5 zu 6, für *Hedychium flavescens* das Verhältnis 2 zu 3, also ein ganz bedeutender Unterschied zwischen den beiden Schichten. Bei *Hedychium*, dessen Endothecium von einer Schicht an der Naht nach dem Konnektiv zu an Zahl der Schichten immer mehr zunimmt, wurde die Zählung an dem dreischichtigen Teile des Endotheciums vorgenommen. Die angegebenen Verhältniszahlen bilden übrigens das Mittel aus mehreren Zählungen; die Abweichungen waren jedoch nur gering. Von den angeführten Arten haben *Colchicum autumnale* und *Hedychium flavescens* Ringfasern (*Colchicum* auch Spiralen), *Gladiolus* Faser-

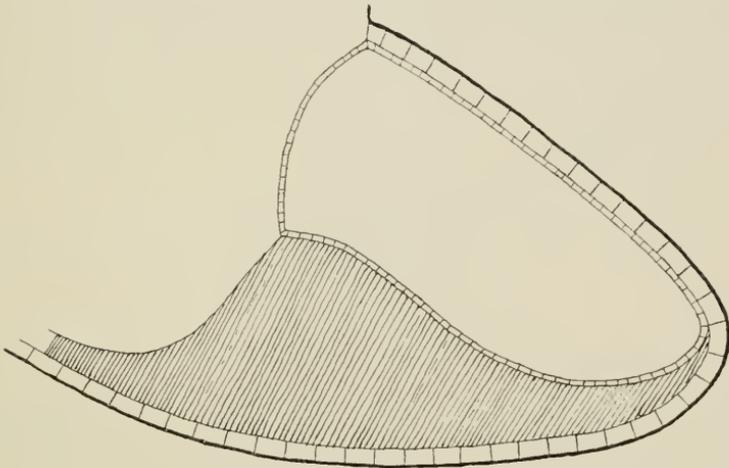


Fig. 37.

Querschnitt durch eine Antherenklappe von *Crescentia nigripes*.

zellen mit zwei Spiralen, *Thylachium panduriforme* und *Tulipa Gesneriana* U-Fasern, *Vanda tricolor* var. *suavis* anscheinend Ring- und U-Fasern. Bei *Tulipa Gesneriana* kommen, besonders am Konnektiv, auch Ringfasern vor. Diese Art zeichnet sich ferner dadurch aus, dass eine bestimmte, nicht sehr breite Längspartie — etwa in der Mitte der Klappenwand gelegen — des Endotheciums sich viel stärker nach aussen umbiegt als die übrige Antherenwand, wodurch das Aussehen eines Scharniers entsteht. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass an dieser Stelle die Fasern auf der Innenwand häufiger als sonst anastomosieren, und dass dort auch Griffzellen nicht selten sind.

Auf einem anderen Prinzipte beruht das Auswärtsklappen der Antherenvalveln von *Crescentia nigripes* (Fig. 37). Die der Dehiszenzlinie benachbarte Hälfte der Anthere ist vollkommen endotheciumlos, sie besteht nur aus Tapete und Epidermis. Dann beginnt das Endothecium mit einer Zelllage, schwillt aber nach dem Konnektiv zu bald zu einem mächtigen, vielschichtigen Gewebe an. Die Fasern sind ringförmig. Während nun aber auf der Antheren-Innenwand das Fasergewebe an dem Konnektiv endigt, erstreckt es sich auf der Aussenseite weit in das letztere hinein. Die äusseren Schichten sind also — vom Querschnitt betrachtet — erheblich länger als die inneren, sie besitzen also mehr schrumpfungsfähige Membran und werden also die ganze Antherenwand nach aussen umbiegen. Diese Wirkung wird noch dadurch unterstützt, dass in den äusseren Schichten die Ebenen der Faserringe, wie es ja normal ist, vertikal und radial gestellt sind, so dass sie

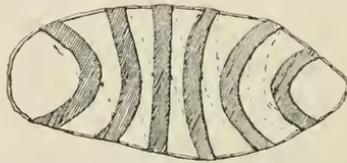


Fig. 38. *Brunfelsia eximia*. Aussen- oder Innenansicht.

einander ungehindert tangential genähert werden können, während in den inneren Schichten die Ebenen der Ringe sehr häufig schief oder direkt tangential oder horizontal liegen, so dass in diesen Fällen die Ringe faktisch als Aussteifungen dienen.

Einige Antheren mit mehrschichtigem Endothecium zeigen kein Umbiegen der Klappen und dementsprechend keinen merklichen Unterschied in der Zellgrösse und Faserzahl, so *Brunfelsia eximia*, *Eriostemon myoporoides* var. *linearifolia* und *Dendrobium nobile*. *Brunfelsia* besitzt eigentümlich verbogene, kräftige Spiralfasern, eine Spirale in jeder Zelle (Fig. 38), *Eriostemon* Ringfasern und *Dendrobium* eine Art Bankfasern, die nicht selten aussen durchzugehen scheinen. Die Zellen von *Brunfelsia* stehen häufig schief; auch Ringe kommen vor. Die Zelluloseplatte von *Dendrobium nobile* ist ziemlich dünn, so dass sie beim Schrumpfen auswärts gebogen wird. Damit mag das mangelnde Umklappen der Valveln wohl auch zusammenhängen.

Griffzellen haben *Digitalis purpurea* und *Chelone barbata*, Spiralfasern ausser den angeführten Arten noch *Nemophila maculata*, U-Fasern noch *Funckia caudata*. Bei letzterem finden sich vielfach auch ganze Ringe.

Was die Zahl der Endotheciumschichten betrifft, so ist bei der Mehrzahl der Arten an der Naht nur eine Schicht vorhanden, wodurch wohl die Zerreißung erleichtert wird. In einiger Entfernung von der Naht beginnt dann die Mehrschichtigkeit, die ganz in der Nähe des Konnektivs noch zuzunehmen pflegt. So gebaut sind: *Vanda tricolor* var. *suavis*, *Colchicum autumnale* (meist

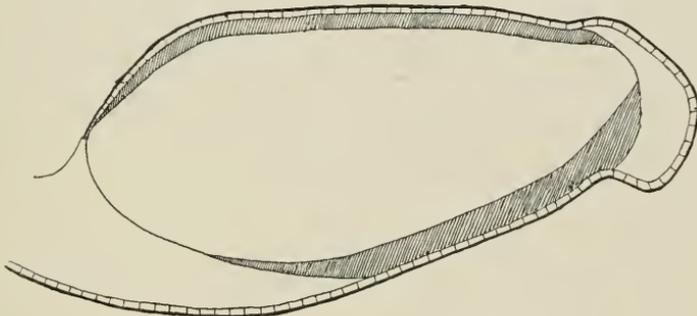


Fig. 39. *Vanda tricolor* var. *suavis*.

Antherenquerschnitt, die Anordnung des Endotheciums zeigend.

zweischichtig), *Hedychium flavescens*, *Eriostemon myoporoides* var. *linearifolia*, *Nemophila maculata* (meist zweischichtig). Das Endothecium von *Funckia caudata* ist zweischichtig, das von *Chelone barbata* und *Brunfelsia eximia* ist zwei- bis dreischichtig, von *Thylachium panduriforme* zwei- bis mehrschichtig, von *Tulipa Gesneriana* und *Digitalis purpurea* meist dreischichtig, von *Dendrobium nobile* endlich vier- bis mehrschichtig.

Bemerkenswert ist noch die Anordnung des Endotheciums in der Anthere von *Vanda tricolor* var. *suavis* (Fig. 39). Einen Zusammenhang mit besonderen Funktionen konnte ich nicht entdecken.

D. Dehiszenzlinie und Konnektiv.

Schon im vorhergehenden wurde verschiedentlich auf den Gegensatz hingewiesen, der in der Ausbildung der Fasern zwischen dem Konnektiv und dem der Dehiszenzlinie naheliegenden Klappen-

teile so häufig besteht. Die Funktion der beiden Teile der Antherenwand ist ja eine verschiedene, also muss auch der Bau des Endotheciums in entsprechendem Sinne differenziert sein. Während bei der Nalt die ganze Konstruktion auf eine möglichste Erleichterung des Zerreißens eingerichtet ist, muss das Konnektiv genügend Festigkeit besitzen, um eine zu starke Deformation infolge des Austrocknens zu verhindern. Dass diese Verhinderung zu starker Deformation nicht überflüssig ist, liegt z. B. bei allen den zahlreichen Pflanzenarten, bei denen wegen Insektenbestäubung eine bestimmte Lage der Anthere nötig ist, auf der Hand.

Die notwendige Festigkeit des Konnektivs wird meistens dadurch erzielt, dass ein grosser Teil des letzteren aus Faserzellen besteht, die überdies nicht mehr die Formen der Klappenwand haben, sondern unregelmässige, häufig anastomosierende netz- oder

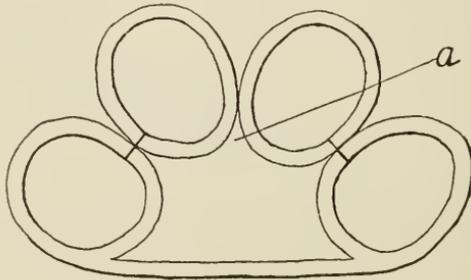


Fig. 40. *Correa speciosa* var. *major*. Antherenquerschnitt, schematisiert.

gitterförmige Fasern besitzen. Als Beispiele seien unter vielen *Funckia caudata*, *Phragmopedilum calurum* und *Paphiopedilum barbatum* genannt. Wo eine besonders starke Inanspruchnahme in einer bestimmten Richtung stattfindet, verliert sich sogar die Unregelmässigkeit, und die Fasern ordnen sich so an, dass sie dem Zug oder Druck den grössten Widerstand entgegensetzen können. Eine derartige Einrichtung findet sich bei *Correa speciosa* var. *major* und noch mehr entwickelt bei *Correa Backhousiana* (siehe Fig. 40 u. 41). Bei diesen beiden *Correa*-Arten besteht das Konnektiv, abgesehen von einer es ganz umkleidenden Schicht mit regelmässig gestellten Fasern und dem zentralen Leitungsgewebe, fast ausschliesslich aus Zellen, deren Fasern ein wirres Netzwerk bilden, und die in ihrer Gesamtheit also als Aussteifungsvorrichtung aufzufassen sind. An der Stelle aber (*a* Fig. 40), wo die eine

Klappe des einen Faches mit der einen des anderen Faches zusammenstösst, wo also der Zug, da er von zwei Seiten wirkt, am stärksten ist, wo überdies infolge der eigentümlichen Anordnung des Endotheciums auch noch scherende Wirkungen auftreten, nehmen die Fasern eine ganz spezifische Lage ein (siehe Fig. 41, *z*). An diesem Punkte hätten Fasern, die dazu eingerichtet wären, einer vertikal wirkenden Kraft Widerstand zu leisten, keinen Zweck; dagegen sind Versteifungen, die sich den verschiedenen horizontal

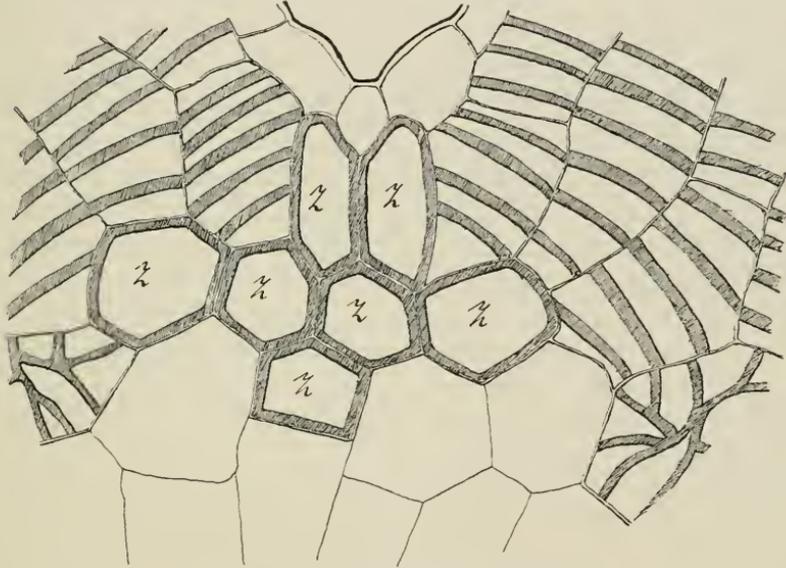


Fig. 41. *Correa speciosa* var. *major*.

Querschnitt durch die Partie bei *a* Fig. 40 (stärker vergrössert).

wirkenden Spannungen entgegensetzen, von besonderem Werte. Es sind also alle Fasern auf die Vertikalwände übergetreten, und zwar in Form von – manchmal anastomosierenden – Ringen. Diese Ringe verhindern in wirksamster Weise eine horizontale Deformation und schliesslich auch ein Zerreißen jener dem Zuge der schrumpfenden Endotheciummembranen besonders exponierten Zellen. — Die dem Konnektiv benachbarten Teile der Valveln stimmen häufig in ihrem Bau mit ihm darin überein, dass ihre Beweglichkeit herabgesetzt ist. Gewöhnlich finden sich dann am Konnektiv statt der Griff-etc.-Zellen Ring- und Spiralfaserzellen. So gehen z. B. bei *Agrostemma Githago* und *Saponaria officinalis* die Fasern, die in der

Mehrzahl U-Fasern sind, am Konnektiv öfter über die Aussen-seite hinüber; bei *Correa Backhousiana* sind die Fasern im übrigen Endothecium Ringe, die aussen schmaler sind, im Konnektivteile sind es Spiralfasern. Bei *Hibiscus rosa-sinensis* wiegen an der Naht die Griffzellen, am Konnektiv die U-Faserzellen vor, ganz nahe am Konnektiv treten auch Spiralfaserzellen auf.

Das eben erwähnte Vorkommen von Griffzellen in der Nähe der Dehiszenzlinie ist weit verbreitet; es kommt darin ein Moment zum Ausdruck, das überhaupt den Bau der Dehiszenzlinie beherrscht. Wie schon bemerkt, zielt die Konstruktion der betreffenden Wandteile darauf hin, die Rissbildung möglichst zu erleichtern. Ein vorzügliches Mittel hierzu ist die Erzeugung einer scherenenden Bewegung. Eine solche wird eigentlich schon durch jede Umklappbewegung hervorgerufen, viel stärker aber wirkt sie, wenn sie in Form einer Längskontraktion entlang dem starren Konnektiv auftritt. Die Griffzellen, die sich nach allen Richtungen der Antherenwandfläche kontrahieren, schrumpfen natürlich auch in der Längsrichtung der Anthere und bringen so die angegebene Wirkung hervor. Ich nenne als Beispiele: *Geranium sanguineum* (sonst Bankzellen mit aussen durchgehenden Fasern), *Phragmopedilum longifolium* (sonst Ringfasern), *Hibiscus rosa-sinensis* (sonst U-Fasern s. o.) etc. Vollkommener wird der angegebene Zweck bei *Agrostemma Githago* und *Saponaria officinalis* erreicht. Hier besteht nämlich das Endothecium aus U-Fasern, aber längs der Naht findet sich eine Reihe von Längspiralfaserzellen, die augenscheinlich eine bedeutende Längskontraktion hervorrufen müssen. Bei *Gagea* sind an der Naht die Ring- oder U-Klammer-Faserzellen öfters längs gestellt. Eine andere Einrichtung, um die Rissbildung zu erleichtern, ist das Kleinerwerden der Faserzellen und damit das Dünnerwerden der ganzen Wand nach der Dehiszenzlinie hin. Beispiel: *Pisonia Olfersiana*, *Salvia* u. s. w. Zuweilen geht das bis zum völligen Verschwinden des Endotheciums, so dass längs der Naht eine schmalere oder breitere faserfreie Zone entsteht. So bei *Coelogyne cristata* var. *alba* und *Pseuderanthemum tuberculatum*. Endlich ist hier noch *Saintpaulia ionantha* zu erwähnen, deren Ring- bzw. Spiralfaserzellen sonst ein wirres Durcheinander bilden, welches nur eine geringe Schrumpfung zulässt, an der Naht aber quergestellt sind, wodurch eine stärkere Kontraktion, also grössere Sicherheit der Dehiszenz, erreicht wird.

A n h a n g.

Einige isolierte Beobachtungen seien hier noch mitgeteilt.

Längsschrumpfung. Maß der Schrumpfung.

Eine grosse Anzahl von Antheren, besonders Liliaceen-Antheren, schrumpft nicht nur in der Quer-, sondern auch in der Längsrichtung. Die Längsschrumpfung wird wohl allgemein durch die Kontraktion der vertikalen Wände — in erster Linie natürlich der radialen — von Griffzellen, U-Faserzellen etc. besorgt. Bei *Gagea* finden sich zur Unterstützung dieser Wirkung am Konnektiv Längsreihen von längsgestellten Ring- und auch U-Faserzellen. Die Längsschrumpfung beträgt bei *Gagea* 61,4%, bei *Tulipa Gesneriana* 34,4%. Die Bedeutung der Längskontraktion beruht wohl darin, dass dadurch die Fläche der Antherenwand noch geringer, der Pollen also noch mehr blossgelegt wird.

An einigen Antheren habe ich auch die Schrumpfung in der Querrichtung gemessen. Bei der faserlosen *Gomezia planifolia* betrug sie nur 8%, bei der ebenfalls faserlosen, aber verdickten und getüpfelten *Epacris hybrida* 45—50%. Die Faserzellen von *Tulipa Gesneriana* schrumpften um 50%, die von *Ornithogalum* um 37,5%.

Konserviertes Material.

Gewöhnlich verwendete ich frisches Material, nur in Ausnahmefällen getrocknetes oder in Alkohol konserviertes. Im allgemeinen zeigte sich das konservierte Material in seiner Schrumpfungs- bzw. Quellungs-fähigkeit nicht beeinträchtigt. So hatte ich *Gladiolus*-Antheren ein paar Wochen in Brennspritus liegen, ohne dass sich ihre Bewegungsfähigkeit vermindert hätte. Empfehlenswert war freilich bei beiden Arten der Aufbewahrung ein Befeuchten mit Wasser vor dem Schneiden zwischen Holundermark, weil sonst die Zellwände durch den Druck zu sehr litten. Die einzige Anthere, die vollständig versagte, war die von *Jasminum Sambac*, welche ich vom 21. November bis 13. Januar in absolutem Alkohol liegen hatte. Sie war dann völlig unbeweglich. Dagegen hatten

Antheren von *Lilium canadense*, die seit 1820 — also 85 Jahre — im Herbar gelegen hatten, ihre Kontraktilität und Quellungsfähigkeit vollständig bewahrt.

Das Exothecium.

Bei der Schrumpfung ist das Exothecium oder die Epidermis nur bei *Euphrasia serotina* beteiligt. Wandverdickungen, die aber von keiner funktionellen Bedeutung sind, finden sich noch bei *Papaver*, *Aquilegia vulgaris*, *Nemophila maculata*. Bei allen dreien handelt es sich um eine Verdickung der äusseren Wand. Den *Grevillea*-Arten fehlt das Exothecium, wie wir sahen. Dagegen ist es bei *Coelogyne cristata* im Gegensatz zu allen anderen Antheren mehr als einschichtig.

Stärke in Antheren.

Stärke kommt in grosser Menge im Konnektiv der geöffneten Antheren von *Brunfelsia eximia* vor. Besonders auffallend ist aber der Stärkegehalt bei den dicht mit Stärkekörnern erfüllten Zellen der Antherenwand der poriziden *Azalea pontica*. Merkwürdig ist dies vor allem deshalb, weil die Stärke nicht wieder aufgelöst, sondern mit den vertrockneten Antheren abgeworfen wird, eine Materialverschwendung, die doch in der Natur nicht gerade häufig ist.

Die vorliegende Arbeit wurde in dem Botanischen Institut der Universität Berlin angefertigt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. S. Schwendener für seine gütige Unterstützung auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Colling Jakob F.

Artikel/Article: [Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel 275-328](#)