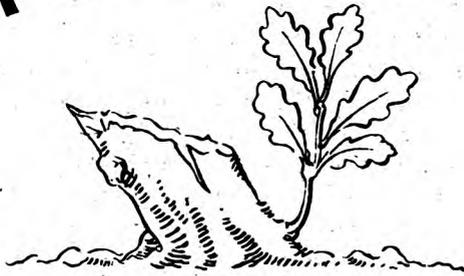


580.5
BOA
v. 18

2-8-28 13

BOTANISCHES ARCHIV



ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE BOTANIK.
HERAUSGEBER DR. CARL MEZ,
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT
KOENIGSBERG.

18. BAND, HEFT 1-3 AUSGEGEBEN AM 1. APRIL 1927.

Verleger und Herausgeber: Prof. Dr. Carl Mez, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt der Zeitschrift betreffenden Zusendungen). - Commissionsverlag: Verlag des Repertoriums, Prof. Dr. Fedde, Berlin-Dahlem, Fabeckstrasse 49 (Adresse für den Bezug der Zeitschrift). - Alle Rechte vorbehalten.
Copyright 1927 by Carl Mez in Königsberg.

Ueber das Verhalten des Antheren-Tapetums
bei einigen Monokotylen und Ranales.
Von PETER CLAUSEN (Kiel).

I. EINLEITUNG.

In seiner Arbeit über „Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Corneliaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monocotylen“ hat TISCHLER (1915) die Ansicht ausgesprochen, dass die Periplasmodiumbildung ein Merkmal sei, dem sicherlich ein systematischer Wert, wenigstens bei den Monocotylen, zukomme. Er betont aber, dass die bis dahin vorliegenden Untersuchungen noch nicht zahlreich genug seien, um diese Frage zu beantworten. Infolgedessen scheint in letzter Zeit die Aufmerksamkeit verschiedener Forscher auch auf dieses anatomische Merkmal gelenkt worden zu sein. Es liegt eine Arbeit vor aus dem Jahre 1925 (Upsala), in der SVENSSON STENAR unter ausführlicher Angabe der einschlägigen Literatur die Basis für die Beantwortung der oben gestellten Frage skizziert und erweitert hat.¹⁾ Auch mir war anfänglich die Aufgabe gestellt, an der Verbreiterung der Beobachtungsbasis mitzuarbeiten und dabei besonders auf das Verhalten einiger seltener zugänglicher Familien der Monocotylen zu achten. Doch hat sich meine Arbeit im Laufe ihres Fortschreitens nach einer anderen Richtung hin entwickelt. Es zeigten sich nämlich bei dem Studium des Verhaltens der Tapetenzellen der verschiedenen Familien eigenartige Mannigfaltig-

1) Infolge dessen werde ich nicht nochmals auf die jeweilige Literatur bei den einzelnen Pflanzen verweisen.

keiten, die sich durch ihren Verlauf als für die betreffenden Einheiten charakteristische erwiesen. Damit hat die Untersuchung aber nur scheinbar eine Verschiebung gegenüber dem eingangs erwähnten Problem erfahren, da die Grundlage für die Systematik durch feinere Unterschiede in den Merkmalsformen vertieft und gefestigt wird.

In einer Arbeit aus dem Jahre 1923 „Über das Verhalten des Antheren-Tapetums einiger Pflanzen“ von SCHNARF wird einleitend ausgeführt, dass nach HANNIG, BONNET, JUEL, GOEBEL, TISCHLER u. a. zwei Haupttypen des Tapetums zu unterscheiden sind. Es sind dies das Sekretionstapetum (GOEBEL) und das amöboide Tapetum. Bei letzterem lösen sich die Zellwände zum Teil auf, und die Zellinhalte, sowohl das Cytoplasma als auch der Zellkern, dringen zwischen die sich ausbildenden Mikrosporen hinein. So wird ein einheitliches Syncytium gebildet, das den Namen Periplasmodium trägt. Dabei können die Zellkerne frühzeitig degenerieren oder längere Zeit erhalten bleiben. In letzterem Fall sieht TISCHLER das Kennzeichen eines echten Periplasmodiums. Bei dem Sekretionstapetum dagegen werden die Zellwände nicht aufgelöst. Das Tapetum bleibt bis zur Vollausbildung der Mikrosporen erhalten; dann verschwindet es. Als Beispiel für ein Sekretionstapetum führt SCHNARF auf Grund eigener Untersuchungen *Lilium martagon* L. an. Er hat an der nach innen grenzenden freien Wand, und zwar an der dem Innenraum des Antherenfaches zugewendeten Seite kugelige Verdickungen festgestellt. Unabhängig von dieser Arbeit wurden diese gelblichen Kügelchen auch von mir beobachtet, aber nicht nur an der Innenwand des Tapetums, sondern auch jedes fertige Pollenkorn umgebend. Auf Grund einer brieflichen Mitteilung wurde dieselbe Beobachtung auch von v. UBISCH gemacht. Ein „echtes“ Periplasmodium wird unter Bezugnahme auf TISCHLER angegeben für die Helobier, die Araceen, die Lemnaceen und die Commelinaceen.

Das Material für meine Untersuchungen lieferten ausser den botanischen Gärten in Kiel und Hamburg die Wasserpflanzenzüchtung von NIEMAND in Quedlinburg und die Flora der Provinz. Als Fixierungsflüssigkeit hat sich das CARNOYsche Alkohol: Eisessig - Gemisch (4 : 1) gut bewährt. Die Dicke der Schnitte betrug ca. 10 μ . Gefärbt wurde mit Eisenhaematoxylin. Als sich bei den verschiedenen Gewächsen Unterschiede in der Ausbildungsweise des Periplasmodiums zeigten, wurde nach Stadien gesucht, die geeignet erschienen, im Zusammenhang mit den bereits gefundenen zu Entwicklungsreihen zusammengestellt zu werden. Ein Vergleich der erhaltenen Entwicklungsreihen führte dann weiter zur Aufstellung gewisser Entwicklungstypen des Periplasmodiums. Um einen Anhalt für die Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien zu haben, wurden dieselben in Parallele gestellt zur Entwicklung der Pollenmutterzelle vom Ruhestadium bezw. der Synapsis bis zum fertigen Pollenkorn. Für die Untersuchungen der einzelnen Spezies wurde, wenn irgend möglich, Material verschiedener Standorte gewählt. In einigen Fällen konnte Materials mangels wegen ein einigermaßen sicheres Ergebnis nicht gewonnen werden.

2. BEOBACHTUNGEN.

Die Reihenfolge der untersuchten Objekte mag sich anlehnen an die Einteilung der Monocotylen, wie sie bei WETTSTEIN zu finden ist.

Sagittaria sagittifolia L. (Fig. 1-5).

Zur Zeit der Synapsis der Pollenmutterzellen zeigen die Tapetenzellen des einschichtigen Tapetums einen quadratischen Querschnitt. Der Kern ist rund und scharf gegen das Cytoplasma abgegrenzt. Chromatinfäden durchziehen in einem dichten Netz das Kerninnere, infolgedessen heben sich die Nucleolen nicht scharf abgegrenzt von dem übrigen Kerninhalt ab. Die eben dargelegten Formverhältnisse lassen im Stadium der ersten Reifungsteilung keine wesentliche Veränderung erkennen. Erst mit der zweiten Reifungsteilung nehmen die Kerne der Tapetenzellen eine mehr elliptische Form an. Die Längsaxe ist in das In-

ner des Pollenfaches gerichtet. Die jungen Pollenkörner liegen noch von einer gemeinsamen Hülle umgeben in Tetraden beieinander, doch fangen Kern und Plasma schon an, sich abzurunden. Eine stark in die Augen fallende Formveränderung findet erst statt im Stadium des jungen Pollens, wenn die Pollenkörner sich vollständig abgerundet haben und aus dem Tetradenverbände ausgetreten sind. Kern und

Nucleolen des Pollens sind stark färbbar. Jetzt schiebt sich das Plasma jeder einzelnen Tapetenzelle in Form einer Plasmazunge in das Innere des Pollenfaches vor. Ein seitliches Zusammenfließen dieser Zungen oder von Teilen derselben findet nicht statt. Die Individualität der einzelnen Zellinhalte bleibt also gewahrt. Die Kerne sind am Rande des Faches in der zu jedem einzelnen gehörenden Plasmamasse liegen geblieben. Das Plasma ist gekörnt, die Kerne sind von Chromatinfäden durchzogen und neigen stark zur Amöboidie. Ein folgendes Stadium zeigt, wie die Plasmazungen die Pollenkörner, die deutlich an Grösse Zugenommen haben, umfließen. Jetzt werden auch die Kerne aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht: sie wandern, die Plasmazungen als Bahnen benutzend, in das Innere des Pollenfaches hinein. Dabei zeigen sie erhebliche Formver-

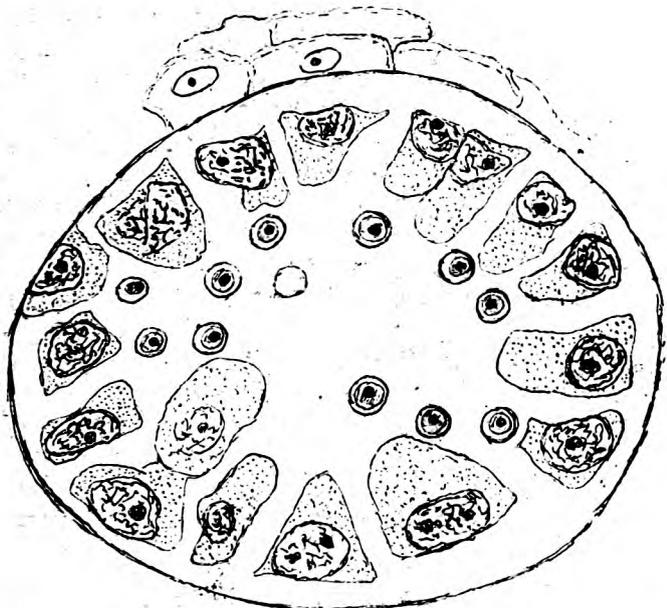


Fig. 1. - 525:1.

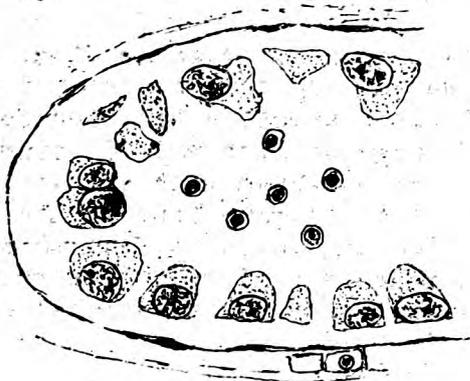


Fig. 2. - 240:1.

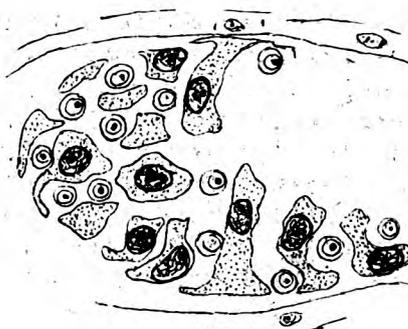


Fig. 3. - 240:1.

änderungen, die allgemein dahin charakterisiert werden können, dass die Kerne sich radial strecken und im übrigen ihre Form den Raumverhältnissen der von ihnen benutzten Plasmabahnen anpassen. Eine aktive Bewegung der Kerne ist nicht wahrscheinlich, vielmehr scheinen Plasmaströmungen vorzuliegen, wie andere Fälle sie noch deutlicher vermuten lassen. Die bisher gewährte Individualität der Plasmamassen wird jetzt aufgegeben. Es bildet sich ein die Pollenkörner umgebendes Periplasmodium, dem die Tapetenkerne eingelagert sind. Die Pollenkörner übertreffen die Kerne an Grösse. Die Nucleolen sind nicht mehr als Einzelkörper erkennbar, dagegen hebt sich die Kernmembran, aufgefasst als Begrenzungsfläche zwischen Kernmasse und Plasma, noch deutlich von dem umgebenden Plasma ab. Die Kerne liegen in vielen Fällen den Pollenkörnern eng an. Hinsichtlich der Form scheinen die

Kerne stark abhängig zu sein von dem Raum, der ihnen von den wachsenden Pollenkörnern übriggelassen wird. In manchen Fällen scheint es zu einer Durchschnürung des Kerns zu kommen, bezw. zerfällt der Kern in Teilkerne. Wenn die Pollenkörner die Exine ausgebildet haben, ist das Plasma des Plasmodiums deutlich im Schwinden begriffen. Schon vorher liessen sich hin und wieder Lücken im Plasma fest-

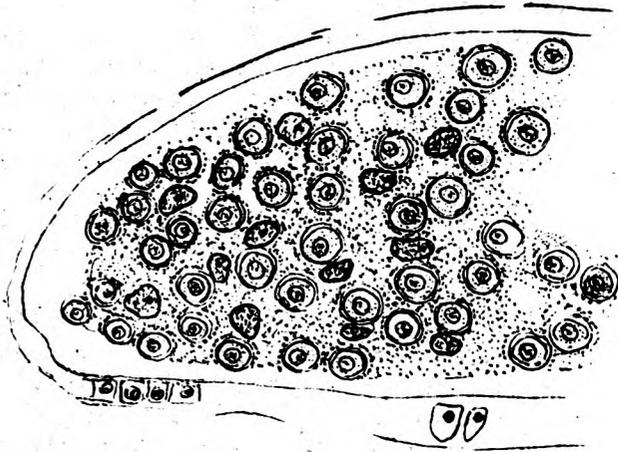


Fig. 4. - 240:1.

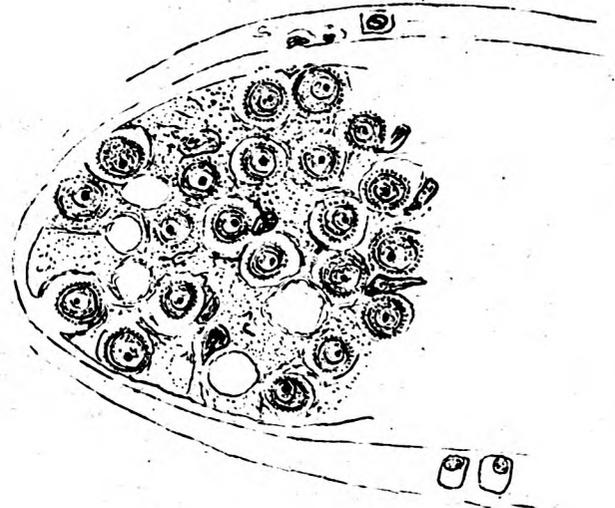


Fig. 5. - 240:1.

stellen, die nun an Zahl und Grösse zunehmen. Auch die Kerne lassen den Fortschritt der Degeneration erkennen, indem die Chromatinsubstanz in Fetzen zerfällt, die immerhin verblassen. Schliesslich ist der ganze Innenraum des Pollenfaches frei von Plasma und Kernen. Die zweikernigen Pollenkörner sind fertig.

Aus der Gattung *Sagittaria* wurde noch *Sagittaria montevidensis* Cham. untersucht. Es ergaben sich ganz ähnliche Bilder, sodass angenommen wurde, dass die Entwicklung im grossen und ganzen denselben Verlauf nimmt. - Die oben beschriebenen Verhältnisse bei *Sagittaria sagittifolia* ergaben sich beim Studium von Pflanzen, die in Marschgräben gewachsen waren. An Objekten, die von weniger kräftigem Boden stammten, zeigten sich kleine Abweichungen. Doch konnte bisher nicht entschieden werden, ob und wie weit mit den angedeuteten Zusammenhängen tatsächlich die ursächlichen Beziehungen berührt werden, d. h. ob ernährungsphysiologische Verhältnisse von Einfluss auf das Verhalten der Tapetenzellen sein können.

Alisma plantago L.

zeigte im Stadium der Kernplatte der ersten Reifungsteilung ein einschichtiges Tapetum. Die Tapetenzellen haben ihre grösste Ausdehnung in der Tangente des Pollenfaches. Ihr Plasma ist mit Vacuolen durchsetzt, die nicht am den Kern herantreten. Der Kern zeigt eine erheblich stärkere Färbbarkeit als das Cytoplasma. Er ist in der Längsrichtung der Zelle gedehnt. In der Kernmasse ist eine starke Anhäufung von Chromatinkörnchen feststellbar, die ziemlich gleichmässig verteilt sind. Der Nucleolus ist am stärksten gefärbt; doch reicht die Intensität der Färbung nicht heran an die der Chromosomen in den sich teilenden Pollenmutterzellen. Erst wenn die jungen Pollenkörner aus dem Tetradenverbände ausgetreten sind und sich abgerundet haben, zeigt sich die Aktivität des Tapetums. Wie bei *Sagittaria* schiebt sich das Plasma jeder einzelnen Tapetenzelle in das Pollenfach vor. Später wandern auch die Kerne auf den durch das Cytoplasma geschaffenen Bahnen hinein. Die Pollenkörner werden vom kernhaltigen Plasma

umflossen und von ihm eingeschlossen. Es kommt also auch bei *Alisma plantago* im Gegensatz zu bisherigen Angaben (TISCHLER 1915), die nur die früheren Stadien berücksichtigten, zur Bildung eines typischen Periplasmodiums. In den heranwachsenden Pollenkörnern ist der Kern zentral gelegen. Die Kerne des Periplasmodiums erfüllen in vielen Fällen die Lücken zwischen den an manchen Stellen gedrängt liegenden Pollenkörnern. Sie haben eine sehr stark unregelmässige Gestalt. Ihr Chromatingehalt ist durch eine intensive Färbbarkeit gekennzeichnet. Das Chromatin ist fein körnchenförmig im Kern verteilt, bzw. sind Chromatinfetzen vorhanden. Der Nucleolus ist deutlich erkennbar. Die fertigen Pollenkörner haben eine unebene Oberfläche. Ihr Kern liegt an der Wand. Im letzten Stadium des Periplasmodiums ist das Plasma sehr stark geschwunden. Es besteht aus lauter Fetzen, nur um die Kerne herum finden sich noch dichtere Partien. Die Kerne legen sich in den meisten Fällen eng an die Pollenkörner an. Sie haben sehr unregelmässige Umrisse. Auch lässt ihre Färbbarkeit mehr und mehr nach. Doch ist ein Zerfallen in Teilkkerne nicht festgestellt worden. Die Nucleolen bleiben bis kurz vor dem vollständigen Verschwinden von Kernen und Plasma gut erkennbar erhalten

Butomus umbellatus L. (Fig. 6 - 9.).

In der Synapsis der Pollenmutterzellen sind die Kerne des einschichtigen Tapetums in der Richtung auf das Innere des Pollenfaches etwas in die Länge gezogen, so dass sie im Querschnitt länglichrund erscheinen. Während der beiden Reifungsteilungen nehmen die Tapetenzellen ausserordentlich stark an Volumen zu. Schon

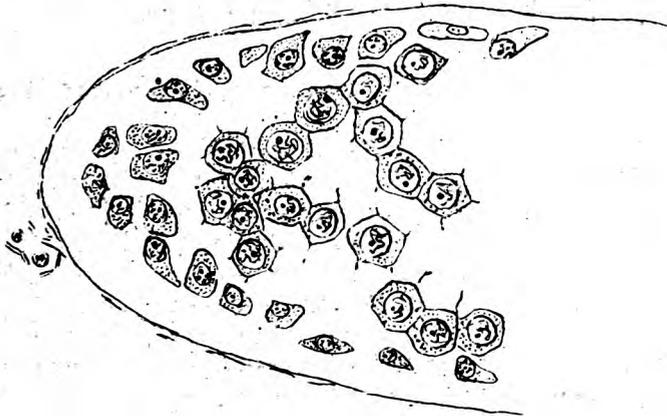


Fig. 6. 240:1

während des Tetradenstadiums schieben sich die Plasmamassen ins Innere des Pollenfaches vor; aber erst im Stadium des jungen Pollenkorns dringt das Plasma sehr energisch in das Pollenfach hinein. Jetzt findet auch ein seitliches Zusammenfließen des Plasmas statt. Die weit ins Innere vorgeschobenen Zungen sind aus Plasma gebildet, das nicht einer einzelnen Tapetenzelle entstammt,

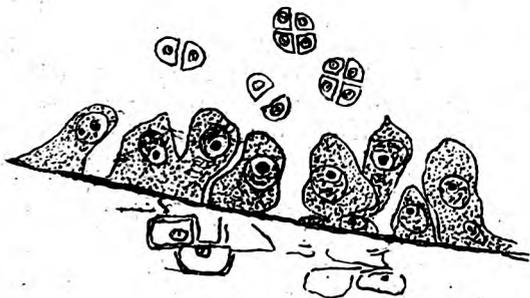


Fig. 7. 240:1.

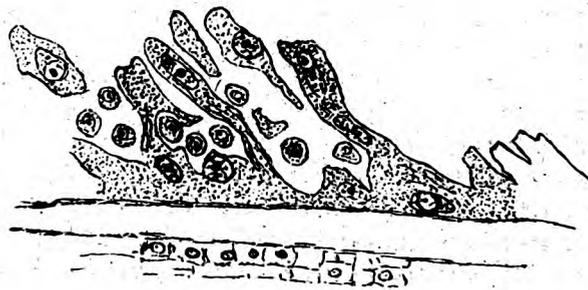


Fig. 8. 240:1.

sondern ihr Plasma resultiert aus dem mehrerer Zellen. Damit steht im Zusammenhang, dass auf einer und derselben Plasmabahn nicht nur ein Kern, wie bei

Sagittaria, sondern deren mehrere ins Fachinnere hineinbewegt werden. Gewisse fadenförmige, parallel zueinander verlaufende Strukturlinien erstrecken sich in der Längsrichtung der Plasmazungen. Ihrem Aussehen nach erinnern sie an Stromlinien in bewegten Flüssigkeiten. Sie lassen darum das Vorhandensein von Strömungen im Plasma vermuten. Besonders leicht sind diese Strukturen wahrzunehmen an engen Stellen, wie sie beim Durchtritt des Plasmas zwischen Pollenkörnern entstehen. Wenn die Kerne solche Stellen passieren, sind sie stark deformiert. Sie sind zu einem schmalen Band ausgezogen, nahmen aber nachher wieder eine kugelige Form an. Sogar der Nucleolus zeigt gegebenenfalls entsprechende Formveränderungen. Im Innern des Faches fließen die Plasmamassen zusammen und bilden ein Periplasmodium.

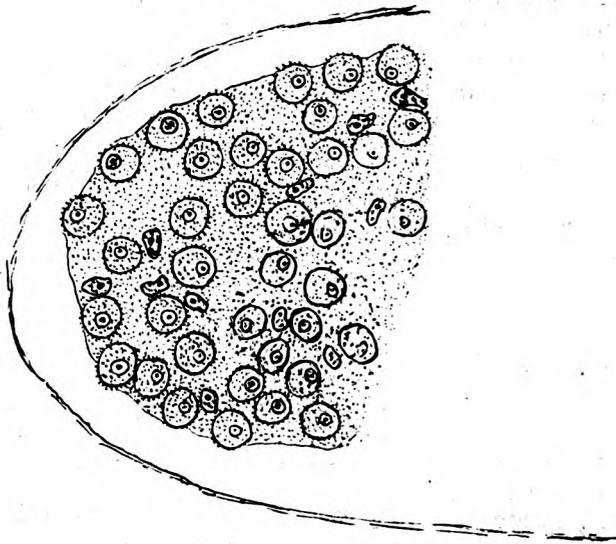


Fig. 9. 240:1.

Das einschichtige Tapetum setzt sich aus einkernigen Zellen zusammen. Bis zum Tetradenstadium des Pollens haben die Tapetenzellen stark an Volumen zugenommen. Nachdem die Tetraden verschwunden sind, und die jungen Pollenkörner sich vollständig gerundet haben, schicken die voneinander isoliert liegenden Tapetenzellen eine oder gleichzeitig mehrere schmale Plasmazungen ins Innere des Pollenfaches hinein. Diese Zungen sind selbst dann noch gegeneinander isoliert, wenn die Pollenkörner eine mit „Härchen“ versehene Exine ausgebildet haben. Die Plasmazungen sind oft im Verhältnis zum Durchmesser der Tapetenkerne sehr schmal. Dennoch findet ein Einwandern der Kerne statt. Der Kern zerfällt nämlich in mehrere kleine Kerne, die dann einzeln auf der Plasmabahn vorwärts bewegt werden. Die Vorstufen der Kernfragmentation liessen sich gut feststellen. Die Tapetenkerne sind in diesem Stadium gleichmässig gefärbt; ihr Inhalt erscheint granuliert. Die Kerne des jungen Pollens haben eine ähnliche Struktur; aber ihre Färbbarkeit ist weniger intensiv. Im weiteren Verlauf der Entwicklung sind die typischen Degenerationserscheinungen eines Periplasmodiums zu beobachten. - Die Bilder von *Limnocharis* erinnern stark an die von *Sagittaria* und zwar von solchen Exemplaren, die auf weniger kräftigem Boden gewachsen waren. (Fig. 10 und 11.). Bei *Limnocharis* handelt es sich um Untersuchungsmaterial aus Gewächshauskulturen.

Dies dauert noch an, wenn die Pollenkörner mit einer deutlich erkennbaren Exine versehen sind. Nach und nach verlieren Nucleolen und Kerne an Intensität der Färbbarkeit. Erstere verschwinden schliesslich ganz. Das Chromatin der Kerne bildet Flocken und Fetzen. Die Kernwandung hebt sich von dem umgebenden Plasma, das sich mehr und mehr auflockert, immer weniger ab. Im Endstadium sind nur noch die fertigen Pollenkörner vorhanden.

Limnocharis Humboldtii Rich.

Stratiotes aloides L. (Fig. 12 - 14.).

Stratiotes hat ein einschichtiges Tapetum, welches sich aus einkernigen Tapetenzellen zusammensetzt. Im Ruhestadium ist in den Pollenmutterzellen neben dem Nucleolus sehr oft ein kleines, rundes, stark färbbares Gebilde zu beobachten, das man als „Neben-nucleolus“ bezeichnen könnte. Er liegt regelmässig dem

Nucleolus an, ist aber deutlich von ihm zu unterscheiden. Erst nach dem Tetradenstadium dringen die Plasmamassen des Tapetums in Form von Plasmazungen ins Innere des Pollenfaches vor. Dabei fließt das Plasma benachbarter Tapetenzellen am

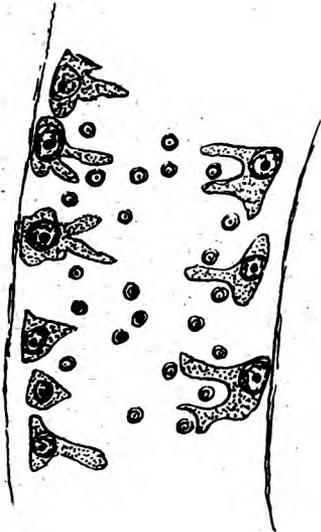


Fig. 10. - 240:1.

Grunde dieser Zungen häufig zusammen. (Fig. 13). Ein und dieselbe Plasmabahn wird, wie bei *Automus*, von einem oder von mehreren Kernen benutzt. Auch bei *Stratiotes* lassen sich Deformationen der Kerne beim Passieren enger Stellen, sowie Strömungsstrukturen im Plasma feststellen. Im Stadium der mit stacheliger Exine ausgestat-

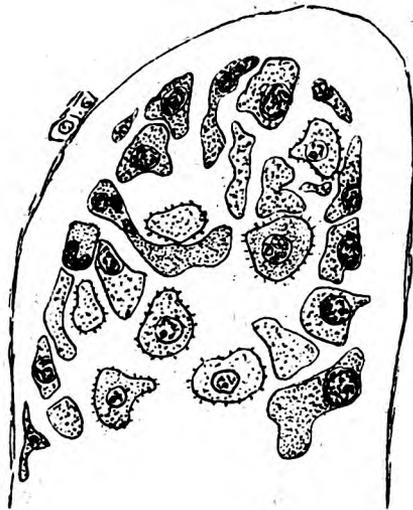


Fig. 11. - 240:1.

teten Pollenkörner macht sich im Periplasmodium ein Schwinden des Plasma bemerkbar, indem in ihm Lücken auftreten. (Fig. 14). Die im Periplasmodium verteilt liegenden Kerne sind ganz unregelmässig geformt. Sie neigen zur Fragmentation.

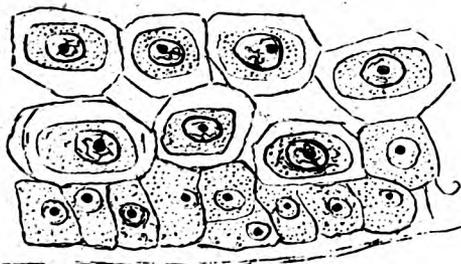


Fig. 12. - 240:1.

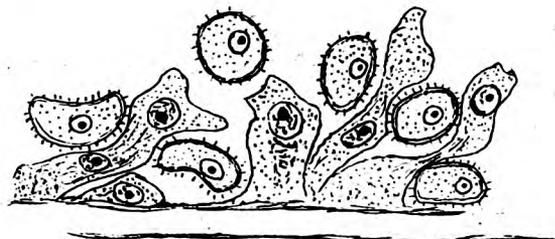


Fig. 13. 240:1.

In den meisten Fällen findet diese denn auch statt: der Kern zerfällt in einige kleinere Teile, die sich wieder abrunden und dicht nebeneinander in der Nähe der Pollenkörner liegen bleiben. Die Kerne verblassen mehr und mehr und schliesslich verschwinden sie ganz. Dasselbe gilt von den noch vorhandenen Plasmaresten. Die Pollenkörner von *Stratiotes* sind einkernig; doch sind häufig zwei Nucleolen feststellbar.

Hydrocharis morsus ranae L. (Fig. 15 - 17).

Hydrocharis hat im Stadium des einkernigen Pollenkorns ein ausgeprägtes Periplasmodium. (Fig. 15). Die Form der Kerne wird sehr stark beeinflusst von den Zwischenräumen zwischen den Pollenkörnern. In vielen Fällen werden sie stark ge-

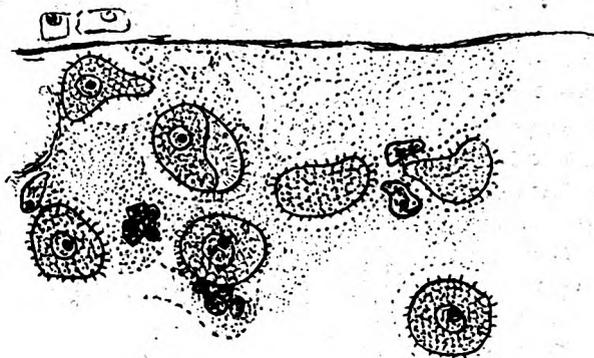


Fig. 14. - 240:1.

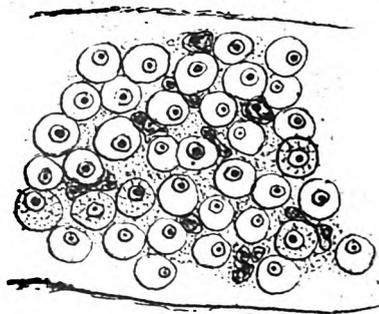


Fig. 15. - 240:1.

dehnt. Ja, unter dem Einfluss des Wachstums der Pollenkörner und der damit im Zusammenhang stehenden Raumverengung werden sie in mehrere Teile zertrennt. Nur die Kerne, die am Rande des Pollenfaches liegen geblieben sind, haben ihre Kugelform beibehalten, abgesehen von einigen geringen Ausbuchtungen. Der Chromatingehalt der Kerne ist bedeutend. Doch erfüllt die färbbare Substanz nicht mehr einheitlich den Kernraum. Es kommt vielmehr zur Bildung von Chromatinfasern und -fetzen. Das Tapetum besteht auch hier aus sehr grossen Zellen. (Fig. 16). Die Kerne sind entsprechend stark voluminös und sehr chromatinhaltig. Es liess sich sehr klar die Selbstständigkeit der Tapetenzellen beobachten und zwar an Schnitten, welche das Tapetum in der Aufsicht zeigen. (Fig. 17). Die Kerne wandern erst nach dem Tetradenstadium des jungen Pollens ein.

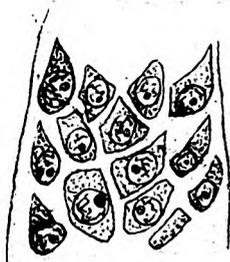


Fig. 16. - 240:1.

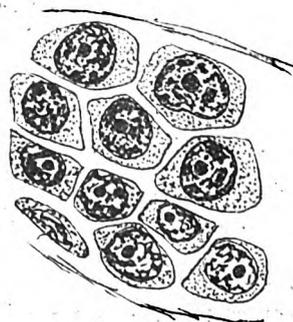


Fig. 17. - 240:1.

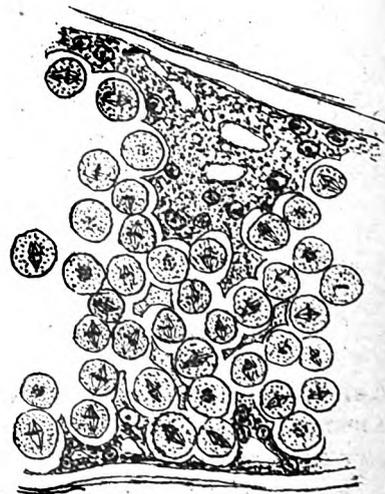


Fig. 18. - 240:1.

Triglochin maritima L. (Fig. 18 - 19).

Bei *Triglochin* kommt es während der Reifungsteilungen der Pollenmutterzellen zur Ausbildung eines randlichen Symplasten, indem die Tapetenzellen ihre Inhalte zusammenfliessen lassen. (Fig. 18). An Stellen, wo die Pollenmutterzellen verhältnismässig weit vom Rand des Pollenfaches entfernt bleiben, ist es zur Bildung eines zwei- bis mehrschichtigen Tapetums gekommen. Im Plasma bilden sich sehr bald Vakuolen, die sich späterhin bedeutend vergrössern. Schon vor der ersten Reifungsteilung ist Plasma zwischen die Pollenmutterzellen getreten. Die Kerne wandern später ein. Gesonderte Plasmabahnen in Form von Plasmazungen oder ähnlichem sind nicht erkennbar. Sowohl Kerne als Plasma sind stärker färbbar als die entsprechenden Teile des in Entwicklung begriffenen Pollens. Doch ist die Differenz der Färbbarkeit zwischen Kernen und Plasma des sich bildenden Periplasmodiums nicht erheblich. Die Kerne heben sich hauptsächlich durch ihre verstärkten Konturen und den Nucleolus vom umgebenden Plasma ab. Erst im Stadium des zweikernigen Pollenkorns mit deutlich ausgebildeter Exine schwindet das Periplasmodium, ohne dass eine vorangegangene Kernfragmentation festzustellen war. (Fig. 19).

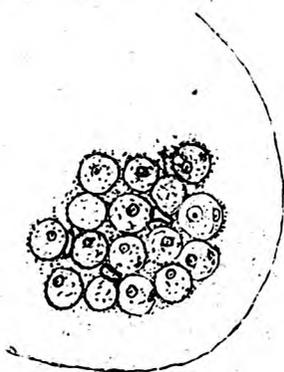


Fig. 19. - 240:1.

Im Stadium der Pollentetraden liegen die Zellen des einschichtigen Tapetums scharf gegeneinander abgegrenzt am Rande des Pollenfaches. Die Tapetenzellen sind einkernig. Der Kern ist rund. Ausser einem intensiv gefärbten Nucleolus sind im Kernraum Chromatinkügelchen, -fäden und -körnchen erkennbar. Das Plasma des Tapetums ist leicht vakuolisiert. Später fliessen die Plasmamassen der Tapetenzellen seitlich zusammen, Plasmastränge schieben sich ins Innere des Faches vor, auf denen die Kerne befördert werden. Noch im Stadium der mit deutlicher Exine ausgestatteten Pollenkörner dauert das Periplasmodium an. Die Kerne zeigen die mannigfaltigsten Formen und zerfallen oft in Teilkern. Schliesslich verlieren sie immer mehr an Intensität der Färbung und endlich ist weder von ihnen noch vom Plasma eine Spur mehr vorhanden.

Potamogeton natans L. (Fig. 20 - 24).

Im Ruhestadium sind die Pollenmutterzellen im Gegensatz zu den Tapetenzellen auffallend gross. Letztere haben jedoch noch grössere Kerne als die somatischen Zellen. (Fig. 20). In den Tapetenkernen sind meist zwei grosse Nucleolen vorhanden. Während der Synapsis der Pollenmutterzellen wurde ein ein- bzw. zweischichtiges Tapetum festgestellt. Die Tapetenzellen sind mitunter mehrkernig und haben in ihrem Plasma grössere und kleine Vakuolen. Die Stellen, wo die Pollenmutterzellen Lücken freilassen, werden von Tapetenzellen angefüllt, so dass hier eine Anhäufung derselben festgestellt werden konnte. Plasma und Kern sind im Verhältnis zu den Pollenmutterzellen stark färbbar; dagegen tritt in dieser Hinsicht ein Unterschied zwischen Kernen und Plasma nicht so stark hervor. Im Tetradenstadium der Pollenkörner schicken die zu einer Art Plasmaring zusammengeflossenen Inhalte der Tapetenzellen kernfüh-

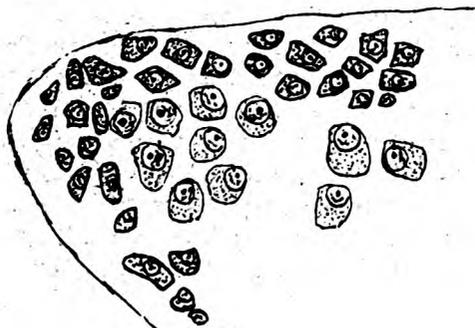


Fig. 20. - 240:1.

zu einer Art Plasmaring zusammengeflossenen Inhalte der Tapetenzellen kernfüh-

rende Plasmastränge ins Fachinnere vor. (Fig. 21). Die jungen, sich abrundenden Pollenkörner treten auseinander, und es bildet sich ein Periplasmodium. (Fig. 22). Während das Plasma bis auf winzige Reste verschwunden ist, liegen noch stark färbare Kernreste den Pollenkörnern an, die sich zur Kernteilung anschicken. (Fig. 23 und 24).

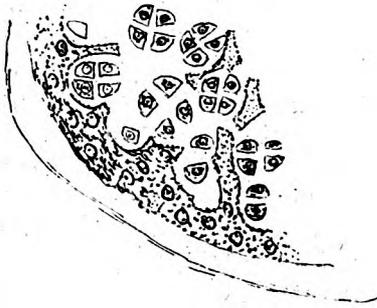


Fig. 21. - 240:1.

Die bisher beschriebenen Objekte entstammen sämtlich der ersten Reihe der Monocotylen, den *Helobiales* (nach WETTSTEIN). Von ihnen gilt, dass sie samt und sonders ein Periplasmodium haben. In der Entwicklung desselben zeigen sich Unterschiede, die wenigstens als neues anatomisches Merkmal in der Systematik Verwendung finden können.

Von Angehörigen der Liliifloren wurden untersucht einige *Allium*-Arten, *Asparagus officinalis* L., *Majanthemum bifolium* Schmidt, *Convallaria majalis* L. Nirgends wurde ein Periplasmodium gefunden. Lebhaftere Kernteilungen im Tapetum hingegen lassen auf die Bedeutung dieser Zellschicht schliessen. (s. Fig. 25, *Lilium martagon*).



Fig. 22. - 240:1.

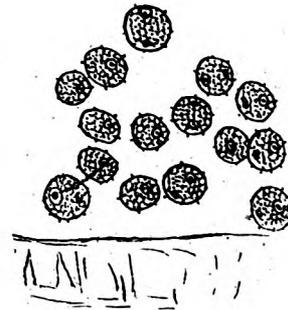


Fig. 24. 240:1.

Vellozia sp.

zeigt ein Tapetum, das den Eindruck einer frühzeitigen Degenerierung macht, da eine scharfe Begrenzung der Kerne und ihre Färbbarkeit sehr bald erheblich nachlassen. Infolgedessen ist ein Periplasmodium nicht zu erwarten. Die Pollenmutterzellen sind durch sehr deutlich sichtbare Wände gegeneinander abgetrennt. Cytoplasma, Kern und Nucleolus zeigen in der Färbbarkeit bzw. in ihrer Form keinerlei Abweichung von der Norm, sodass das vorhin erwähnte Verhalten des Tapetums dieser Zellschicht im entsprechenden Stadium eigentümlich zu sein scheint. Leider stand nur sehr wenig Untersuchungsmaterial zur Verfügung. Darum waren die sonst geübten umfassenderen Kontrollen und Vergleiche vorläufig nicht möglich.

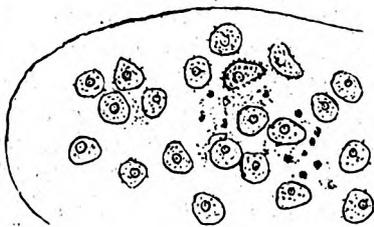


Fig. 23. 240:1.

Von den Iridaceen wurde

Iris pseudacorus L. (Fig. 26 und 27)

untersucht. Schnitte, in welchen das Tapetum in der Aufsicht freigelegt ist, (Fig. 26), lassen erkennen, dass die deutlich voneinander getrennt liegenden Tapetenzellen sehr gross sind. Ausserdem zeichnen sie sich aus durch eine überaus starke Vermehrung der Kernsubstanz. Dieser Anreicherung scheint eine wiederholte

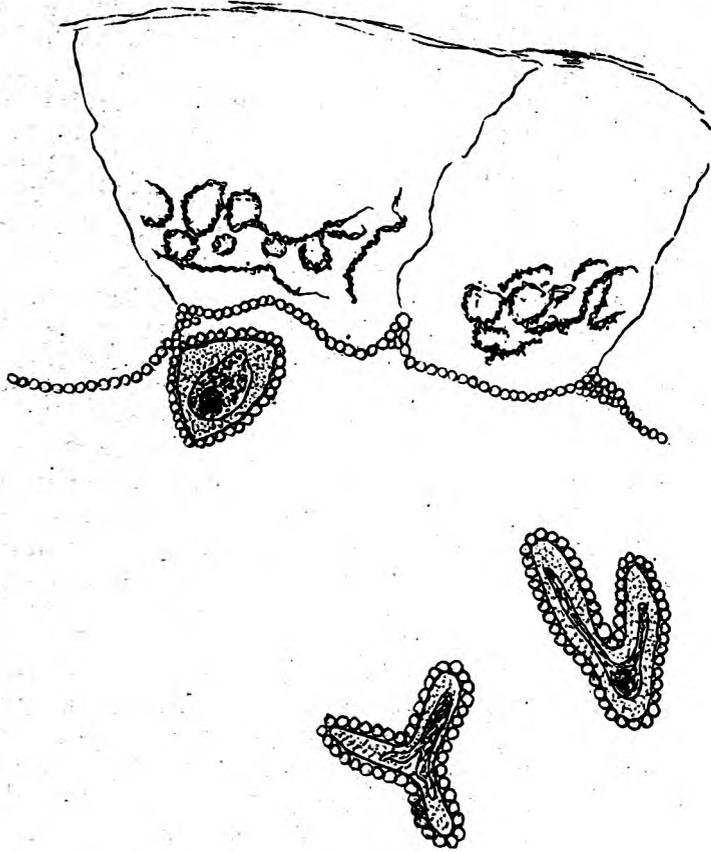


Fig. 25. - 240:1.

Die Kerne haben einen kreisrunden Querschnitt und einen zentralgelegenen Nucle-

Teilung des Kerns parallel zu gehen, die wir uns wohl als Mitose vorstellen dürfen. Dann aber muss eine Verschmelzung dieser neugebildeten Kerne einsetzen, so dass Bilder wie die vorliegenden entstehen. Innerhalb der gesamten Kernmasse sind einzelne rund abgegrenzte Bezirke erkennbar, die je ein zentral gelegenes Kernkörperchen enthalten. Es wurden in den einzelnen Tapetenzellen 25 - 38 Bezirke dieser Art gezählt. (Fig. 27). Im Stadium des fertigen, zweikernigen Pollens ist ein schmaler Streifen, bestehend aus den Resten des Tapetums, an der Wand des Pollenfaches erkennbar. Einzelheiten lassen sich nicht mehr unterscheiden, ausser dass hin und wieder einmal in dafür günstiger Lage ein ganz verblässer Kernrest erkennbar ist.

Von den Juncaceen wurden *Luzula campestris* DC. und *Luzula pilosa* Willd. (Fig. 28) untersucht. Das Tapetum ist einschichtig. Es liegt bandförmig am Rand des Pollenfaches. Die einzelnen Tapetenzellen sind isodiametrisch.

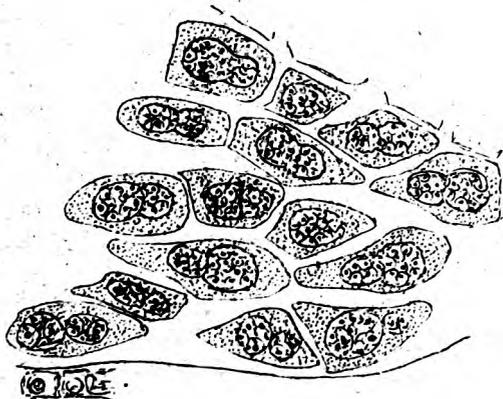


Fig. 26. - 240:1.

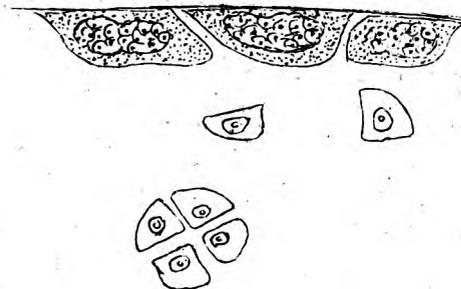


Fig. 27. - 240:1.

olus. Kerne und Plasma des Tapetums differieren hinsichtlich ihrer Färbbarkeit sehr wenig; nur die Nucleolen färben sich intensiv dunkel. Das Cytoplasma enthält kleine Vakuolen. Im Verhältnis zu den Pollenmutterzellen sind die Zellen des Tapetums klein; entsprechendes gilt von den Kernen. Schon im Tetradenstadium ist das Tapetum vollständig verschwunden. Das fertige Pollenkorn lässt einen vegetativen und zwei generative Kerne erkennen.

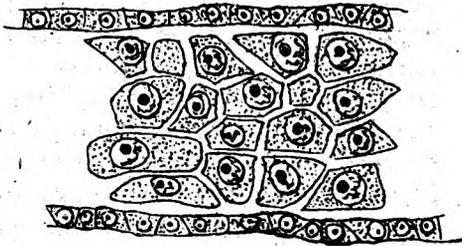


Fig. 28. - 240:1.

petenzellen zeigte nie die Tendenz, ins Innere des Pollenfaches vorzudringen. Die Kerne sind verhältnismässig klein. Dasselbe gilt auch von den Tapetenzellen selber. Das Plasma und die schwach amöboiden Kerne sind nicht stark färbbar.

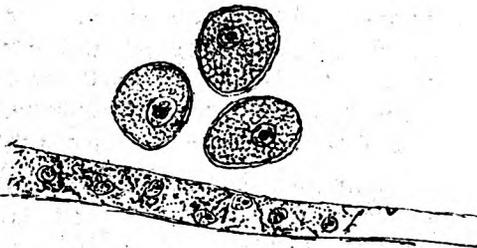


Fig. 29. - 240:1.

Von der zur Reihe der Enantioblasten gehörenden Familie der Commelinaceen wurden zwei *Tradescantia*-Arten untersucht. *Tradescantia virginica* L., von der das Vorkommen eines Periplasmodiums schon länger bekannt ist, und *Tradescantia fluminensis* Vell. (Fig. 30 und 31). Schon während der Reifungsteilungen wandern Plasma und Kerne des Tapetums ins Pollenfach hinein. Dabei verlieren die einzelnen Tapetenzellen sehr bald ihre Individualität, indem die Zellinhalte miteinander zusammenfliessen, und von diesem so entstandenen Symplasten kernführende Plasmastränge nach innen vorgeschoben werden. Bemerkenswert ist auch hier die verhältnismässig starke Färbbarkeit des aus dem Tapetum stammenden Plasmas und der zugehörigen Kerne im Gegensatz zu den Pollenmutterzellen und ihren Teilungsprodukten. Die Pollentetraden werden als Ganze vom Periplasmodium eingeschlossen. Erst wenn die Mikrosporen sich abrunden und auseinandertreten, dringt das kernführende Plasma auch zwischen die jungen Pollenkörner hinein. Die Kerne des Plasmodiums neigen nicht zum Zerfall in Teilkerne. Sie verlieren sehr bald ihren Chromatingehalt und liegen als blass, schwach unregelmässig gestaltete Gebilde im Plasma, das noch eine gewisse Anreicherung von Chromatin enthält, allerdings in Form von Fetzen und Körnchen. Die Nucleolen sind nur noch angedeutet. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien hat die Färbbarkeit des Plasmas stark nachgelassen. Demgegenüber zeigen sich Kerne und Nucleolen des Pollens stärker tingiert. Im Endstadium ist das Pollenfach frei.

Bezüglich der vierten Reihe der Monocotylen, der *Cyperales* konnte das Fehlen eines Periplasmodiums konstatiert werden. Es wurden untersucht *Carex stricta* Good. und *Kyllingia triceps* Rottb. Bei *Carex stricta* ist das Plasma der Tapetenzellen zur Zeit der ersten Reifungsteilung stark vakuolisiert. Die Zellen sind durch schwache Wände umschlossen. Der Kern hat keine scharf wahrnehmbaren Umrisse. Er wird markiert durch eine Anhäufung von Chromatinkörnchen. Irgendwelche Strukturen in der Anordnung des Chromatins sind nicht erkennbar; selbst die

sonst so häufige Fadenstruktur fehlt. Das Tapetum bleibt einkernig. Die Pollenmutterzellen von *Carex* sind sowohl was ihr Plasma anbelangt als auch bezüglich ihrer Kernsubstanz stärker färbbar als das Tapetum. Bei fortschreitender Entwicklung nimmt die Vakuolisierung des Plasmas der Tapetenzellen zu, die Färbbarkeit dagegen geht noch mehr zurück. Besonders verliert der Kernraum auffallend an

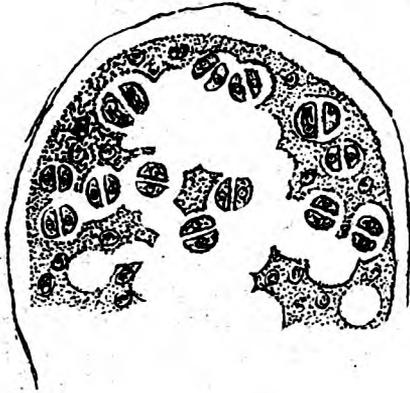


Fig. 30. - 240:1.

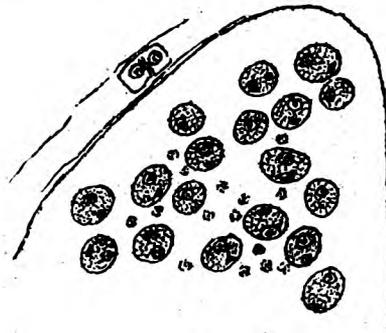


Fig. 31. - 240:1.

Chromatingehalt. Doch ist der Nucleolus noch lange als verblässendes Körperchen gut erkennbar. Vom Tetradenstadium ab zerfällt das Tapetum, und schliesslich schwindet es ganz. Im Einkernstadium des Pollens liegt dem Nucleolus ein kleineres, rundes Körperchen an, ein ähnliches Gebilde, wie es in den Pollenmutterzellen von *Stratiotes* als „Neben-nucleolus“ erwähnt wurde. Das fertige Pollenkorn ist dreikernig. Im Verlauf der Reduktionsteilungen der Pollenmutterzellen wurden für *Carex stricta* 39 Chromosomen gezählt.

Bei *Kyllingia triceps* liegen die Tapetenzellen im Ruhestadium der Pollenmutterzellen deutlich gegeneinander abgegrenzt, dünnen Platten gleich, an ihrem Entstehungsort. Das Tapetum ist einschichtig, die einzelnen Zellen desselben einkernig. Der Kern hat entsprechend der Form der Tapetenzellen seine grösste Ausdehnung in tangentialer Richtung. Von der Synapsis ab durch die Reifungsteilungen der Pollenmutterzellen hindurch findet eine Kernvermehrung im Tapetum statt. Auch zeigen die Kerne meistens mehrere Nucleolen. Aber schon kurz nach den Pollentetraden schwindet das Tapetum, so dass es nicht zur Ausbildung eines Periplasmodiums kommt.

Von der fünften bis siebenten Reihe der Monocotylen (nach WETTSTEIN), den *Glumiflorae*, *Scitamineae* und *Gynandreae* wird keine Periplasmodienbildung angenommen. Stichproben, z.B. an *Zea Mays* L., *Dactylis glomerata* L., *Triticum repens* L., *Hordeum distichum* L., *Secale cereale* L., *Musa rosacea* Jacq., *Canna indica* L. geben auch keine Anzeichen für ein gegenteiliges Verhalten.

Von den zur achten Reihe, den *Spadiciflorae*, gehörenden Palmen wurden untersucht *Chamaerops humilis* L. und *Chamaedorea Ernesti - Augusti* H. Wendl. Doch waren die Untersuchungen aus Mangel an geeignetem Material nicht umfassend genug, um das Verhalten des Tapetums eingehend zu beschreiben. Es ist anzunehmen, dass eine Periplasmodiumbildung ausbleibt. Dagegen zeigt die dritte Familie der *Spadiciflorae*,

die *Araceae*,

ein ausgedehntes Vorkommen von Periplasmodienbildung. Doch liegen die Verhält-

nisse hier nicht so einheitlich, wie vermutet werden könnte. Das wird gezeigt werden an *Acorus calamus* L. und an *Anthurium Andréanum* Linden. - *Zantedeschia aethiopica* Spreng hat ein typisches Periplasmodium. Im Stadium des fertigen, zweikernigen Pollens sind die Kerne des Periplasmodiums in kleine Teilkerne zerfallen. Auffallend ist die grosse Zahl von Teilkernen, die an manchen Stellen festgestellt werden konnte. Die Höchstzahlen variierten zwischen 20 und 30. Diese verhältnismässig hohe Zahl resultiert daraus, dass schon bei der Einwanderung mehrere Kerne beieinander lagen, die nun bei der Degeneration in Teilkerne zerfallen sind. Ein einheitlicher Plasmakörper erfüllt das Innere des Pollenfaches. Auch *Arum maculatum* L. hat eine typische Periplasmodiumbildung. Bei

Acorus calamus L. (Fig. 32 und 33).

dagegen wurde das vermutete Periplasmodium nicht gefunden. Im Ruhestadium der Pollenmutterzellen ist das einschichtige Tapetum aus allseitig von Wänden umschlossenen Zellen zusammengesetzt. (Fig. 32). Es konnten in den einzelnen Tapetenzellen 2 - 4 Kerne gezählt werden, die nicht aneinander liegen. Plasma und Kerne des Tapetums sind erheblich stärker gefärbt als die entsprechenden Teile der Pollenmutterzellen. Wo die Kerne dicht beieinander liegen, weicht ihr Querschnitt ab von der sonst meist gefundenen Kreisform. Die Kerne der Pollenmutterzellen sind kugelig. Die Nucleolen in den beiden erwähnten Zellarten zeigen eine intensive Färbung. Die Tapetenzellinhalte lassen keinerlei Tendenz, ins Pollenfachinnere vorzudringen, erkennen. Wo sich am Verlauf ihrer Zellwände Vorsprünge feststellen lassen, scheinen diese durch die Raumverhältnisse bedingt zu sein. Bei der ersten Reifungsteilung der Pollenkörner haben sich die Verhältnisse des Tapetums nicht merklich geändert. Dagegen scheinen die Zellwände der Tapetenzellen während der zweiten Reifungsteilung



Fig. 32. - 240:1.

zu schwinden. Im Stadium des ganz jungen Pollens ist von den Zellwänden nichts mehr zu bemerken. Die Inhalte der Tapetenzellen liegen noch am Ort ihrer Entstehung. Sie zeigen eine intensive, aber zwischen Plasma und Kern nicht differenzierte Färbung. Selbst wenn der Pollen fertig ist, liegen die Tapetenzellinhalte noch am Rande des Pollenfaches. Ihre Färbbarkeit hat gegenüber derjenigen der früheren Stadien stark nachgelassen. (Fig. 33). Besonders gilt dies von den Kernen, die nur noch an ihren schwachen Konturen erkennbar sind. - Auch hier vermute ich ernährungsphysiologische Einflüsse als von Bedeutung für die Periplasmodiumbildung, zumal man bei dieser, erst in den letzten Jahrhunderten eingewanderten Pflanze bisher nur vegetative Vermehrung feststellte.

Das eigentümliche Verhalten von *Acorus* war die Veranlassung, das Schicksal des Tapetums bei einer Verwandten, bei *Anthurium* zu studieren.

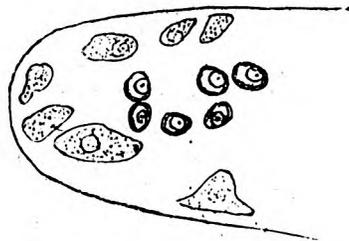


Fig. 33. - 240:1.

Anthurium Andréanum Linden. (Fig. 34 - 37).

Bei beginnendem Auseinanderweichen der Pollentetraden liegen die Tapetenzellen, deren Querwände nicht wahrnehmbar waren, als deutlich erkennbare Einheiten in einem einschichtigen Tapetum nebeneinander. (Fig. 34). Die Tapetenzellen sind mit einem mittelgrossen, runden Kern ausgestattet. Im weiteren Verlauf der Entwicklung bilden die Zellinhalte einen randständigen, ringförmigen Symplasten. Stumpfwink-

lige Vorsprünge dieses Symplasten schieben sich ins Fachinnere vor. Wenn vom Tetradenverbände der Pollenkörner nichts mehr zu erkennen ist, schiebt sich das Plasma, welches eine fädig-netzförmige Struktur zeigt und viele Chromatinkörnchen enthält, zwischen die Pollenkörner hinein und umfließt dieselben. Die Kerne dagegen, die stark chromatinführend sind, sind am Rande liegen geblieben. (Fig. 35).



Fig. 34. - 240:1.

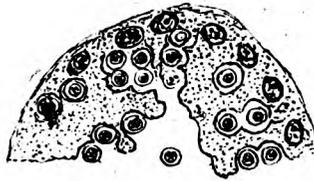


Fig. 35. - 240:1.

Ihrer Form nach sind sie im Querschnitt ellipsoidisch, und zwar ist die Hauptachse tangential gerichtet. Die Pollenkörner werden in diesem Stadium von einer dünnen, glatten Exine umgeben. (Fig. 36). Im weiteren Wachstum verstärkt sie sich deutlich und ist schliesslich mit Stacheln versehen. Währenddessen verliert das Plasmodium stellenweise an Dichtigkeit. Auch

hat es an Chromatingehalt so stark eingebüsst, dass nur wenige Chromatinfetzen bzw. -körnchen erhalten geblieben sind. Besonders auffallend haben die Kerne des Tapetums an Färbbarkeit verloren. Sie sind nur als schwach konturierte Gebilde erkennbar, zum Teil von unregelmässiger Gestalt. Sie liegen aber immer noch am Rande des Pollenfaches, am Ort ihrer Bildung. Ein Zerfallen in Teilkerne wurde nicht beobachtet. Schliesslich zieht sich das Plasma, welches bisher das Pollenfach ganz erfüllte, jetzt aber mehr und mehr schwindet, zwischen die Pollenkörner zurück. Damit verlassen die in Degeneration begriffenen Tapetenkerne ihre so lang gewahrte Randlage und gelangen in so spätem Stadium doch noch ins Innere des Pollenfaches hinein. (Fig. 37). Von nun an wird ihre Gestalt sehr unregelmässig, und viele von ihnen zerfallen in Teilkerne. Nach und nach schwinden Plasma und Kerne immer mehr, und schliesslich liegen nur noch die fertigen Pollenkörner im Pollenfach.

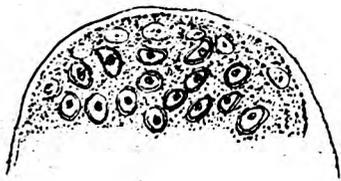


Fig. 36. - 240:1.

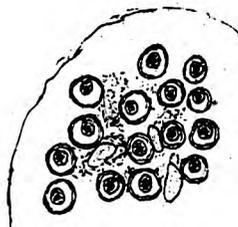


Fig. 37. - 240:1.

Die beschriebenen Araceen lassen erkennen, dass innerhalb ein und derselben Familie die grössten Verschiedenheiten im Verhalten der Tapetenzellen vorkommen können. Neben einem secernierenden Tapetum wurde Periplasmodiumbildung beobachtet, und zwar typische und von der

Norm erheblich abweichende.

Die letzte Reihe der Monocotylen, die *Pandanales*, wurde untersucht in *Sparganium simplex* und *Typha latifolia*.

Sparganium simplex Huds. (Fig. 38 - 42).

Im Ruhestadium der Pollenmutterzellen liegen die Tapetenzellen noch am Rande des Pollenfaches. Sie sind vierkernig geworden und mit Vakuolen ausgestattet. (Fig. 38). Eine grössere Vakuole liegt meistens in der Mitte der Zelle. Während der ersten Reifungsteilung dauert dieser Zustand an, doch zeigen die Inhalte der Tapetenzellen eine leichte Tendenz nach dem Innern des Pollenfaches, indem sich an ihrem Querschnitt entsprechende Ausbuchtungen zeigen. (Fig. 39). Im Tetradenstadium sind die Inhalte der einzelnen Tapetenzellen seitlich zusammengeflossen. Das kernführende Plasma umfließt die Pollentetraden. (Fig. 40). Hinsichtlich der Färbbarkeit kontrastieren Kerne und Plasma sehr wenig. Nur die Nucleolen sind kräftig tingiert. Beim Auseinanderweichen der sich abrundenden

Pollenkörner treten Plasma und Kerne zwischen den jungen Pollen. Im Einkernstadium, wenn die Exine der Pollenkörner schon deutlich ausgebildet ist, sind Kerne und Plasmareste in verhältnismässig wenig stark verschiedener Färbbarkeit zwischen den Pollenkörnern liegend erkennbar. (Fig. 41). Die Nucleolen heben sich

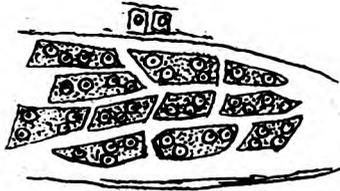


Fig. 38. - 240:1.

als tiefschwarz gefärbte Körperchen hervor. Im weiteren Verlauf der Entwicklung verstärkt sich die Wand der

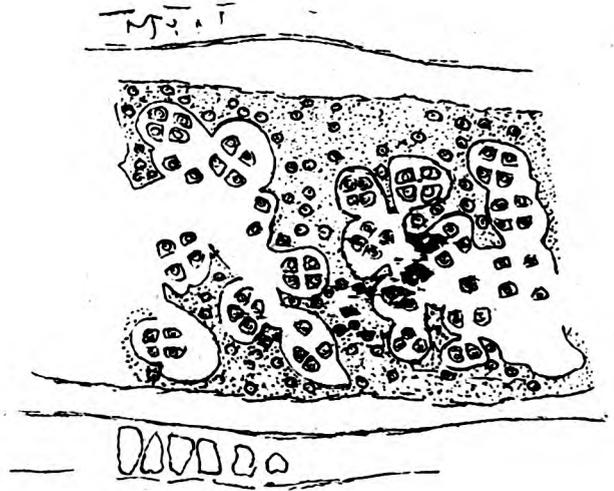


Fig. 40. - 240:1.

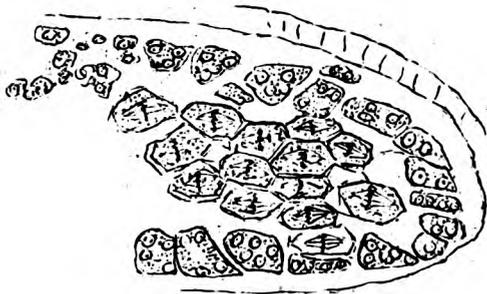


Fig. 39. - 240:1.

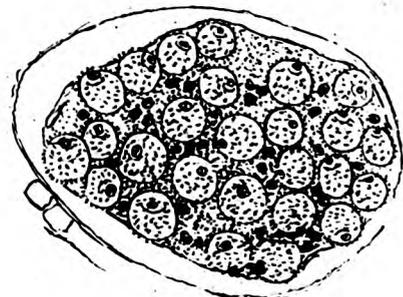


Fig. 41. - 240:1.

Pollenkörner noch mehr. (Fig. 42). Die Nucleolen lösen sich auf, und schliesslich ist das kernführende Plasma ganz geschwunden. Der Pollen ist fertig; er ist zweikernig geworden.

Typha latifolia L. (Fig. 43 und 44).

Im Ruhestadium der Pollenmutterzellen wurde ein ein- bis zweischichtiges Tapetum festgestellt. Die Tapetenzellen sind in diesem Stadium mehrkernig; meistens haben sie vier Kerne. (Fig. 43). Jeder Kern hat einen oder zwei grosse, stark färbare Nucleolen. Kern und Plasma sind hinsichtlich ihrer Färbbarkeit voneinander wenig verschieden: nur die Kernhülle zeigt eine stärkere Anreicherung von körnigem Chromatin. Die Wände der Pollenmutterzellen sind deutlich erkennbar. Der Nucleolus der Kerne ist gross und kräftig gefärbt. Im Tetradenstadium, wenn

die jungen Pollenkörner sich noch nicht abgerundet haben, schieben sich die seitlich miteinander zusammengeflossenen Plasmamassen der Tapetenzellen in das Fachinnere vor, die Kerne mit sich führend. (Fig. 44). Die Tetraden werden als Ganzkörner. Auch jetzt sind Kerne und Plasma hinsichtlich der Intensität ihrer Färbbarkeit wenig voneinander unterschieden. Nur die Nucleolen sind intensiv dunkel gefärbt. Mit einer Auflockerung des Plasmas beginnt der Zerfall des Periplasmodiums, und wenn der Pollen fertig ist, sind die letzten Reste vom eingewanderten, kernführenden Plasma verschwunden. - Beim Studium von *Typha latifolia* wurden für diese Spezies 15 Chromosomen von ungleicher Grösse gezählt.

Nun mögen noch die Ergebnisse einiger Untersuchungen mitgeteilt werden, die gemacht wurden, um das Verhalten des Tapetums bei Gewächsen zu studieren, die ihrer systematischen Stellung nach an der Abzweigungsstelle des Monocotylenastes vom Hauptstamm der Dicotylen liegen.

Magnolia acuminata L. (Fig. 45).

Im Ruhestadium der Pollenmutterzellen liegen die Zellen des einschichtigen Tapetums deutlich voneinander getrennt nebeneinander. Das Plasma ist schaumiger Struktur. Ursprünglich waren die Zellen einkernig und besaßen einen grossen, kräftig gefärbten Nucleolus. Im

Laufe der Entwicklung hat eine auffallend starke Vermehrung der Kernmasse auf mitotischem Wege stattgefunden. Durch Fusion entstehen Kernhaufen ähnlich wie im Tapetum bei *Iris*. *Magnolia* bildet kein Periplasmodium aus. Im Stadium des einkernigen Pollens sind die Tapetenzellen, jede von ihrer Nachbarzelle deutlich ge-

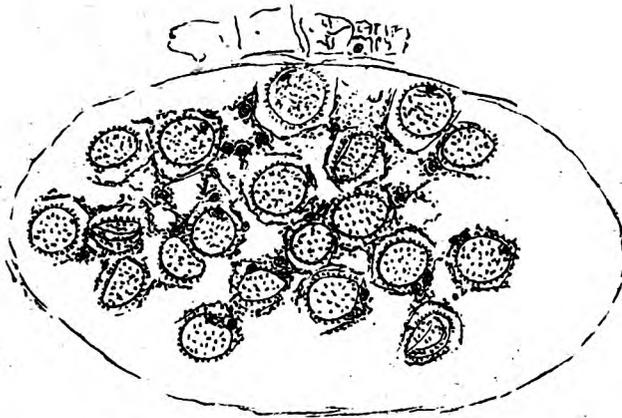


Fig. 42. - 240:1.

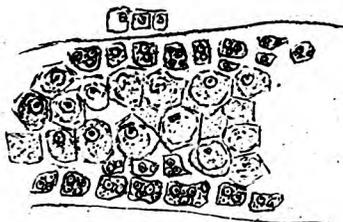


Fig. 43. - 240:1.

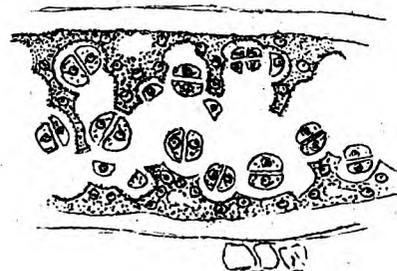


Fig. 44. - 240:1.

trennt, noch am Rand des Pollenfaches liegend festgestellt worden. (Fig. 45). Das Plasma ist blass, dasselbe gilt von den Kernen. Letztere zeigen schwach veränderte Umrisse. Ihre Hauptausdehnung haben sie, wie die Zellen, in der Tangente des Längsschnitts. Gegen den Innenraum zeigen die Tapetenzellen sanfte Vorwölbungen. Doch kommt ein Einfließen der Zellinhalte nicht zustande. Diese Formverhältnisse des Tapetums dauern bis in das Stadium des zweikernigen Pollenkorns hinein.

Nymphaea alba L. (Fig. 46).

Wenn die Pollenkörner fertig sind, liegen die Tapetenzellen noch deutlich erkennbar am Rande des Pollenfaches. Ihr Plasma ist bis auf eine dünne Schicht an den Zellwänden geschwunden. Diese dünne Plasmaschicht enthält noch reichlich Chromatin in Gestalt von Körnchen und Fetzen. (Fig. 46). Die ganz verblassten

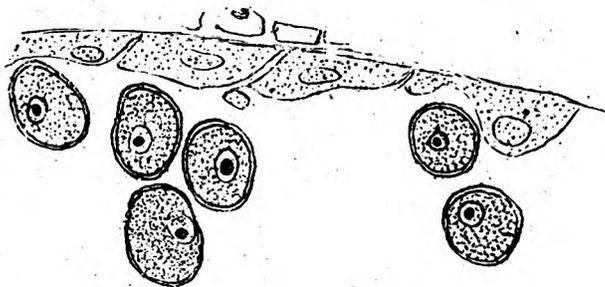


Fig. 45. - 240:1.

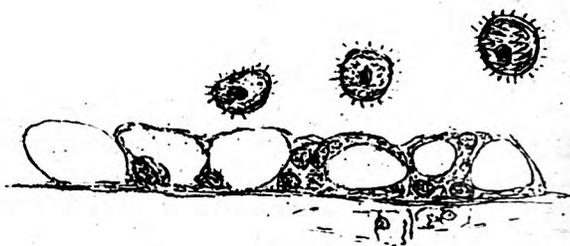


Fig. 46. - 240:1.

Kerne bzw. ihre Reste liegen an den Wänden der Zellen, ohne eine bestimmte Beziehung ihrer Lage zum Pollenfach erkennen zu lassen. Stellenweise ist das Tapetum zweischichtig geworden. Seine Entwicklung konnte von der ersten Reifungsteilung ab verfolgt werden. Die Tapetenzellen waren meistens zweikernig. Plasma und Kerne speicherten den Farbstoff annähernd mit der gleichen Intensität. Doch waren die Nucleolen am stärksten färbbar.

Nuphar luteum Sm. (Fig. 47).

Ein ganz anderes Bild bietet das Tapetum von *Nuphar* dar. Im Stadium des zweikernigen Pollens liegen die Tapetenzellen immer noch am Rand des Pollenfaches als lückenlose Wandbekleidung. (Fig. 47). Gegen das Innere des Faches sind sie scharf abgesetzt, ohne irgendwelche Ausbuchtungen zu zeigen. Die Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen sind nicht erkennbar. Doch lässt die regelmässige Verteilung der Kerne vermuten, dass die Abgrenzung zwischen den einzelnen Zellen nicht aufgehört hat. Das Plasma ist ziemlich einheitlich gefärbt und ist reich an grösseren und kleineren Vakuolen. Die Kerne der einkernigen Tapetenzellen sind deutlich gegen das Plasma abgegrenzt. Sie weichen hinsichtlich ihrer Gestalt wenig von der Kugelform ab. Im Innern verbergen sie einen verblasenden Nucleolus und viele kräftig gefärbte Chromatinkörperchen.

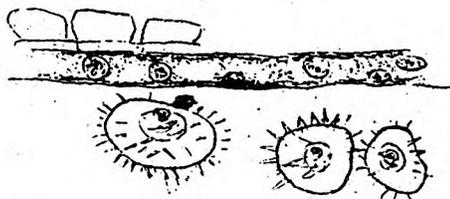
Ranunculus aquatilis L. (Fig. 48).

Fig. 47. - 240:1.

Im Stadium der Pollentetraden sind die einkernigen Tapetenzellen sehr voluminös. Sie schieben sich halbkugelförmig weit ins Pollenfach hinein. Der Kern liegt dabei in der vorgeschobenen Hälfte des Zellinhalts. Ein Fusionieren von Nachbarzellen miteinander kommt in der Regel nicht vor. Jedoch konnte wiederholt Kernvermehrung (meistens bis auf vier) festgestellt werden. Hinsichtlich der Färbbarkeit differieren Kerne und Plasma nicht erheblich. Die eben be-

schriebenen Formverhältnisse überdauern noch das Stadium des jungen Pollens. (Fig. 48). Schliesslich zerfetzt das Plasma in den randlichen Partien. Das Tapetum wird lückenhaft und endlich schwindet es ganz, ohne dass es zur Bildung eines Periplasmodiums kommt. - Auch bei

Ranunculus acris L.

wurde ein Periplasmodium nicht gefunden. Bei der ersten Reifungsteilung besteht das einschichtige Tapetum aus zweikernigen Zellen, die scharf voneinander getrennt sind. Jeder Kern enthält einen oder zwei Nucleolen. Im Plasma haben sich kleine Vakuolen ausgebildet. Im Tetradenstadium zeigen die Tapetenzellen eine beträchtliche Grössenzunahme, und zur Zeit des jungen Pollens sind geringe Vorwölbungen ins Pollenfach hinein feststellbar. Doch sind dieselben nicht mit denen bei *Ranunculus aquatilis* in Parallele zu setzen.

Schon diese wenigen Untersuchungen an Vertretern der Ranales lassen erkennen, dass auch in den Formverhältnissen des secernierenden Tapetums grosse Verschiedenheiten bestehen. Obgleich nirgends ein Periplasmodium festgestellt wurde, so muss doch erst eine planmässige Durchforschung dieses Gebietes des Stammbaums erfolgen, ehe in dieser Hinsicht über die Anschlussfrage der Monocotylen etwas Genaueres angegeben werden kann. Vorläufig lässt sich die Periplasmodienbildung

bei den Helobiern schlecht in Einklang bringen mit dem Vorkommen des secernierenden Tapetums bei den Ranales, wenn nicht Fälle, wie z.B. bei *Ranunculus aquatilis* als Übergangstypen angesehen werden dürfen.

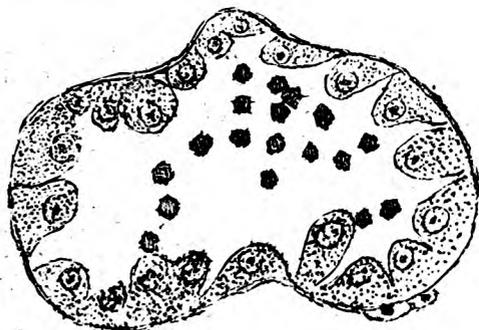


Fig. 48. - 240:1.

3. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die beigegebene Tabelle (s. hinten) lässt erkennen, dass das Tapetum von zweierlei Art sein kann; es ist, entweder

1) ein amöboides, das zur Periplasmodiumbildung führt und damit verschwindet, oder

2) ein secernierendes, das am Ort seiner Entstehung auch wieder vergeht.

Innerhalb dieser beiden Hauptgruppen machen sich nun mehr oder weniger grosse Unterschiede bemerkbar, so dass

man gewisse Entwicklungstypen aufstellen kann.

Da ist hinsichtlich der Periplasmodiumbildung zu nennen

1) der *Sagittaria*-Typ. - Verhältnismässig spät, zur Zeit des jungen Pollens schiebt jede Tapetenzelle eine Plasmazunge in das Innere des Pollenfaches vor. Auf der so geschaffenen Plasmabahn wird der Kern später bewegt. Darauf findet das zum Periplasmodium führende Zusammenfliessen des kernführenden Plasmas statt. Die anfänglich sehr chromatinhaltigen Kerne verlieren ihre Färbbarkeit nach und nach. Schliesslich verfallen sie in Teilkern und verschwinden. Hierher gehören *Sagittaria sagittifolia*, *Sagittaria montevidensis*, *Alisma plantago*, *Limncharis Humboldti*, *Hydrocharis morsus ranae*.

2) Der *Eutomus*-Typ. - Die Aktivität der Tapetenzellen beginnt etwas früher als bei 1). Schon im Tetradenstadium wird die Tendenz des Tapetums, ins Innere des Pollenfaches vorzudringen, an den sich bildenden Ausbuchtungen bemerkbar. Wenn der Tetradenverband sich lockert, schieben die Inhalte der Tapetenzellen sich ins Innere vor. Dabei verfliessen sie häufig an der Basis miteinander. Plasmazungen werden vorgeschickt, aber in geringerer Zahl als ursprünglich Tapetenzellen vorhanden waren, so dass eine und dieselbe Plasmazunge von einem

oder mehreren Kernen passiert wird. Ausser *Eutomus umbellatus* gehören hierher *Stratiotes aloides* und *Ouvirandra* sp.

3) Der *Sparganium*-Typ. - Während die Pollenkörner noch in Tetraden liegen, fließen die mehrkernigen Tapetenzellinhalte seitlich miteinander zusammen. Das kernführende Plasma umfließt die Tetraden und tritt erst später zwischen die auseinanderweichenden Pollenkörner. Kerne und Plasma speichern den Farbstoff ungefähr mit gleicher Intensität. Dieser Typus wurde ausser bei *Sparganium simplex* festgestellt bei *Typha latifolia*, *Tradescantia fluminensis* und *Tradescantia virginica*.

4) Der *Triglochin*-Typ. - Aus den Inhalten der Tapetenzellen bildet sich schon während der Reifungsteilungen ein ringförmiger Symplast. Von diesem aus wandern das Plasma und später die Kerne zwischen die sich teilenden Pollenmutterzellen hinein. Auch hier ist die Färbbarkeit zwischen Plasma und Kernen wenig verschieden. Dem *Triglochin*-Typ gehören ausser *Triglochin maritima* auch *Potamogeton natans* und manche Araceen an.

Hinsichtlich des secernierenden Tapetums, dessen Entwicklung nicht entfernt so eingehend untersucht wurde wie die Periplasmodiumbildung, ergeben sich, wie auch die Tabelle zeigt, doch schon einige übereinstimmende bzw. voneinander abweichende Merkmale, die als typisch angesehen werden dürften.

So zeigt das Tapetum von *Iris pseudacorus* eine starke Anreicherung der Kernsubstanz, die sich ähnlich in der Bildung von Kernhaufen bei *Magnolia acuminata* wiederholt. Hier wäre ein verbindendes Merkmal zwischen dem Monocotylenast und dem Stamm der Dicotylen vorhanden. - Auch zwischen *Tacca* sp. und *Nuphar luteum* bestehen ähnlich zu wertende Übereinstimmungen. Beide haben ein kleinzelliges, langdauerndes Tapetum, das einen geschlossenen Wandbelag darstellt. - Ein schmales, aus kleinen Zellen bestehendes Tapetum, das sehr frühzeitig schwindet, ist *Auzula*, *Carex*, *Xyilingia* und manchen Gramineen eigen. Die Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung des Tapetums bei den Ranunculaceen verdient näher erforscht zu werden.

Das Schicksal des Tapetums, mag es am Ort seiner Entstehung als secernierende Zellschicht oder zwischen den sich entwickelnden Pollenkörnern als Periplasmodium degenerieren, und das dieser Entwicklung parallel laufende Wachstum und die Ausgestaltung des Pollens bis zur Reife machen eine ernährungsphysiologische Bedeutung des Periplasmodiums wahrscheinlich, wie sie bisher auch allgemein angenommen worden ist. Auch eine Reihe von Einzelmomenten lassen die Richtigkeit dieser Auffassung vermuten.

Veranlasst durch einige kürzere Ausführungen von MASCRE in den Comptes rendus (1925) "Sur le périplasmodium staminal des Commelinacées" wurde versucht, über das Vorhandensein und die Lokalisierung von Eiweissubstanzen in Tapetum, Periplasmodium und Pollenkörnern Klarheit zu gewinnen. Die Biuretprobe erwies sich für mikroskopische Untersuchungen nicht geeignet. Auch das MILLONsche Reagenz ergab bei den 10 μ dicken Schnitten ein wenig diskutables Ergebnis. Tapetum, kernführendes Plasmodium und Pollenkörner zeigten ebenso wie gewisse Teile des Gewebes und besonders embryonale Zellen eine schmutzig gelbrote, nicht genügend differenzierte Farbe, so dass von irgendwelcher exakten Schlussfolgerung abgesehen werden musste. Zu einem annehmbaren Ergebnis führte die Xanthoprotein-Probe. Das beste Resultat lieferte die Berlinerblau-Reaktion. In einer frisch bereiteten Mischung bestehend aus 1 Volumen wässriger, 10 %iger Lösung von gelbem Blutlaugensalz, 1 Volumen Wasser und 1 Volumen Essigsäure (spez. Gew. 1,063) verblieben die 10 μ dicken Schnitte 1 Stunde. Sie wurden so lange in 60 %igem Alkohol gewaschen, als sich bei Zusatz von einer verdünnten Eisenchloridlösung noch Blaufärbung der Waschflüssigkeit zeigte. Darauf wurden die Schnitte mit einigen Tropfen Eisenchloridlösung behandelt. Nach Angabe von ULLRICH (Zeitschrift für Botanik XVI, 1924) soll dies eine für mikroskopische Untersuchungen gut brauchbare Eiweissreaktion liefern. Die hier gemachten Untersuchungen scheinen dies Urteil zu bestätigen. Es wurden geprüft *Tradescantia virginica*, *Arun maculatum*, *Eutomus umbellatus* und *Sagittaria sagittifolia*.

Tradescantia virginica. - In der Synapsis der Pollenmutterzellen sind die Kerne der somatischen Zellen, die Kernbestandteile der Pollenmutterzellen und die

Kerne des Tapetums annähernd gleich intensiv blau gefärbt. Die Nucleolen heben sich durch eine etwas stärkere Tinktion von der Kernmasse ab. Eine Färbbarkeit des körnig erscheinenden Plasmas ist nirgends wahrnehmbar. Eine Zellteilung im Tapetum liess in der Anaphase eine starke Färbbarkeit der Tochterkerne erkennen. Hingegen erschienen Plasma und Teilungsspindel ungefärbt. Im Stadium der Pollentetraden sind die Kerne der jungen Pollenkörner deutlich blau gefärbt, eine Tinktion des zugehörigen Plasmas konnte nicht festgestellt werden. Dasselbe gilt von dem Periplasmodium, dessen Kerne aber hinsichtlich der Färbbarkeit den Pollenkernen erheblich nachstehen.

Butomus umbellatus. Im Ruhestadium der Pollenmutterzellen sind die Kerne des Tapetums und besonders die Nucleolen kräftig blau gefärbt. Dagegen ist die Färbung der Kerne der Pollenmutterzellen ein sehr schwaches Blau. Auch noch im Anfang des Periplasmodiums besteht eine, wenn auch etwas herabgeminderte Differenz zwischen der Färbbarkeit der genannten Kerne. Besonders bemerkenswert erschien die gleichmässige, blaue Färbung der Kerne des Periplasmodiums unter schwacher Heraushebung der Nucleolen. Gegen Ende der Pollenausbildung erschienen die Pollenkörner als Ganzes intensiv blau gefärbt. Die Kerne hatten die Farbe besonders stark gespeichert. Wo im degenerierenden Periplasmodium noch Kernreste vorhanden sind, zeigen dieselben nur eine schwache Blaufärbung. In den somatischen Zellen ist allein der Kern gefärbt, aber viel schwächer als die Pollenkörner. Wenn beim fertigen Pollen noch Reste des Periplasmodiums in Gestalt von Fetzen vorhanden sind, so sind diese Reste durchweg gut erkennbar gebläut. Bezüglich der Speicherung des Farbstoffs im Pollenkorn konnte festgestellt werden, dass der Kern sehr stark blau gefärbt war, das Plasma dagegen sehr viel weniger kräftig. Ganz dasselbe gilt für

Sagittaria sagittifolia. - Kerne und Kernbestandteile speichern den Farbstoff im Laufe der Entwicklung in ganz verschiedenem Grade. Das Plasma hingegen zeigt in keinem Falle eine deutliche Färbbarkeit. Auch bei

Arum maculatum - liegen die Verhältnisse ähnlich. Im Periplasmodium, zur Zeit des fast fertigen Pollens, sind die Tapetenkerne durchweg nur an ihren Umrissen erkennbar. Die randlichen Partien mancher dieser Kerne sind, abgesehen von einigen Lücken, blau gefärbt, auch die noch gut erkennbaren Nucleolen zeigen dieselbe Tinktion. Intensiv blau gefärbt sind die Kerne der Pollenkörner und die angrenzenden Plasmapartien.

Aus den angeführten Untersuchungen scheint hervor zu gehen, dass die Blaufärbung ein Charakteristikum der Kerne ist und nicht des Plasmas. In diesem Sinne ist offenbar auch die Beobachtung zu deuten, die bei *Tradescantia* in der Anaphase wohl die Tochterkerne kräftig, hingegen Plasma und Spindel nicht gefärbt erscheinen liess. Bei *Butomus* wurde, wie schon ausgeführt, beobachtet, dass die Pollenkörner in einem jüngeren Stadium als Ganzes tiefblau gefärbt erschienen. In einem späteren Stadium dagegen zeichnete sich der Kern durch eine intensivere Färbbarkeit dem Plasma gegenüber aus. Diese Beobachtung, so wie auch diejenige, die eine Blaufärbung von Plasmafetzen des schon stark degenerierten Periplasmodiums feststellen liess, sind wohl dahin zu deuten, dass bei der Beurteilung von Farbunterschieden auch auf physikalische Verhältnisse starke Rücksicht zu nehmen ist, z. B. auf Dichtigkeit, Oberflächenbeschaffenheit der gefärbten Objekte u. dgl. m. Die fortschreitende Abnahme der Eiweissfärbung in den Tapetenkernen und die damit parallel laufende Steigerung der Kernfärbung in den Pollenkörnern darf wohl als Kennzeichen einer Wanderung von Nähr- und Baustoffen angesehen werden. So lange die Tapetenkerne nicht in unmittelbarer Nähe der Pollenkörner liegen, muss dem Plasma der Tapetenzellen irgendeine Vermittlerrolle zuerkannt werden, obgleich diese mikrochemisch nicht nachzuweisen ist. Der Abbau der Nähr- und Baustoffe, welche im Tapetum vorhanden sind, ist bei den verschiedenen Pflanzen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung nur graduell verschieden. Darum ist es nicht gerechtfertigt, wenn man etwa die Commelinaceen zu den Helobiern oder den Araceen in Gegensatz setzen wollte. Auch wäre es nicht angebracht, allein weil sich in der plasmatischen Substanz des Periplasmodiums bisher kein Eiweiss nachweisen lässt, gegen die geltende Anschauung von der Bedeutung des Periplasmodi-

ums zu polemisieren, wie es MASCRES tut und sich dabei gegen TISCHLER wendet. Es ist vor allen Dingen zu bedenken, dass der Begriff des Periplasmodiums im TISCHLER'schen Sinne immer morphologisch und nicht chemisch aufzufassen war und ist. In diesem Zusammenhang mag auch noch eine sehr auffallende Feststellung MASCRES Erwähnung finden. MASCRES gibt an, dass sich frühzeitig in den Tapetenzellen ein oder mehrere Kristalle von Calciumoxalat finden und dass später im Stadium des Periplasmodiums sogar Raphiden zu beobachten seien. Obgleich sämtliche Präparate im CARNOY'schen Alkohol-Eisessig-Gemisch fixiert worden sind, also eine Auflösung von etwa vorhandenem Calciumoxalat nicht in Frage kommt, habe ich nirgends Kristalle gefunden. - Doch nun zurück zur Besprechung des Tapetenplasmodiums!

Das amöboide Tapetum, das es zu einer Periplasmodiumbildung bringt, ist bei *Sagittaria* und *Butomus* durch die Grösse der Zellen ausgezeichnet. Diese besondere Grösse ist aber kein Zeichen für eine etwa anzunehmende eigenartige Anreicherung von Nähr- und Baustoffen; denn ein kleinzelliges, aber mehrschichtiges Tapetum, wie es bei *Sparganium* und *Friglochin* vorkommt, könnte genau dieselbe Menge dieser Stoffe speichern. Durch die Grösse der Tapetenzellen wird vielmehr ein mechanisches Moment bedingt, das für die Einwanderung der Zellinhalte in das Pollenfach von Bedeutung ist. Kurz vor dem Einwandern neigen die Tapetenzellinhalte stark zur Vakuolenbildung. Diese Erscheinung ist nach LEPESCHKIN (1924) ein Zeichen für starke Wasseraufnahme ins Plasma. Gleichzeitig wurde in vielen Fällen beobachtet, dass die an das Innere des Pollenfaches grenzende Wand der Tapetenzellen sich gegen den Pollenraum vorwölbt; es wurde in diesem Sinne wiederholt von einer Tendenz der Tapetenzellinhalte nach dem Innern des Pollenfaches gesprochen. Aus diesen beiden Beobachtungen, der Vakuolenbildung und der "Tendenz" der Zellinhalte, wurde auf eine hohe intrazelluläre Spannung in den einzelnen Tapetenzellen geschlossen. Irgendein wandlösendes Enzym wirkt auf die an das Fachinnere grenzende Wand der Tapetenzelle ein. Schliesslich ist eine plötzliche Entspannung möglich, und die Plasmamasse wird ins Pollenfach vorgeschoben. Dabei bleiben die Kerne vorläufig noch liegen. Sehr instruktiv für diesen Vorgang sind die Bilder von *Sagittaria* (Fig. 1 - 5). Eine gewisse Schwierigkeit bereitet nun noch die Beantwortung der Frage, wie es kommt, dass das Plasma der Tapetenzellen, das doch ursprünglich nur einen Wandbelag des Pollenfaches darstellte, schliesslich das ganze Fach erfüllt. Das kann auf zweierlei Weise ermöglicht werden, entweder ändert das Plasma unter Wasseraufnahme seinen kolloidalen Zustand, oder es findet eine Vermehrung des Plasmas statt. Aus der ersten Annahme würde eine Verringerung der Viscosität des Plasmas und damit eine Erleichterung für das Zustandekommen von Plasmaströmungen resultieren. Auf das Vorhandensein von derartigen Bewegungserscheinungen lassen die Beobachtungen an *Butomus* (Fig. 8) und *Stratiotes* (Fig. 13) schliessen, besonders an Stellen, wo das Plasma sich zwischen Pollenkörnern hindurchzwängen muss. Durch die Strömungen wird der Transport der Nähr- und Baustoffe, die unter der Direktion des noch in der Nähe der Gewebszellen liegenden Kerns herbeigeschafft werden, nach den Pollenkörnern hin beschleunigt. Schliesslich werden auch die Kerne von diesen Plasmabewegungen erfasst und ins Innere getragen. Die Intensität der Strömung muss ziemlich gross sein, da die Kerne beim Passieren enger Stellen vollständig die Kugelform verlieren und sehr stark in die Länge gezogen werden. Trotz der Formveränderungen bilden sich weder Falten noch Risse an der Kernumgrenzung. Daraus darf wohl geschlossen werden, dass eine relativ feste Kernmembran nicht vorhanden ist. Auch ist die Viscosität der Kernsubstanz keinesfalls kleiner als die des umgebenden Plasmas; denn die Raumverhältnisse des Plasmas sind massgebend für die Art und den Grad der Deformierung der Kerne. Ferner wird diese Annahme durch die Tatsache gestützt, dass die Kerne nachher wieder die Kugelform annehmen. - Sobald im Plasma Lücken entstehen, degeneriert es, und es ist anzunehmen, dass von jetzt ab keine neuen Stoffe aus den Geweben aufgenommen und durch das Plasma dem Pollen zugänglich gemacht werden, sondern nun werden das Plasma und die Kerne selber in Bau- und Nährstoffe umgewandelt und als solche verbraucht. Dieser Funktionswechsel ergibt sich aus dem zu beobachtenden Formenwandel, der weiter auf eine Änderung im kolloidalen Zustand von Plasma und Kern schliessen lässt. Aus dem Zerfall der Kerne

in Teilkernern darf auch auf eine Änderung in der bisherigen Kernfunktion geschlossen werden. Durch die Fragmentation vergrössert sich die Oberfläche der Kernmasse, so dass dieselbe leichter verarbeitet werden kann. Mit einer Änderung des kolloidalen Zustandes im Plasma lässt sich auch das verspätete Einwandern der Kerne in Fällen wie bei *Anthurium* in Zusammenhang bringen. Ob auch noch chemische Einflüsse bei den Bewegungserscheinungen im wandernden Plasma eine entscheidende Rolle spielen, lässt sich bisher noch schwer entscheiden. Doch darf die Bedeutung des mechanischen Moments nicht verkannt werden.

Ob und wie eine Vermehrung des Plasmas statthat, ist schwer nachzuweisen. Ein Hinweis auf ein zu erwartendes positives Ergebnis der anzustellenden Untersuchungen könnte in der Mehrkernigkeit der Tapetenzellen der meisten Gewächse gesehen werden, zumal die Tochterkerne schon, wenn sie noch in ihrer Geburtszelle beieinander liegen, bei gleicher Plasmamenge dieselbe Grösse erreichen, wie der ursprüngliche Kern sie hatte; z.B. *Typha latifolia* (Kerndurchm. = 3,8 μ).

Auf eine starke Aktivität der Tapetenzellen im secernierenden Tapetum lässt vor allen Dingen die starke Vermehrung der Kernmasse, die Bildung von Kernhaufen schliessen, wie sie bei *Iris* und *Magnolia* gefunden wurde. Wie im secernierenden Tapetum die Vermittlung der Bau- und Nährstoffe von den Geweben nach dem Pollen vonstatten geht, ist noch näher zu untersuchen. Bis jetzt konnte festgestellt werden, dass die Periode der höchsten Aktivität des secernierenden Tapetums in das Ruhestadium und die darauf folgenden Reifungsteilungen der Pollenmutterzellen fällt. Die Pollenmutterzellen zeichnen sich aus durch ihren Plasmareichtum und die Grösse der Kerne. Während dieser Zeit liegen die Pollenmutterzellen dem Tapetum eng an. Dadurch ist es möglich, dass die Nähr- und Baustoffe von Zelle zu Zelle wandern, wie dies in jungen Geweben der Fall ist. Durch die Aktivität des Tapetums wird ein vermehrter Zustrom der für die Pollenentwicklung notwendigen Stoffe veranlasst.

Die vier oben festgelegten Einwanderungstypen, die als *Sagittaria*-, *Eutomus*-, *Sparganium*- und *Friglochin*-Typ bezeichnet wurden, lassen naturgemäss gewisse Übergänge vermuten. Sie sollen eben nur auf regelmässig vorkommende Unterschiede hinweisen. Damit kann die Periplasmodiumbildung als ein gutes systematisches Merkmal angesehen werden, und es steht zu erwarten, dass sich das Verhalten des secernierenden Tapetums ähnlich verhalten lässt. Es ist anzunehmen, dass die Periplasmodiumbildung im Pflanzenreich polyphyletisch entstanden ist. Ein Hinweis hierauf ist u.a. auch in dem Auftreten eines Periplasmodiums bei *Hypoxis*, einer Amaryllidacee, zu sehen, zumal Liliengewächse im allgemeinen ein secernierendes Tapetum haben (SVENSSON-STENAR). Wieweit schon das blosse Vorkommen der Periplasmodiumbildung bei den Monocotylen systematisch brauchbar ist, ist angedeutet in der eingangs erwähnten Arbeit von SVENSSON-STENAR. Die Anschlussfrage der Monocotylen an den Dicotylenstamm in der Gegend der *Ranales* verdient noch eingehend bearbeitet zu werden.

4. ZUSAMMENFASSUNG.

I. Das bei der Entwicklung der Mikrosporen zu beobachtende verschiedenartige Verhalten des Tapetums, das bei einigen Gewächsen ein Periplasmodium bildet, bei anderen dagegen als secernierendes, drüsiges Gewebe funktioniert, liess die systematische Bedeutung der Periplasmodiumbildung vermuten.

II. Diese zuerst von FISCHLER geäusserte Annahme hat sich bestätigt. Doch handelt es sich bei der Periplasmodienbildung nicht nur um ein einfaches morphologisches Merkmal, sondern bei näherer Analyse der Entwicklung des Periplasmodiums ergeben sich unter besonderer Berücksichtigung der ersten Entwicklungsphasen verschiedene Einwanderungstypen. Es liessen sich ein *Sagittaria*-, ein *Eutomus*-, ein *Sparganium*- und ein *Friglochin*-Typ voneinander unterscheiden.

III. Auch das verschiedenartige Schicksal des secernierenden Tapetums ist systematisch wahrscheinlich ebensogut verwertbar wie die Periplasmodienbildung. Doch muss die Beobachtungsbasis hier noch erheblich weiter ausgebaut werden.

IV. Die in der Frage nach dem Anschluss der Monocotylen an den Stamm der Dicotylen an Vertretern der *Ranales* gemachten Untersuchungen deckten auch hier

Mannigfaltigkeiten im Verhalten des Tapetums auf. Es dürfte besonders lohnend sein, an dieser Stelle weitere Untersuchungen in der angedeuteten Richtung anzustellen.

V. Die Untersuchung auf Eiweiss war für die Kerne des Periplasmodiums positiv. Bezüglich des Plasmas konnte mit den benutzten Reagentien eine entsprechende Färbung nicht erzielt werden. Die Reaktionen liessen aber deutlich erkennen, dass man den Begriff "Periplasmodium", wie üblich, nur morphologisch und auf keinen Fall chemisch fassen darf, wie MASCRE das zu fordern scheint.

VI. Abweichungen von der Norm geben Veranlassung, der Frage nachzugehen, ob und wie weit das Verhalten des Tapetums experimentell beeinflussbar ist. Vor allem würde *Acorus Calamus* in seinem Ursprungsland untersucht werden müssen, um zu erkennen, ob die eigenartige Ausnahmestellung dieser Pflanze wirklich eine Eigentümlichkeit der Art ist.

Abstract.

I. The heterogeneous conduct of the tapetum, as noticed in the development of the microspores, that forms a periplasmodium on some plants, while on others it acts as a secreting glandular tissue, has drawn the attention to the systematic significance of the forming of periplasmodium.

II. The opinion firstly expressed by TISCHLER has been confirmed. However the formation of periplasmodium is not a question only of a simple morphological characteristic, but by an accurate analyse of the development of periplasmodium and under special consideration of the first phases of development there appear different types of immigration. It has been possible to distinguish a Sagittaria- a Butomus- a Sparganium- and a Triglochin-type.

III. Also the heterogeneous fate of the secreting tapetum may probably just as well be realised systematically as the formation of periplasmodium, but here the basis of observation must still be considerably enlarged.

IV. By experiments on representatives of Ranales, relative to the question of the junction of Monocotyledonous to the order of Dicotyledonous plants here also great variations in the conduct of the tapetum were discovered. It would be worth while on this point to make experiments in the signified direction.

V. The trial on albumen on the nucleus of the periplasmodium has been positive. With the used reagents a corresponding colouring of the plasma could not be obtained. But the reactions showed very clearly that the notion "Periplasmodium" can be comprehended only morphologically, as is usual, and on no account chemically, as it seems to be desired by MASCRE.

VI. Divergences of the rule cause to follow the question, if and how far the conduct of the tapetum may be influenced by experiments. First of all *Acorus Calamus* ought to be tested in its plan of origin to discern if the particularly exceptional position of this plant really is a general peculiarity of the species.

LITERATURANGABE.

1. HANNIG, E., Über die Bedeutung des Periplasmodiums.
Flora Bd.102 1911 S 209 ff.
2. TISCHLER, G., Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monocotylen.
Pringsheims Jahrb.f.wissenschaftl.Botanik Bd.55 1915 S.53 ff.
3. JUEL, P., Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen.
Pringsheims Jahrb.f.wissenschaftl.Botanik Bd.55 1915 S.
4. GUERIN, P., L'anthère des Gentianacées.
Développement du sac pollinique. C.R. Paris 1925 Bd.180 S.852-854.
5. SCHNARF, K., Über das Verhalten des Antherentapetums einiger Pflanzen.
Oesterr.Bot.Zeitschr. Bd.LXXII 1923 S.
6. BONNET, F., Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les angiospermes.
Arch.f.Zellforschung Bd.7 1912 S.604 ff.
7. JOCOBSOHN - PALEY, R., Le Périplasmodium dans les anthères de l'Arum maculatum.
Bull.soc.bot.Geneve Bd.XII 1920 S.306 ff.
8. SVENSSON STENAR, A.H., Embryologische Studien I. u. II.
Diss. (Upsala 1925) mit weiterer Literaturangabe.
9. MASCRE, M., Sur le périplasmodium staminal des Commelinacées.
C.R. Paris 1925 Bd.181 S.1165-1166.
10. v.WETTSTEIN, R., Handbuch der systematischen Botanik.
Leipzig und Wien 1924.
11. TUNMANN, O., Pflanzenmikrochemie.
Berlin 1913.
12. MOLISCH, H., Mikrochemie der Pflanze.
Jena 1913
13. ULLRICH, W., Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweissbildung in den grünen Pflanzen. Zeitschr.f.Bot.Bd.16 1924.
14. LEPESCHKIN, W., Kolloidchemie des Protoplasmas.
Berlin 1924.

Vorstehende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt. Dem Leiter des Instituts, Herrn Professor Dr.TISCHLER, der mich zu dieser Arbeit anregte, mir stets mit seinem Rat zur Seite stand und den Fortgang der Arbeit mit grossem Interesse verfolgte, schulde ich besonderen Dank.

Auch danke ich den Herren Professor Dr.NIENBURG und Professor Dr.SHELLENBERG für manchen guten Rat.

Lfd. Nr.	Fig. Nr.	Name der untersuchten Pflanze	Art des Tapetums Pfl.		Zeit des Einwanderns		
			secern.	amöb.	Reifungst.	Tetraden	jung. Pollen
1.	1-5	Sagittaria sagittif.	-	+	-	-	+
2.	-	Alisma plantago	-	+	-	-	+
3.	6-9	Butomus umbellatus	-	+	-	+	+
4.	10-11	Limnocharis Humb.	-	-	-	-	-
5.	12-14	Stratiotes aloid	-	-	-	-	-
6.	15-17	Hydrocharis m.r.	-	+	-	-	+
7.	18-19	Triglochin marit.	-	+	+	+	-
8.	-	Ouvirandra sp.	-	+	-	-	+
9.	20-24	Potamogeton nat.	-	+	-	+	-
10.	25	Lil. martagon	+	-			
11.	26-27	Iris pseudac.	+	-	Im Tapetum starke Anreicherung der Kernsubstanz.		
12.	28	Luzula pil.	+	-	Schmales, kleinzelliges Tapetum, schon im Tetradenstadium schwind.		
13.	-	Bromeliaceen	+	-			
14.	29	Tacca sp.	+	-	Tapetum kleinzellig u. kleinkernig; ein geschlossener Wandbelag		
15.	30-31	Tradescantia flum.	-	+	-	+	-
16.	-	Carex stricta	+	-	Tapetum kleinzellig, schwindet sehr früh		
17.	+	Kyllingia triceps	+	-	Tapetum aus flachen Zellen bestehend; schwindet rasch nach Vermehrung der Kernsubstanz.		
18.	-	Arum macul. und Zantedeschia aethiop.	-	+	+	+	-
19.	32-33	Acorus calamus	+	-	Tapetenzellen bis zum Schwinden getrennt bleibend.		
20.	34-37	Anthurium Andr.	-	+	-	+	-
21.	38-42	Sparganium simpl.	-	+	-	+	-
22.	43-44	Typha latif.	-	+	-	+	-
23.	45	Magnolia acum.	+	-	Tapetum zeigt schwaches Vorwölben ins Pollenfach; Kernhaufen (s. Nr. 11)		
24.	46	Nymphaea alba	+	-	Plasma der Tapetenzellen später nur an den Wänden. Tapetum ein- bis zweischichtig.		
25.	47	Nuphar luteum			Tapetum lückenlos mit regelmässig verteilten kleinen Kernen.		
26.	48	Ranunculus aquat.	+	-	Tapetenzellen sehr voluminös; sie schieben sich weit ins Pollenfach.		
27.	-	Ranunculus acer	-	-	Tapetenzellen voluminös.		

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Clausen Peter

Artikel/Article: [Ueber das Verhalten des Antheren - Tapetums bei einigen Monokotylen und Ranales 1-27](#)