Vergleichende Asclepiadeenstudien.

Von **Karl Demeter**.

Mit 15 Abbildungen im Text.

I. Teil: Die Blütenstandsanordnung.

Die Frage nach den Stellungsverhältnissen der Infloreszenz bei Asclepiadaceen hat seit ihrem Bestehen zu den widersprechendsten Behauptungen Anlaß gegeben, für die bis heute noch eine exakte wissenschaftliche Begründung fehlt. Nicht einmal die Grundfrage, ob die

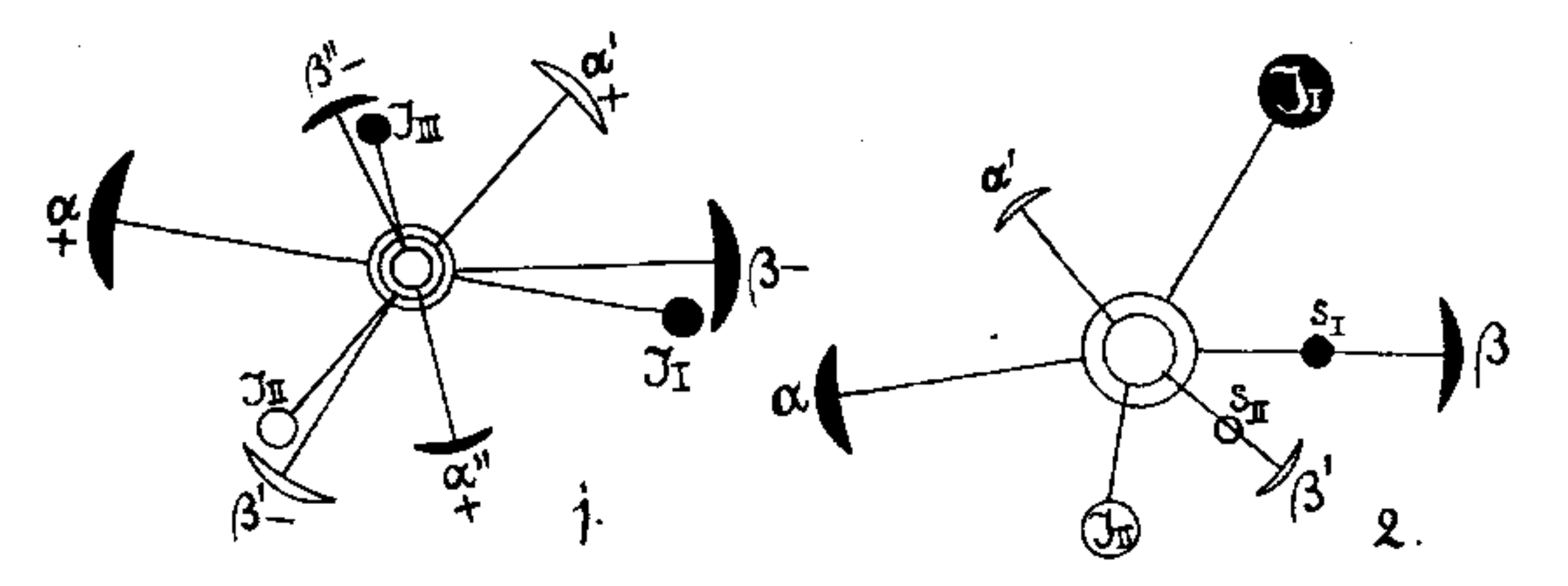

Fig. 1.

Ziff. 1. Vinca rosea. Es sind drei aufeinanderfolgende Internodien dargestellt. Die Bezeichnungen entsprechen denen von Abbildung 2, nur daß mit J_{I}, J_{II}, J_{III}, nicht die einzelnen Blüten, sondern die Infloreszenzen des 1., 2. und 3. Knotens bezeichnet werden.

Ziff. 2. Asclepias curassavica; ge$_z$. unter Zuhilfenahme eines Mikrotomschnittes.

blühenden Pflanzen monopodialen oder sympodialen Aufbau zeigen, hat eine einwandfreie Beantwortung gefunden.

An Hand des beigegebenen Diagrammes von Asclepias curassavica, das die Aufeinanderfolge der Organe von zwei übereinander stehenden Knoten darstellt, sei das Aussehen der blühenden Pflanze kurz erläutert (Fig. 1, Ziff. 2).

Die vegetative Pflanze hat dekussierte Blattstellung. Diese erfährt eine wesentliche Änderung beim Auftreten der Blütenstände. Einerseits bilden die Blattpaare keinen Winkel von 90° mehr mit einander, sondern schneiden sich unter einem spitzen Winkel von ungefähr 50°. Andererseits erfährt auch die Stellung der beiden laubigen Vorblätter zu einander selbst eine Störung, indem sie auf die von der Infloreszenz (J_I bzw. J_{II}) abgewendete Seite zusammenrücken und hier einen Winkel von ca. 170° einschließen (siehe $\alpha\beta$ bzw. $\alpha'\beta'$). Die cymös aufgebaute Infloreszenz steht in dem größeren Winkel zwischen den beiden Blättern (190°) und zwar nicht in der Mitte, sondern immer dem einen Blatt näher gerückt als dem anderen (β bzw. β'). Dieses eine Blatt ist durch den Besitz eines Achselsprosses (S_I bzw. S_{II}) gekennzeichnet, sein Winkel mit der Infloreszenz beträgt 60°. Die Blütenstände pendeln nun abwechselnd um den Betrag dieses Winkels nach rechts und links von dem betreffenden β-Vorblatt, sodaß die Infloreszenzen des ersten, dritten und fünften Knotens zum Beispiel ungefähr in eine Orthostiche zu stehen kommen auf der einen Seite, ebenso wie diejenigen des zweiten, vierten und sechsten Knotens auf der anderen. Die Sproßglieder sind also antidrom nach jedem zweiten Internodium.

Hören wir nun, wie sich die Botaniker bis jetzt darüber geäußert haben.

Hochstetter[11]) hält die Blütenpflanze für einfach monopodial und die Infloreszenz selbst für achselständig. Sie gehört jedoch nicht zu dem neben ihr stehenden Blatt, sondern zu dem unter ihr stehendem des nächst älteren Internodiums, „falls von der Berücksichtigung der schraubigen Drehung der Blattpaare Abstand genommen wird", fügt Eichler in seinen Blütendiagrammen ergänzend hinzu. Im übrigen vergleicht Hochstetter diese Blütenstände mit denen von Cuphea, die äußerlich in der Tat nach dem Asclepiadeentypus aufgebaut zu sein scheinen; doch nimmt er auch hier nicht auf die ebenfalls schiefe Stellung der Blattpaare Rücksicht. So erschiene es wohl wünschenswert, wenn auch der Fall von Cuphea in diesem Sinne nochmals eingehender nachgeprüft würde.

Wydler[17]) stellt sich in Gegensatz zu Hochstetter, betrachtet den Blütenstand als ursprünglich terminal und läßt ihn durch den Achselsproß des einen der beiden Blätter zur Seite drängen, wodurch eine wickelartige Verkettung der einzelnen Sproßglieder, also ein Sympodium, zustande kommt. Die Beobachtung einer + und − Seite, sowie die Tatsache, daß die zuerst entstehende Infloreszenz bei Vincetoxicum mitunter gipfelständig ist, indem deren zwei Vorblätter dann jedes einen

die Blütenstandsachse fortsetzenden Achselsproß erzeugen, ferner Betrachtungen über den Blütenanschluß haben ihn zu dieser Behauptung geführt. Doch macht er auch über die schiefe Kreuzung der Blattpaare und ihre Ursache keine Angaben; vielleicht glaubt er, daß mit der Annahme der Sympodialtheorie implicite der Grund für die Verschiebung gegeben ist. Auch Eichler[6]) ist der Ansicht, daß Wydler dies wohl stillschweigend annehme*).

Warming[16]) versucht als erster dem Problem entwicklungsgeschichtlich näher zu treten. Aber auch er konnte, trotz eingehender Vegetationspunktstudien keine Entscheidung über die Grundfrage treffen, ob wir ein Monopodium oder Sympodium vor uns haben. Seine Zeichnungen geben trotz ihrer sorgfältigen Ausführung über diesen Punkt keine Auskunft. Der Grund hierfür liegt auch nicht etwa in einer Lückenhaftigkeit der Abbildungsreihe, sondern ist in der Natur der Sache selbst zu suchen, wie wir später sehen werden.

Eichler[6]) hatte die Idee, die Hochstettersche Verwachsungstheorie in einer noch komplizierteren Form mit der Wydlerschen Anschauung zu verschmelzen. Es würde zu weit gehen, an dieser Stelle auf diese verwickelten Ausführungen Eichlers weiter einzugehen. Bemerken möchte ich nur, daß er von der falschen Behauptung ausgeht, der Blütenstand habe in der Mitte zwischen beiden Blättern seinen Ursprung. Was nun die von Eichler beobachteten Verwachsungen angeht, so hat er nur bedingt recht. Niemals habe ich an normalen blühenden Pflanzen von der Infloreszenz herrührende Verwachsungslinien beobachten können, wohl aber an anormal gebauten Individuen, die dann meist eine gewisse Tendenz zur Verbänderung zeigten. Öfters habe ich z. B. zwei gegenständige Infloreszenzen an einem Knoten beobachtet. Die überzählige zeigte dann jedesmal deutliche Verwachsungslinien, die zum nächst unteren Blattpaar führten. Dieses entbehrte dann zumeist einen Blütenstand oder, wenn nicht, das nächstfolgende untere. Auch habe ich an keiner Pflanze, die nicht auch Spuren von Verbänderung zeigte, die Tatsache eines unvollständigen Anwachsens festgestellt, derart, „daß die Infloreszenz sich schon ein Stück unterhalb der beiden Vorblätter des neuen Sprosses vom Sympodium loslöste“. Wydler[17]) hat seinerzeit auch niemals partielle Anwachsungen bei den drei von ihm untersuchten Vincetoxicum-Arten feststellen können.

*) Daß die nämliche Stellung nicht bloß im fertigen Zustand, sondern auch schon in der ersten Anlage zu beobachten ist, kann nicht als Gegengrund gegen das Sympodium gelten, wenn Eichler ihn auch als solchen anführt.

Schumann[13]) hat sich durch eigene Untersuchungen von der Richtigkeit der Warmingschen Abbildungen überzeugt, kann aber auch zu keinem sicheren Schluß kommen und spricht, im Hinblick auf die Dichotomie des Vegetationspunktes, von „den auch sonst vorkommenden Fällen, die auf dem naturgemäß existierenden Grenzgebiete zwischen den beiden Sproßformationen liegen und welche einer objektiven, allgemein gültigen Lösung nicht zugänglich sind". Doch hält er das Anwachsen der Blütenstände infolge der eigenartigen Zweiteilung nicht für unmöglich, andererseits erklärt er sich betreffs der schiefen Blattstellung für die Wahrscheinlichkeit, daß ein sich stark entwickelnder Achselsproß (beim Sympodium) Anlaß zu dieser Verschiebung geben könnte. Dieser letzte Punkt ist sehr wichtig und wir wollen ihn für später im Auge behalten.

Frye[8]) berichtet, daß die Dolden von Asclepias tuberosa terminal seien. Es scheint aber nur eine bloße Behauptung zu sein, nachdem auch die beigegebene Zeichnung völlig unzureichend ist.

In neuester Zeit hat sich kein Autor mehr mit dieser Frage beschäftigt, auch über die am nächsten verwandte Familie der Apocyneen ist nichts Nennenswertes erschienen, obwohl darunter Vertreter sind, die den Asclepiadeen ganz analog gebaute Blütenstandsverhältnisse besitzen, wie z. B. die Gattung Vinca.

Schumann[13]) schreibt eigentümlicherweise unter den Apocynaceen gerade Vinca axilläre Infloreszenzen zu, während er für die anderen sympodiale Struktur vertritt*). Doch wurden auch seine „echten, axillären Einzelblüten" der Gattung Vinca schon sympodial umgedeutet, so von Wydler[17]) und Eichler[6]). Beide halten die blühenden Stengel für ein Sympodium vorzugsweise mit Schraubelwuchs. Diese Deutung, meint Schumann, könne nur theoretischen Wert beanspruchen; der „exakten Beobachtung" nach entstehe die Blüte tief unterhalb des fortwachsenden, dekussierte Blattpaare ausscheidenden Sproßgipfels als echter Seitensproß. Es fragt sich hier nur, was man unter „exakter Beobachtung" versteht; jedenfalls hätte Schumann das Wort „exakt" hier etwas vorsichtiger anwenden müssen.

Ähnlich wie Schumann äußert sich Church[3]). Er kann keine Spur einer Scheinachse finden und behauptet, die Sympodialtheorie sei auf rein akademische Betrachtung gegründet (on purely academic reasoning).

---

*) Darüber, daß die Blütenstände der übrigen Apocynaceen terminal oder ursprünglich terminal sind, kann man nicht im Zweifel sein.

Nach dieser notwendigen historisch-kritischen Betrachtung können wir uns jetzt fragen: Woran ist die Lösung des Problems bis heute gescheitert?

An zwei Dingen; nämlich einmal an der vielfach verbreiteten Sucht, alles in ein gegebenes Schema hineinzuzwängen und dabei unbequemes einfach zu ignorieren, oder als unwesentlich hinzustellen, und das andere Mal an der nicht minder gefährlichen Hartnäckigkeit, mit der eine Frage immer wieder von derselben Seite her angeschnitten wird, anstatt sie auch einmal von einem anderen, ganz neuen Standpunkte aus zu betrachten.

Danach muß bei der Lösung des Problems folgendes als Grundlage dienen: Alle Besonderheiten der blühenden Asclepiadeenpflanze haben in ihrer Gesamtheit die Grundlage der Untersuchung zu bilden. Da ferner, wie die Vegetationspunktstudien Warmings[16]) und Schumanns[14]) darlegen, die Asclepiadeen selbst in ihrem phylogenetisch fortgeschrittenen Stadium keinen Einblick in ihre frühere Entwicklung gestatten, müssen vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Wege beschritten werden. Und in diesem Falle liegt nichts näher, als auf die den Asclepiadaceen so nah verwandte, aber primitivere Familie der Apocynaceen zurückzugreifen. Auch in ihrem Blütenaufbau zeigen diese beiden Familien solche bedeutende Zusammenhänge, daß ältere Botaniker sie zu einer einzigen Familie verschmolzen. Nachdem nun die Entwicklung der Blüten von den Apocynaceen zu den Asclepiadaceen hin eine so geradlinige ist, darf man mit Recht vermuten: wenn die Blüten ein solches Verhalten zeigen, so müssen auch die Infloreszenzen, zum mindesten aber die Vegetationspunkte der Blütenstandsachsen bzw. blühenden Pflanzen den Charakter einer phylogenetisch jüngeren Stufe besitzen.

Besonders naheliegend ist es, hier gerade die Gattung Vinca einer besonderen Betrachtung zu unterziehen, die im äußeren Aufbau den Asclepiadeentypus am genauesten widerspiegelt. Hiervon erscheint wieder Vinca rosea als die passendste; denn wir finden hier eine Inflorenzenz mit zwei Blüten, nicht eine Einzelblüte wie bei Vinca major und minor. Ferner treffen wir auf eine ähnliche Abweichung von der dekussierten Blattstellung (nach dem Auftreten der ersten Infloreszenz) wie bei den Asclepiadaceen, nur mit dem einen Unterschied, daß die Achse der blühenden Pflanze nicht aus antidromen, sondern aus homodromen Gliedern aufgebaut ist (s. Fig. 1, Ziff. 1).

Infolgedessen findet nach dem zweiten Internodium kein Umwenden statt (so daß also die Blattpaare des ersten und dritten Gliedes

sich wieder decken müßten, also $\alpha\beta$ und $\alpha''\beta''$ im Diagrammm), sondern das Blattpaar des dritten Internodiums bildet denselben Winkel (125°) mit dem des zweiten, wie das zweite mit dem des ersten. Für unsere Sympodialtheorie, die wir im Folgenden vertreten wollen, hat dieser Unterschied keine Bedeutung.

Betrachten wir jetzt einmal den Vegetationspunkt von Vinca rosea, wie er in Fig. 2, Ziff. 1 dargestellt ist. Die Wydlerschen bzw. Eichlerschen Bezeichnungen habe ich mit Absicht auch hier an-

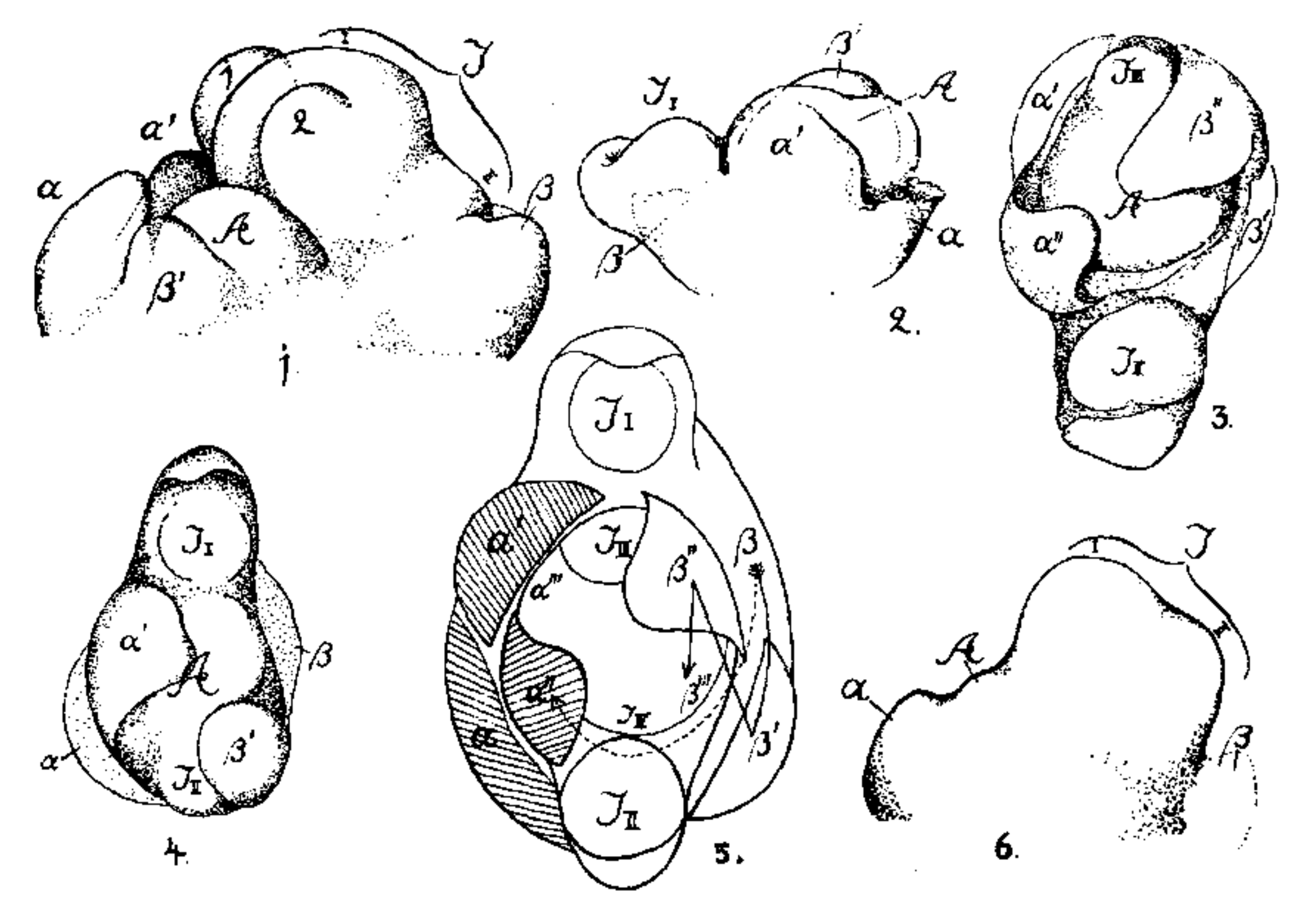

Fig. 2.
Ziff. 1 u. 6. Vinca rosea. Vegetationspunkt der blühenden Pflanze.
„ 2—4. Ceropegia Brownii. Vegetationspunkt der blühenden Pflanze.
„ 5. Schema der Vegetationspunktentwicklung einer blühenden Asclepiadacee.
Vergr. 141.

gewendet. α und β sind die beiden Vorblätter, A der zu dem (von Eichler so benannten) α-Vorblatt gehörige Achselsproß mit den beiden, die Blattstellung fortsetzenden nächst jüngeren Vorblättern α' und β'. β ist das zu der Infloreszenz J gehörige Vorblatt, die Infloreszenz selbst besteht aus zwei Blüten, von denen die obere schon beginnt, die Kelchblätter anzulegen. Ich glaube, es kann sich kein unbefangener Betrachter dieses Vegetationspunktes der Ansicht verschließen, daß der Blütenstand terminal ist. Jüngere Stadien, bei denen das Erscheinen des Achselsprosses noch kaum angedeutet ist, zeigen dies

noch eindrucksvoller (s. Fig. 2, Ziff. 6). Einen weiteren Beleg für die Terminalität der Infloreszenz bei Vinca rosea finde ich auch darin, daß, wenn ein Sproß aus irgend einem Grunde sein Wachstum abschließt, den Sproßabschluß ein Blütenstand bildet. Bei lückenlosen Serienschnitten von Vegetationspunkten blühender Pflanzen unterliefen mir des öfteren endständige Infloreszenzen, ohne daß es mir möglich gewesen wäre, irgend ein den Sproß fortsetzendes Gebilde aufzufinden.

Doch kehren wir zu Fig. 2, Ziff. 1 zurück. Hier ist gerade der Zeitpunkt getroffen, wo der Achselsproß durch seine nun einsetzende mächtigere Entwicklung beginnt die bis jetzt noch bestehende, rechtwinkelige Kreuzung der Blattpaare α' β' mit α β zu stören, so daß der Winkel β — A — β' größer als ein rechter wird, d. h. dieser Vorgang resultiert nicht nur aus dem Wachstum des Achselsprosses allein, sondern auch aus dem Widerstand, den die stark entwickelte terminale Infloreszenz dem Ausdehnungsbestreben des Achselsprosses entgegensetzt. Da dieser selbst noch jünger ist als der Blütenstand, kann man sagen, daß er in den Anfängen seiner Entwicklung eine mehr passive Rolle spielt, die er bei den Asclepiadeen mit einer von Anfang an aktiven vertauscht. Die Richtung, nach der er sich entwickeln kann, ist diejenige, wo ihm am meisten Platz zur Verfügung steht; auf unserer Zeichnung die Seite des Vegetationspnnktes, die dem bereits kräftig entwickelten Kelchblatt 1 der ersten Blüte abgewendet ist. Auf diese Weise kann es geschehen, daß die Insertion des Vorblattes α eine Verschiebung zugleich mit einer Drehung erfährt, durch die einerseits die Stellung von α und β im Winkel von 180° gestört wird, andererseits aber auch die beiden Vorblätter des Achselsprosses ihren rechten Winkel mit dem vorhergehenden Blattpaare verlieren. So können dann im fortgeschrittenen Stadium die beiden Blätter nach einer Seite etwas zusammengerückt erscheinen und zwar ist der größere Winkel, wenn er vorhanden ist, auf der Seite, wo die später erwähnte sozusagen „extraaxilläre" jüngere der beiden Blüten zu stehen kommt. Auf dem Diagramm (Fig. 1, Ziff. 1) ist dies so angedeutet, daß die Infloreszenzen nicht direkt vor den Blättern stehen. Diese Verschiebung der beiden Blätter ist ja auch eine bei den Asclepiadeen sehr häufige Erscheinung [vgl. Eichler[10]), p. 258]. Dazu kommt noch, daß der Achselsproß sich nicht senkrecht nach oben erheben kann, da ihm dies die über ihm stehende Blüte I nicht gestattet. Infolgedessen weicht er aus, wächst in einem schiefen Winkel nach oben und verharrt in dieser Stellung solange, bis die beiden Blüten I und II ihr Entwicklungsstadium bis zum Verblühen bzw. Fruchtansatz durchlaufen haben. Erst dann er-

starkt er vollständig und stellt sich tatsächlich in die Richtung des vorhergehenden Internodiums. Dies ist auch der Grund dafür, daß wir hier noch keine sog. „extraaxillären" Blütenstände finden wie bei den Asclepiadeen. Weil nämlich die Infloreszenz das ältere und stärkere Gebilde ist, läßt sie sich nicht so leicht von dem schwächeren Achselsproß auf die Seite hinausdrängen und behauptet den ihr angestammten Platz, bis sie ihren Entwicklungszyklus abgeschlossen hat. Erst von diesem Augenblicke an verwischen sich die letzten noch am Vegetationspunkt zu beobachtenden Spuren der ursprünglichen Endständigkeit des Blütenstandes. Man kann eigentlich drei Stadien unterscheiden: Eines, wo die Infloreszenz die Vorherrschaft hat, ein mittleres, wo sich Blütenstand und Achselsproß die Wage halten, und ein drittes, wo der Achselsproß die führende Stellung einnimmt.

Schon am Ende des mittleren Stadiums beginnt noch eine andere Erscheinung aufzutreten. Bis jetzt lagen die Vorblätter α und β, der Achselsproß A, die Blüten I und II ungefähr in einer Linie (Fig. 2, Ziff. 1). Das ändert sich jetzt, indem die beiden Blüten, die ursprünglich in der Medianlinie der Vorblätter α und β lagen, nun durch den Achselsproß nach außen gedrückt werden. Da sie aber hintereinander keinen Platz finden wegen ihres β-Blattes, das unverrückbar mit der Achse verbunden ist, müssen sie seitlich einander ausweichen und gelangen so in eine transversale Stellung zur Medianlinie, wobei die jüngere der beiden Blüten schon häufig zu einer kleinen „Extraaxillarität" verurteilt wird. Wieweit diese Verschiebungen der beiden Blüten jedesmal gehen, darüber ist keine Norm festgelegt. Ich glaube aber mit Recht darauf hinweisen zu dürfen, daß mit dieser Verschiebung besonders der jüngeren Blüte bereits die erste Andeutung für die sog. „Extraaxillarität" der Asclepiadeen-Infloreszenz gegeben ist. Beifügen möchte ich noch, daß wir bei jedem Wirtel von Vinca rosea eine + und — Seite feststellen können; die geförderte Seite ist diejenige, die den Achselsproß erzeugt. Dies äußert sich auch darin, daß die Blätter dieser + Seite, nämlich die α-Blätter, größer sind als die der — Seite (s. Diagramm). Schon am Vegetationspunkt (Fig. 2, Ziff. 1) kann man sehen, daß Blatt α weiter entwickelt ist als Blatt β.

Nach diesen Ausführungen dürfte es nun sicher nicht zu schwer fallen, durch vergleichende Betrachtung die Analogie mit den Asclepiadeen zu finden. Es läßt sich das ganze Problem mit einem Schlaglicht erhellen, wenn man sich vorstellt, daß das für Vinca erwähnte Stadium I bei der Bildung der Asclepiadeen-Infloreszenz von Anfang an gar nicht durchlaufen wird, sondern sofort am Vegetations-

punkt schon Stadium II erscheint, indem also terminaler Blütenstand und Achselsproß beide zu gleicher Zeit und gleich stark angelegt werden. Oder mit anderen Worten: Die Tendenz des Achselsprosses, die endständige Infloreszenz immer wieder zur Seite zu werfen und sich an ihrer Stelle in die Fortsetzung des Sprosses zu stellen, hat sich dem Asclepiadeen-Vegetationspunkt während der langen phylogenetischen Entwicklungszeit so stark eingeprägt, daß er nun von Anfang an schon am Vegetationspunkt als ein mit der terminalen Infloreszenz quantitativ gleichwertiges Gebilde erscheint.

Diese Tatsache äußert sich in der von Warming[16]) und Schumann[14]) beschriebenen Dichotomie des Vegatationspunktes. Somit haben wir auch den Grund, warum man aus Warmings ausgezeichneten Abbildungen keinen Schluß auf die Terminalität oder Axillarität des Blütenstandes ziehen konnte. Die Ausgestaltung des Infloreszenz-Vegetationspunktes befindet sich eben bereits auf einer phylogenetisch schon sehr weit fortgeschrittenen Stufe, die den ursprünglichen Zustand gar nicht mehr erkennen läßt. Die Asclepiadeen sind das Endglied einer Entwicklungskette, das ohne Kenntnis des vorhergehenden Gliedes unverständlich ist. Dies Prinzip sehen wir an anderer Stelle auch in der Ausbildung der eigenartigen Blüten obwalten*).

Fig. 2, Ziff. 2 zeigt einen Vegetationspunkt von Ceropegia Brownii in Seitenansicht, Ziff. 4 von oben. Blatt β gehört zur Infloreszenz J_I, die bereits eine Braktee angelegt hat; Blatt α ist das zum Achselsproß A gehörige Mutterblatt. Dieser hat ebenfalls schon das die Sproßfolge fortsetzende Blattpaar α'—β' gebildet und schickt sich gerade an, durch eine Einsenkung in der Mitte sich zu halbieren, wobei die rechte Hälfte wieder zu einer Infloreszenz wird (mit dem Vorblatt β') und die linke (mit dem Vorblatt α') das vorhergehende Spiel wiederholt und nun wieder nach der linken Seite die nächste Infloreszenz abgibt. Hätten wir Vinca vor uns, so dürfte jetzt die an dritter Stelle erscheinende Infloreszenz nun nicht über der erst gebildeten erscheinen, sondern müßte wegen der Homodromie der einzelnen Sproßglieder die Infloreszenz II in einem Winkel schneiden, der dem von dem Blattpaar $\alpha\beta$ mit $\alpha'\beta'$ gebildeten ungefähr entspricht. Da wir hier aber antidrome Sproßglieder vor uns haben, kommt das dritte Blattpaar $\alpha''\beta''$ wieder in

*) Es liegt hier derselbe Fall vor, wie Warming[16]) und Goebel[9]) für die Ranken der Ampelideen ausführen. Der ursprünglich sympodiale Aufbau ist hier tatsächlich monopodial geworden, indem die ehedem terminale Ranke aus dem Achsenscheitel selbst durch ungleiche Teilung desselben hervorgeht, wobei der andere Teil die Rebe fortbildet.

eine Orthostiche mit $\alpha\beta$ zu stehen und die zugehörige Infloreszenz J_{III} ebenso über J_I.

Der Grund zur Verschiebung der ursprünglich dekussierten Blattstellung ist aus Fig. 2, Ziff. 4 deutlich zu ersehen. Infolge des mächtig angelegten Achselsprosses A scheint die Infloreszenz I ganz an die Peripherie hinausgedrückt, zwischen die beiden Blätter α und β, so daß sie eigentlich nun da steht, wo sich Blatt α' des Fortsetzungssprosses ungefähr einfinden sollte. Dieses (α') sucht sich nun seinen Platz in der Lücke zwischen α-Blatt und Infloreszenz I, wobei auch Korrelation mitspielen dürfte, insofern, als sich nicht gerade unmittelbar über der nährstoffbedürftigen Infloreszenz ein neues Organ entwickeln kann. So kreuzen sich nun die beiden Blattpaare in einem spitzen Winkel (s. Fig. 2, Ziff. 3), während von dem dritten noch nicht angelegten Blattwirtel Blatt α'' sich zwischen α' und J_{II}, Blatt β'' zwischen β' und J_I einschalten wird, also im wesentlichen wieder über α und β.

Fig. 2, Ziff. 3 zeigt einen anderen Vegetationspunkt von Ceropegia Brownii, der sich in einem etwas fortgeschritteneren Stadium befindet, aber die entgegengesetzt angelegte Infloreszenz zeigt, die oben als J_{II} bezeichnet ist. Die Benennung der einzelnen Organe habe ich der Übersichtlichkeit halber und zum besseren Vergleich so gewählt, als ob dieser Vegetationspunkt sich aus dem soeben beschriebenen entwickelt hätte, wie es auch der tatsächlichen Aufeinanderfolge entspricht.

Fig. 2, Ziff. 5 zeigt das Schema, wie man sich die Herausentwicklung des im zweiten Vegetationspunkt gezeigten Verhältnisses aus dem im ersten gezeigten zu denken hat. Die beiden Orte, an denen das zu J_{III} gehörige Blattpaar erscheinen wird, sind mit α''' und β''' benannt. Man sieht nun deutlich die Antidromie. Denn hätten wir Vinca vor uns, dann müßte das auf β' folgende Blatt, zu dem J_{III} gehört, nicht an der mit β'' bezeichneten Stelle, sondern an derjenigen von α'' sein, in der spiraligen Richtung, wie sie der gestrichelte Pfeil zeigt. Dies ist aber nicht der Fall, sondern die Richtung kehrt zu β'' um, wie der ausgezogene Pfeil dartut. Zu β''' gehört dann die noch nicht angelegte Infloreszenz IV. So können wir also den ganzen Asclepiadeen-Vegetationspunkt durch eine ungefähr in der Medianlinie der Infloreszenzen gezogene Linie in zwei Hälften teilen, eine + Seite mit den α-Blättern (schraffiert), die jedesmal den Achselsproß erzeugen, und eine — Seite, die die β-Blätter mit den Infloreszenzen trägt. Diese (die Infloreszenzen) sind nicht genau in einer Ebene, sondern in einem Winkel von etwas weniger als 180°, je nach Eigentümlichkeit der Art, gegen die β-Blätter zusammengeneigt.

Es sei mir noch gestattet, den in Fig. 2 Ziff. 4 gezeichneten Vegetationspunkt von Ceropegia Browni mit dem von Asclepias syriaca, wie ihn Warming[16]) abgebildet hat, zu vergleichen (Tabelle 4, Nr. 7). Zu diesem Behuf ist die Warmingsche Zeichnung umgekehrt zu orientieren. Dann entsprechen sich die einzelnen Benennungen wie folgt:

$$\left.\begin{array}{lcl} \alpha'\beta' & = & b^1 b^1 \\ J_{II} & = & g \\ b & = & \beta \\ \alpha''\beta'' & = & a^1 a^2 \\ A & = & P \end{array}\right\} \text{der Warmingschen Figur.}$$

Man sieht deutlich, daß die Gattung Asclepias genau dieselben Verhältnisse aufweist wie Ceropegia.

Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich noch auf Grund makroskopischer Beobachtungen eine Lanze für die Terminalität der Asclepiadeen-Infloreszenz brechen.

Zunächst sei auf eine nicht zu übersehende Besonderheit aufmerksam gemacht, die ich besonders an Infloreszenz-Sprossen von Asclepias curassavica beobachtet habe. Dort besitzt von jedem Blattpaar immer das auf der — Seite befindliche Blatt eine kräftige Achselknospe, die wohl ohne weiteres dem Achselsproß der + Seite, der die endständige Infloreszenz zur Seite gedrängt hat, als morphologisch gleichwertig betrachtet werden kann. Man findet allerdings nicht selten auch in den Achseln der + Blätter kleine Knospen, wodurch jedoch obige Behauptung nicht hinfällig wird; denn Beiknospen sind für die Asclepiadeen keine seltene Erscheinung. Außerdem sind diese Beiknospen auch dadurch von den normalen der — Blätter unterschieden, daß sie an Größe weit hinter denen des entsprechenden — Blattes zurückstehen.

Schließlich sei eine Beobachtung von Wydler[17]) der Vergessenheit entrissen, die er in Flora 1857 (p. 3) beschreibt und in Fig. 2 abbildet. Es handelt sich um eine terminale Infloreszenz, die bei stärkeren Exemplaren von Vincetoxicum officinale besonders gegen den Herbst hin erscheint. Sie befindet sich in der Gabel zweier Seitenzweige, die ihrerseits aus der Achsel desjenigen Blattpaares entspringen, das der untersten (und zugleich ersten) Infloreszenz unmittelbar vorausgeht. Mir selbst war es leider nicht vergönnt, diese Beobachtung an den mir zugänglichen Exemplaren zu machen; ich möchte aber auf Fig. 3, Ziff. 1 hinweisen, die ganz dasselbe Bild für Asclepias curassavica wiedergibt, wie es Wydler für Vincetoxicum zeichnet. Diese endständige Infloreszenz in der Gabel zweier Seitentriebe erschien spontan an einem einzigen Individuum der für experimentelle Zwecke von mir

kultivierten Pflanzen von Asclepias curassavica. Die Ursache dieser plötzlichen Änderung entzog sich leider der Beobachtung und so gelang es auch nicht, diese Erscheinung experimentell zu wiederholen. Von der Gattung Asclepias neigt besonders Asclepias Cornuti dazu, spontan endständige Infloreszenzen zu bilden, was ich bei den im Freiland des Gartens gezogenen Exemplaren sehr gut beobachten konnte. Besonders häufig trat der Fall auf, daß der Blütenstand den Endabschluß des

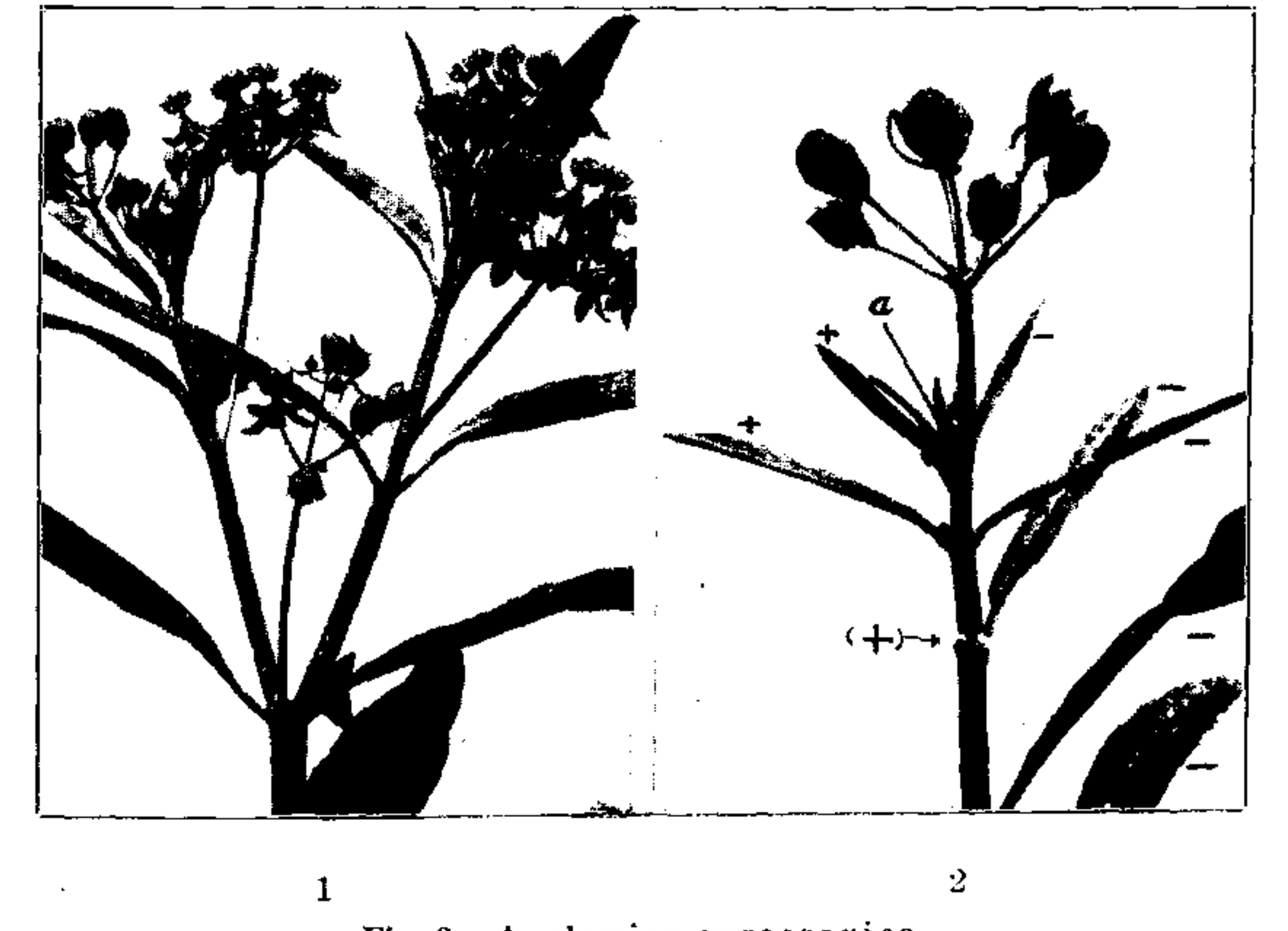

Fig. 3. Asclepias curassavica.

Ziff. 1. Gabelige Verzweigung. Vergr. $^1/_3$.
„ 2. Experimentell erzeugte endständige Infloreszenz. Vergr. $^2/_3$.

Sprosses bildet, während der Achselsproß, anstatt sich mächtig zu entwickeln, im Wachstum zurückbleibt und schließlich verkümmert.

Diese Erscheinung leitet über zu den Ergebnissen, die ich auf experimentellem Wege bei Asclepias curassavica erhalten habe.

Experimentelles.

Insgesamt wurden für diese Zwecke, von der oben erwähnten abgesehen, 62 Topfpflanzen von Asclepias curassavica herangezogen. Der leitende Gedanke dabei war, durch irgend ein Mittel den Achselsproß der + Seite zu beeinflussen und zwar derart, daß er überhaupt nicht

mehr ausgebildet wird, oder zum mindesten nicht mehr die Kraft findet, die Infloreszenz auf die Seite zu werfen. Dies gelang am besten durch Hungerkultur, indem nur soviel Wasser gereicht wurde, als zur Erhaltung des Lebens unbedingt notwendig war; dadurch sollten dem Achselsproß die zu seinem üppigen Wachstum notwendigen Baustoffe entzogen werden. Mit dieser Behandlung kombinierte ich auch Entblättern der + bzw. — Seite und vollständiges Entblättern bis zum letztentwickelten, aber bereits assimilationstüchtigen Blattpaar. Von den insgesamt 62 Pflanzen beließ ich bei 30 den normalen Habitus, bei je 10 entfernte ich die + bzw. — Blätter und bei 12 alle bis auf die obersten. Mit der Kultur wurde begonnen Anfang April; die folgende Tabelle zeigt das Ergebnis Ende August desselben Jahres (1920).

	Gesamtzahl	vertrocknet	mit endständ. Infloreszenz	ohne endständ. Infl., normal
I. normal belassene	30	6	4	20
II. — Blätter entfernt	10	5	1	4
III. + Blätter entfernt	10	1	4	5
IV. fast ganz entblättert . . .	12	7	1	4

Wie die Pflanzen mit endständiger Infloreszenz aussahen, zeigt Fig. 3, Ziff. 2 (a = Achselsproß); sie erinnert an die bereits bei Asclepias Cornuti erwähnte Erscheinung. Die abgebildete Pflanze entstammt der Kultur von Rubrik III, also denen, die der + Blätter beraubt wurden. Hier ist es auffallend, daß sich die beiden Typen, der künstliche und der normale, fast die Wage halten; jedenfalls ist es hier am besten gelungen, durch Kombination der Hungerkultur mit Entblätterung der + Seite die Bildung des Achselsprosses hintanzuhalten. Daß natürlich manche der Versuchspflanzen bei dieser Behandlung vertrockneten und zugrunde gingen, ließ sich nicht vermeiden und liegt in der Natur der Sache.

Ein anderer Versuch sollte zeigen, ob sich nicht auch der Achselsproß der — Seite zu ebenso kräftiger Entwicklung veranlassen ließe, wie jener der + Seite (um also die von Wydler[17]) erwähnte gabelige Verzweigung zu bekommen). Zu diesem Zwecke unterzog ich 25 Stück von Asclepias curassavica während der Monate August—September 1920

der Kohlensäurekultur. Aber leider zeitigte der Versuch kein Ergebnis; der Gruud hierfür ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, daß während der wochenlangen Regenperioden dieser Monate die dargebotene Kohlensäure infolge Lichtmangels nicht zur Wirkung kam.

II. Teil. Gynostegiumentwicklung und Klemmkörperbildung.

Die folgenden Untersuchungen können nicht den Anspruch machen, erschöpfend zu sein, sondern bezwecken nur, einen Weg zu weisen, wie man die mannigfaltigen Erscheinungen in der Ausbildung des Griffelkopfes bzw. Gynostegiums bei den Apocynaceen und Asclepiadaceen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt betrachten kann.

1. Kapitel. Die Reduktion der Pollenfächer auf zwei.

Das Andröceum der Asclepiadaceen zeichnet sich dadurch aus, daß jede Anthere nur 2 Pollenfächer besitzt, in denen je 1 Pollinium gebildet wird. Nur bei der Gattung Secamone haben wir gedoppelte Pollinien. Es ist fraglich, ob dies ein Zeichen für Primitivität ist, insofern, als es hier noch zu keiner Reduktion gekommen ist, oder ob sich hier die Pollinien, früher auch einfach, nun sekundär wieder, etwa durch eine „falsche Scheidewand"*), verdoppelt haben. Letzteres wäre nicht unwahrscheinlich, wenn man annimmt, daß die Zweizahl der Pollenfächer doch ursprünglich dadurch entstanden ist, daß ein Loculament steril blieb und die Baustoffe dafür anderen Zwecken dienstbar gemacht wurden. Dieser andere Zweck wäre nämlich die Ausbildung der sog. „Leitschienen", die schon bei den Apocynaceen in der Unterfamilie der Echitoideae eine Rolle spielen. Leider ist es mir nicht gelungen, Bestimmtes über die Entwicklungsgeschichte dieser gedoppelten Pollinien zu beobachten, da mir nur Herbarmaterial zur Verfügung stand.

---

*) In diesem Zusammenhange möchte ich auf eine Erscheinung hinweisen, die ich bei Thevetia neriifolia, einer Apocynacee, beobachtete. Hier entwickelt sich nicht der ganze Inhalt des Pollensackes zu Pollen, sondern bei Bildung der Pollenmutterzellen bleiben sterile Gewebsplatten zurück, die brückenförmig von der einen zur anderen Wand des Pollenfaches ziehen, ganz so wie bei gewissen Onagraceen (s. Goebel 9, p. 731). Vielleicht könnten sich auf dieselbe Weise die Pollinien von Secamone gedoppelt haben, indem sich bei der Brückenbildung ein gewisses System ausgebildet hat und die Platten eine gemeinsame Richtung einnehmen.

Um uns aber eine Vorstellung über die Art der Reduktion von vier Pollenfächern auf zwei zu machen, halten wir uns an einen Vergleich mit den erwähnten Apocynaceen (bzw. Echitoideae). Die Anthere von Apocynum cannabinum zeigt folgendes Bild (s. Fig. 6, Ziff. 2): Sie ist dithecisch, mit je zwei Loculamenten. Von diesen ist jedesmal das Innere mächtiger entwickelt als das Äußere, sowohl was den Durchmesser betrifft als die Länge. Insbesondere reicht das äußere Loculament nicht so weit nach unten wie das innere, dafür ist es aber in einen schwanzartigen Fortsatz (s) verlängert, während sich zugleich der Außenrand leistenförmig verdickt (l). Schumann[13]) sagt wohl nicht ganz richtig, die äußeren Loculamente seien im Gegensatz zu den inneren nicht bis zum Grunde mit Pollen angefüllt. Wenn er die schwanzartigen Fortsätze selbst noch zum Loculament rechnet, dann stimmt das schon; doch müßte er dann dasselbe auch von den inneren Fächern behaupten und in diesem Falle würde dann die Apocynum-Anthere ganz den Charakter einer versatilen Anthere bekommen, bei der die basalen Hälften steril geworden und anderen Zwecken dienstbar gemacht sind.

Uns interessiert hier die Ursache der Sterilität und da wieder besonders die Sterilität des äußeren Loculaments wegen der Schlüsse, die daraus auf die Asclepiadaceen gezogen werden können. Es ist zu beachten, daß dort, wo keine geschwänzten Antheren und Leitschienen vorhanden sind, auch die Pollenfächer alle gleichmäßig mit Pollen angefüllt sind, während da, wo die Theken schwanzartig verlängert und ihre Ränder leistenförmig verdickt sind, die äußeren Loculamente nicht „bis zum Grunde" mit Pollen gefüllt sind. Dieses gilt im allgemeinen für die Echitoideae*), jenes für die Plumieroideae. Es ist ein deutlicher Beweis für die innige Beziehung zwischen beginnender Ausbildung von sog. Leitschienen und Sterilwerden der äußeren Loculamente. Denken wir uns dies noch gesteigert, dann haben wir die mächtig ausgebildeten Leitschienen der Asclepiadaceen bzw. Cynanchoideae und das gleichzeitige gänzliche Verschwinden der äußeren Pollenfächer.

Engler[7]) kommt zu demselben Resultat durch rein ontogenetische Betrachtungen und sagt: Es werden nur zwei Fächer angelegt und

*) Eine Ausnahme, die ich bei Nerium Oleander fand, spricht nicht dagegen. Dort sind nämlich trotz der pfeilartigen geschienten Antheren beide Pollenfächer ganz gleichmäßig tief mit Pollen gefüllt. Aber einmal ist der Durchmesser des äußeren Faches ein geringerer und dann kann auch der Fall eingetreten sein, daß der Pollen des äußeren Faches, wenngleich äußerlich normal ausgebildet, nicht bestäubungsfähig ist. Dies wäre auch noch für Apocynum cannabinum zu untersuchen.

zwar sind dies die beiden vorderen, die deshalb allein zur Entwicklung gelangen, weil zur Zeit, wo die Bildung der Pollenmutterzellen beginnt, die hintere Hälfte des Staubblattes noch nicht vollständig entwickelt ist. Engler meint aber, entgegen den obigen Untersuchungen, daß die hinteren Pollenfächer zur Bildung des blumenblattartigen Anhängsels verwendet würden. Von der Beziehung zu den Leitschienen erwähnt er gar nichts.

Eine Sonderstellung nimmt in dieser Beziehung bei den Asclepiadaceen die Unterfamilie der Periplocoideen ein. Hier ist die obenerwähnte Beziehung zwischen Leitschienen und äußeren Loculamenten ganz besonders auffallend, weil im umgekehrten Sinn vorhanden. Denn Periploca ist eine Asclepiadacee, hat aber keine Leitschienen, konsequenterweise haben sich jedoch auch wieder die normalen Theken mit zwei Loculamenten eingestellt, die alle gleichmäßig mit Pollen angefüllt sind. Aus diesem Grunde halte ich Schumanns [13, 14]) Parallelisierung der Plumieroideae-Periplocoideae einerseits — der Echitoideae-Cynanchoideae andererseits für sehr berechtigt.

Bezüglich der Anordnung der Pollinien innerhalb der Antheren und ihrer Lagebeziehung zu den Klemmkörpern findet Schumann [13]) zweierlei verschiedene Arten, nach denen die Unterfamilie der Cynanchoideae wieder aufgeteilt werden kann. Die eine Gruppe (A) umfaßt alle jene Gattungen, bei denen sich die Pollinien im sog. „Grundkörper", dem mit den Leitschienen ausgestatteten Teil der Anthere, befinden (wobei die Pollinien von den Armen des Klemmkörpers herabhängen), die andere Gruppe (B) alle jene Gattungen, bei denen die Pollinien sich im sog. „Endkörper", einem Konnektivfortsatz der Anthere, befinden (wobei die Pollinien an den Armen des Klemmkörpers aufrecht oder mindestens horizontal stehen). Die Sache mit dem „Endkörper" klingt unwahrscheinlich. Was zunächst die Stellung der Arme zu den Pollinien betrifft, so kommt der Unterschied doch in erster Linie davon, daß bei den einen (z. B. Vincetoxicum) der Klemmkörper mehr am oberen Rand des konischen Griffelkopfes ausgeschieden wird, während bei den anderen (z. B. Ceropegia) der Klemmkörper mehr am unteren Rand des Griffelkopfes gebildet wird. So geschieht es, daß im ersten Fall die Pollinien unterhalb der Klemmkörper, im zweiten Fall seitlich oder oberhalb der Klemmkörper zu liegen kommen. Es ist hier nicht etwa eine nachträgliche Verlagerung der Klemmkörper eingetreten, sondern dieser Zustand findet sich schon im Jugendstadium. Die Tatsache, daß das Pollinium höher am Gynostegium als der Klemmkörper angebracht ist, berechtigt also nicht zur Behauptung, daß bei Gruppe B

die sporogene Schicht höher hinauf in den Konnektivfortsatz verlegt wäre. Außerdem können doch auch die Antheren in ihrer Gesamtheit höher am Griffelkopf angebracht sein; der Endeffekt in der Lagebeziehung zum Klemmkörper ist der gleiche. Schließlich können sich die beiden Vorgänge miteinander kombinieren.

Wenn man die Antheren von Ceropegia entwicklungsgeschichtlich untersucht, erhält man entschieden nicht den Eindruck, als ob derjenige Teil, in dem sich die Pollenmutterzellen gerade differenzieren, der Konnektivfortsatz wäre, sondern das Bild der jungen Ceropegia-Anthere weist zweifelsohne eine Ähnlichkeit mit der von Vincetoxicum auf. Bei beiden ist oberhalb der Pollinien eine Einschnürung zu verzeichnen, die nach Schumann[13]) immer den „Grundkörper" vom Konnektivfortsatz trennt. Sollte die Einschürung, die auch bei Ceropegia den sporogenen Teil der Anthere vom Konnektivfortsatz trennt, nicht morphologisch genau dasselbe sein wie bei Vincetoxicum auch? Freilich, an der ausgewachsenen Anthere ist davon nichts mehr zu sehen. Dies läßt mich vermuten, daß Schumann hier die Entwicklungsgeschichte nicht befragt hat.

Aber angenommen, Schumann hätte mit seiner Ansicht von der Verlegung der sporogenen Schicht in den Konnektivfortsatz wirklich recht, dann würde die schon bei den Echitoideae einsetzende Ausbildung der Leitschienen auf Kosten des sporogenen Gewebes soweit fortgeschritten sein, daß bei völliger Sterilität der eigentlichen Anthere ein „so untergeordnetes Organ" wie der Konnektivfortsatz zur Pollenerzeugung herangezogen wird.

2. Kapitel. **Die fünfkantige Gestalt des Griffelkopfes.**

Diese ist bereits bei den Apocynaceen zu beobachten und zwar bei der Unterfamilie der Echitoideae. Sie zeigt bei allen ihren Vertretern eine feste Verbindung des Andröceums mit dem Narbenkopf, während die Plumieroideae keinen oder nur einen sehr losen Zusammenhang aufweisen. Uns interessiert hier zunächst nicht die Tatsache des Zusammentretens der Antheren mit dem Griffelkopf in ihrer Einwirkung auf die Gesamtblüte, sondern die Veränderung der äußeren Gestalt des Griffelkopfes allein, die schon bei den Echitoideae eingeleitet wird und bei den Asclepiadaceae ihre höchste Ausbildung erreicht.

Das Eigenartige ist nämlich, daß der Narbenkopf die Form eines fünf- (bzw. zehn-)seitigen Konus zeigt, während er in seinem ganzen inneren Aufbau zweiteilig ist, ebenso wie das Gynäceum auch, das aus

zwei Fruchtblättern besteht. Auf welche Weise erklärt sich dieser Widerspruch des inneren Aufbaues mit der äußeren Gestalt?

Zur Lösung dieser Frage sei wieder auf die primitiveren Verhältnisse bei den Apocynaceen zurückgegriffen. Und hier bekommen wir schon einen Wink, der uns die Lösung des Rätsels weist, wenn wir beachten, daß der Narbenkopf nur da eine normale drehrunde Form besitzt, wo die Antheren in keiner festen Verbindung mit ihm stehen. (Der Umstand, daß der Narbenkopf, obwohl aus zwei Griffeln gebildet, nun nicht auch äußerlich zweiteilig ist, sondern einen annähernd kreisrunden Querschnitt zeigt, braucht uns nicht weiter zu beirren; denn embryonales Gewebe, dem durch mechanische Einflüsse kein Zwang angetan wird, hat wohl meist das Bestreben, sich nach allen Richtungen gleichmäßig auszudehnen. Apikal wird der Griffelkopf immer von einem zweilappigen Gebilde abgeschlossen, in das sich die Gefäßbündel des zweiteiligen Griffels bzw. Fruchtknotens fortsetzen.) Also sind es die Antheren, die durch ihre mit dem Griffel eingegangene Verbindung ursächlich die äußere Gestalt desselben bestimmen. Und zwar ist es speziell der Druck, den die Staubblätter der freien Entwicklung des Griffelkopfes entgegensetzen; sie hemmen ihn an den Stellen, wo sie in Form der vorspringenden Theken in die Blütenhöhle hineinragen und gestatten eine Weiterentwicklung nur da, wo ihre Formen von der Blütenhöhle zurückspringen, also am Konnektiv und ganz besonders an der Begrenzung zweier benachbarter Staubbeutel. Die innere Oberfläche des Antherenringes ist die Form, in die gewissermaßen das plastische Material des Griffelkopfes hineingegossen wird. Auf diese Weise erhalten wir einen fünf- bzw. zehnteiligen Narbenkopf, der entwicklungsgeschichtlich in dem Moment diese Form annimmt, wo er bei einsetzendem Längenwachstum an die Antheren stößt.

Daß es wirklich auch der Druck der Antheren ist, der die Vielkantigkeit des Griffelkopfes bedingt, ließe sich beweisen durch einen Versuch, der normalen Entwicklung eines derartigen Griffelkopfes in die Arme zu fallen und im geeigneten Augenblick seinem plastischen Gewebe die Form hinwegzunehmen, in die es sich hineinpreßt. Dann müßte es sich, wenn wirklich die Antheren gestaltbestimmend sind, nach Wegfall dieser Hemmungen zu einem gewöhnlichen runden Narbenkopfe auswachsen. Man könnte nun daran denken, an einer entsprechend jungen Blüte einfach die jungen Antheren herauszupräparieren und dann an der ausgewachsenen Blüte zu beobachten, wie sich der Griffelkopf nun ohne Einwirkung der Antheren ausgebildet hat. Ich versuchte dies mit vieler Mühe bei Asclepias curassavica unter Zuhilfe-

nahme des Präpariermikroskopes, bekam aber leider kein Resultat, weil die Operation für die noch äußerst zarte Blüte immer „letal" verlief. Schon im frühesten Jugendstadium stellt sich die Verbindung zwischen Griffel und Staubblättern ein und diese embryonalen Gewebe ertragen naturgemäß weder ein Herausnehmen der Antheren noch ein Abtöten mit heißer Nadel. Die Blüten gingen alle am Vertrocknen zugrunde, nachdem ja bereits das gewaltsame Öffnen der fest zusammenschließenden Blumenblätter einen sehr rohen Eingriff bedeutet.

Da kam mir die Natur selbst zu Hilfe. Die Blüte von Amsonia Tabernaemontana tut das von selbst, was ich gewaltsamer Weise bei Asclepias curassavica versuchte. Zu einer Zeit, wo der Griffelkopf noch in vollster Entwicklung begriffen ist, wird er von seiner Umklammerung durch die Staubbeutel befreit, indem sich diese durch Vermittlung der sich streckenden Blumenkrone allmählich von ihm abheben.

War er bis zu diesem Moment noch ausgesprochen fünf- bzw. zehnkantig, so verliert er nach Ablösung der Antheren diese Form vollständig und entwickelt sich zu einem drehrunden Gebilde wie die andern Plumieroideae-Griffel auch. Das zeigt, daß die Kantigkeit des Griffelkopfes ursächlich durch den Konnex mit den Antheren bedingt ist und verschwindet, sobald diese Verbindung zu einer Zeit aufgehoben wird, wo der Narbenkopf seine Entwicklung noch nicht abgeschlossen hat. Die Tatsache, daß ein Griffel seine Form durch die Antheren bekommt, dürfte in der Botanik auch sonst nicht selten sein, wenn auch nicht gerade häufig. Ich erinnere an den Griffel der Proteaceen, der durch ein enges von vier Staubblättern gebildetes Rohr hindurchgepreßt wird und dabei eine achtkantige Form erhält, wie Volkens[15]) in der Schwendener-Festschrift beschreibt.

3. Kapitel. **Die eigentliche Narbe.**

Sie stellt sich bei den Asclepiadaceen nicht etwa als die ganze Oberfläche des Griffelkopfes dar, sondern beschränkt sich auf dessen Unterseite, wo sie bei den Periplocoideae ringförmig ausgebildet ist. Diese ringförmige Ausbildung erfährt bei den Cynanchoideae eine Modifikation, indem sie jedesmal bis zu dem die Klemmkörper ausscheidenden Drüsengewebe nach oben hin ausstreicht und so früheren Beobachtern die Veranlassung gab, die Narbe auf fünf Stellen zu beschränken, die mit den Antheren alternierten. Jedenfalls kann man aber von fünf vertikal verlaufenden Streifen sprechen, von denen die obere Hälfte zur Bildung der Klemmkörper bestimmt ist, während der von hier nach unten bis zum Ansatz der beiden Griffel verlaufende

Teil zur Narbe gerechnet werden muß. Wie ist wohl diese Gestaltung der Narbe phylogenetisch zustande gekommen und wie erklärt sich die Arbeitsteilung dieser fünf Streifen wiederum in einen oberen, die Translatoren ausscheidenden und einen unteren empfängnisfähigen Teil?

Um diese Frage zu beantworten, möge wieder auf die primitiveren Verhältnisse bei den Apocynaceen zurückgegriffen werden. Die äußere Gestalt des Narbenkopfes gleicht hier oft einem längeren Zylinder (Vinca rosea), einem walzenförmigen Ellipsoid (Apocynum) oder einer mehr oder minder flachen kreisrunden Schachtel (Vinca major, minor, Amsonia). Oft ist der untere Rand des Zylinders oder der Schachtel in einen häutigen Saum ausgezogen, der z. B. bei Vinca rosea eine

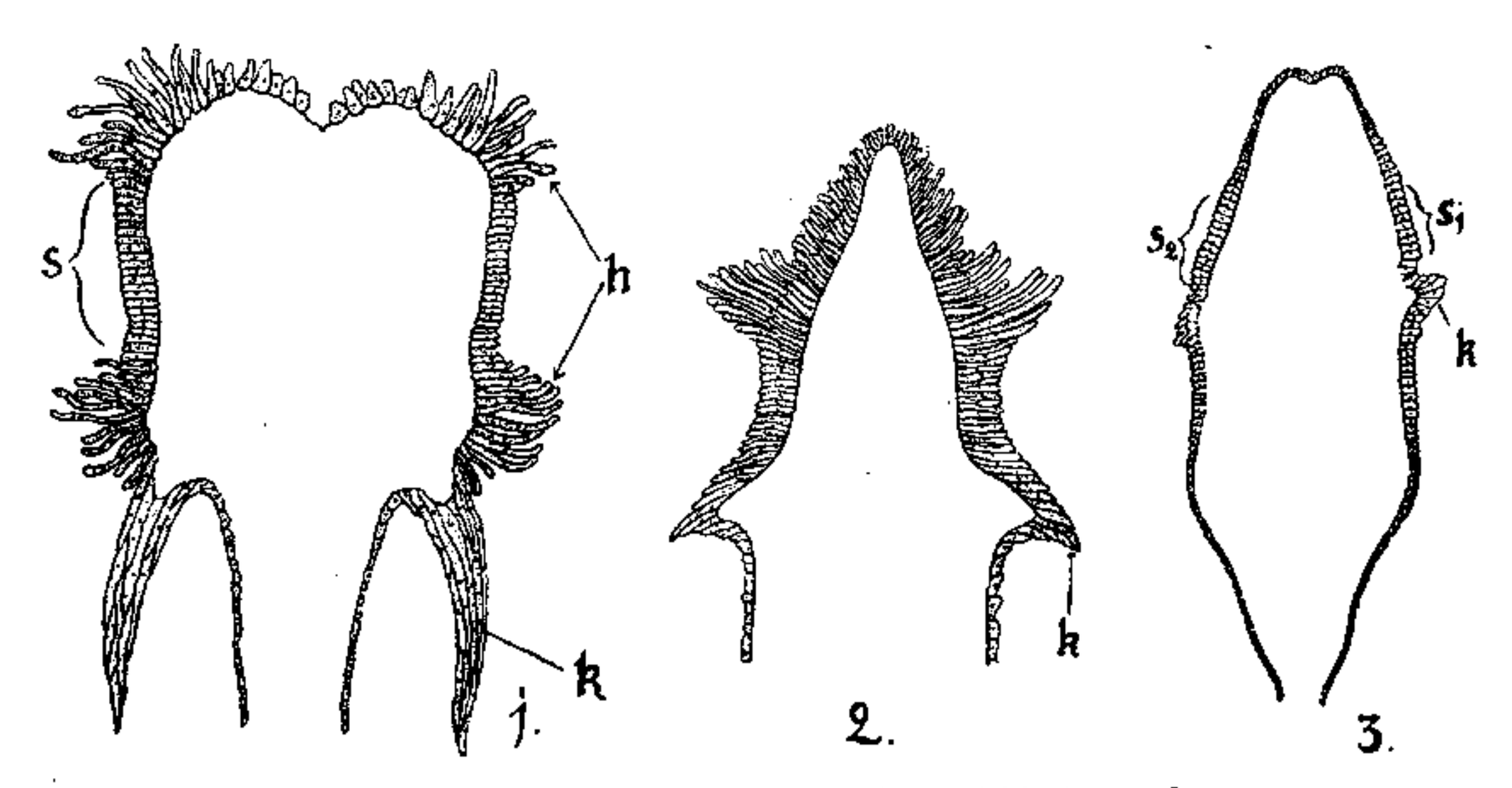

Fig. 4. Längsschnitte durch Griffelköpfe.
Ziff. 1. Vinca rosea. Vergr. 56. Ziff. 2. Nerium Oleander. Vergr. 41.
Ziff. 3. Apocynum cannabinum. Vergr. 41.

ansehnliche Entwicklung erfährt. Betrachten wir zuerst einen Vertreter der ursprünglicheren Plumieroideen, nämlich Vinca rosa. Fig. 4 Ziff. 1 zeigt einen Längsschnitt durch die Mitte des zylindrischen Griffelkopfes. Dieser schließt nach unten mit einem mächtig entwickelten Hautsaum (k) ab, der an einen Kragen oder ein umgestülptes Becherglas erinnert. Oberhalb dieses Kragens ist die ganze Seitenfläche des Zylinders dicht mit Papillen besetzt, die aber nicht alle gleichmäßig gebaut sind. Oben und unten befindet sich nämlich ein Ring längerer Haare (h), die ein viel breiteres Band kürzerer säulenförmiger Papillen (s) einschließen. Übergänge von den langen Haaren zu den Säulenpapillen sind vorhanden. Diese Säulenzellen sind es nach Hildebrand[10], p. 274, ganz besonders, die den für die Bestäubung notwendigen Klebstoff absondern.

Von Wichtigkeit dürfte meiner Ansicht nach auch sein, daß der Kragen entwicklungsgeschichtlich von nichts anderem als Papillen abstammt. Bei Vinca rosea ist es in fertigem Zustande nicht mehr ganz deutlich, ebenso bei Amsonia; bei dem Griffelkopf von Nerium Oleander jedoch sieht man ganz deutlich, daß der Kragen aus Zellen gebildet ist, die den anderen Papillen gleichwertig sind (Fig. 4, Ziff. 2). Sie sind ebenso wie die Schleimpapillen durch ihre etwas gelbe Farbe deutlich von dem anderen Griffelgewebe unterschieden.

Über den Vorgang der Bestäubung verweise ich auf Delpinos Ausführungen[5]) und Hildebrands Kommentar dazu, mit den vorzüglichen Figuren[10]). Meine eigenen Untersuchungen hatten hauptsächlich den Zweck, festzustellen, wo sich das eigentliche belegungsfähige Narbengewebe befindet, und nachzuprüfen, ob tatsächlich der Kragen die Hauptrolle beim Gelingen der Bestäubung spielt. Die Bestäubung selbst führte ich nach Angabe Delpinos mit einer Borste aus. Das Ergebnis war, daß es überhaupt keine Partie am ganzen Griffelkopf gibt, wo nicht der Pollen gekeimt und eingedrungen wäre, überraschenderweise auch auf der Griffeloberseite, die in praxi wohl nie dafür in Betracht kommt. Die Untersuchungen wurden an Hand von Mikrotom-Quer- und Längsschnitten gemacht, die mit Heidenhains Hämatoxylin und Lichtgrünnelkenöl gefärbt waren. Prozentual die meisten Pollenkörner waren am unteren Kranz der langen Haare unmittelbar über dem Becher gekeimt, dann folgten der obere Kranz und das dazwischen liegende breite Band des Zylinderepithels, dann der innere und äußere Rand des Kragens und zuletzt die Griffelkopfoberseite. Aber nicht nur vertikal gibt es keine Ausnahme, sondern auch horizontal nicht, so daß etwa der Narbenkopf nur da, wo der Insektenrüssel zwischen den Staubblättern hindurchgeführt wird, belegungsfähig wäre. Denn etwas anderes kann von Schumann[13]) nicht gemeint sein, wenn er von fünf Stellen der ringförmigen Zone spricht, die zur Belegung mit Pollen bestimmt sind. Freilich in der Natur wird der Fall nicht zu häufig eintreten, wo der Pollen an anderen als an den durch die Lücken zwischen den Antheren bestimmten fünf Orten abgestreift wird. Dies bedingt aber noch lange nicht, daß die Partien dazwischen steril wären. Sie können es wohl einmal werden im Laufe der phylognetischen Entwicklung, wenn sie infolge der eintretenden festeren Verbindung mit dem Andröceum eine Rückbildung erfahren, die ihren Höhepunkt bei den Asclepiadaceen erreicht. Diesen Verhältnissen auch bei den Echitoideae experimentell nachzugehen, ist mir nicht geglückt. Ich hatte nur Apocynum cannabinum zur Ver-

fügung, bei der alle Bestäubungsversuche scheiterten. Die Sterilität erstreckt sich anscheinend wie bei Apocynum androsaemifolium auch auf die Abkömmlinge ein und desselben Rhizoms.

Der Griffel von Apocynum cannabinum besteht aus einem walzenförmigen Doppelkegel, der in der Mitte einen ringsum laufenden horizontalen Ring trägt (k Fig. 2, Ziff. 3). Dieser Ring ist dem Kragen bei Vinca und Amsonia morphologisch gleichzusetzen. Die Antheren schließen wie ein Dach über dem Griffelkopf zusammen (Fig. 7, Ziff. 1, eine Anthere ist weggenommen) und sind mit ihren Filamenten an fünf Stellen mit dem Kragen in eine feste Verbindung getreten (die Verwachsungsstelle ist in Fig. 4, Ziff. 3 links zu sehen; vgl. ferner Querschnitt auf Fig. 4, Ziff. 1). Unser Interesse gilt auch hier wieder der eigentlichen Narbe. Es fällt vor allem der Mangel an langen Haarpapillen auf, die selbst bei Nerium noch sehr üppig entwickelt sind. Im allgemeinen sind aber hier die Haare überflüssig, denn sie dienen nicht mehr als Fanginstrumente, weil ihre Funktion von den Leitschienen der Antheren hauptsächlich übernommen ist. Diese führen den Insektenrüssel so an den Kragen hin, daß er allein imstande ist, den Pollen abzustreifen. Damit wird auch die ganze oberhalb des Kragens befindliche Partie als Narbengewebe ausgeschaltet. Sie macht eine Funktionsänderung durch, die uns bei dem Kapitel über die Klemmkörper besonders interessieren wird. Behrens[1]), p. 37, weist auch schon darauf hin, daß „lange schlauch- und haarförmige Gebilde häufig da schwach entwickelt sind, wo die Narbe sie entbehrt, wo andere oft so komplizierte Einrichtungen getroffen sind, um eine Fremdbestäubung unbedingt herbeizuführen, und wo sie dann einzig und allein zu Sekretionsorganen werden". Er führt als Beispiel Aristolochia Clematitis an, daran schlössen sich Cynanchum Vincetoxicum, Asclepias syriaca und andere mehr. Dieses oberhalb des äquatorialen Ringes gelegene Säulenzellengewebe von Apocynum dient also auch bloß mehr dazu, Klebstoff auszuscheiden, während nach einer Angabe in Ludwigs Blütenbiologie[12]), p. 501, nur mehr der unterhalb des Ringes liegende Teil ausschließlich als Narbengewebe funktioniert. Also haben wir eine Arbeitsteilung, die obere Hälfte dient zur Klebstoffausscheidung, die untere zur Aufnahme des Pollens. Dies ist bereits eine deutliche Anspielung auf die Asclepiadeen, bei denen der untere Rand des Griffelkonus (der dem Apocyneenkragen gleichwertig ist) am Griffelkopf selbst die Grenze angibt, wo das die Klemmkörper ausscheidende Drüsengewebe aufhört und die Narbe beginnt. Wie sich bei Apocynum die Narbe selbst in horizontaler Richtung verhält, ob sie nur an fünf Punkten be-

legungsfähig ist oder noch in ihrem ganzen Umfange, vermochte ich nicht festzustellen. Aus mechanischen Gründen ist es ja sicher zu einem Verlust an Belegungsmöglichkeit gekommen, und zwar wirksamer als bei Vinca, nämlich an den Stellen, wo sich die Filamente gegen den unteren Teil des Griffelkopfes stemmen. Jedenfalls sind wir aber wieder einen Schritt näher bei den Asclepiadaceen.

Bei diesen haben wir zwei scharf getrennte Unterfamilien, die primitiven Periplocoideae und die Cynanchoideae. Nehmen wir als Vertreter der erstgenannten Unterfamilie Periploca graeca. Fig. 5, Ziff. 1 zeigt schematisch den Narbenkopf von unten gesehen, Ziff. 2 denselben im Längsschnitt, wobei nur die äußerste Zellschicht gezeichnet ist, während die unmittelbar dahinter angebrachte Schraffierung bzw. Punktierung den Vergleich mit Ziff. 1 erleichtern soll. Die einfache Schraffierung deutet das Drüsengewebe (S_1) an, das die Löffelstiele (l) ausgeschieden hat, während dasjenige Epithel, das zwar auch aus zylinderförmigen Zellen zusammengesetzt ist, aber nicht sezerniert, karriert gezeichnet ist (S_2). An dieses legen sich die Antheren an. Es alterniert mit dem erstgenannten und grenzt nach unten an ein punktiert bezeichnetes Gewebe (ü), das allmählich zur eigentlichen Narbe überleitet (n). Diese ist in der Zeichnung schwarz ausgezogen und hat, von unten betrachtet, eine ringförmige Gestalt. Sie ist sehr papillös, was auf dem schematischen Längsschnitt von Ziff. 2 leider nicht zum Ausdruck kommt. Während die Narbenpapillen bei r ohne Übergang von den Säulenzellen abgelöst werden, gehen sie auf der anderen Seite ganz allmählich in das nicht sezernierende Säulenzellengewebe über, an das sich die Antheren anlegen (punktiert). Die äußere Begrenzung des Narbenringes (bei r) dürfte im übrigen morphologisch der Zone gleichwertig sein, die bei Apocynum den Hautsaum trägt. Auch hier gibt diese Linie die Grenze an, zwischen dem Drüsengewebe einerseits und dem Narbengewebe andererseits. Als Ergebnis dieser Untersuchung zeigt sich, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen der Anordnung der Narbe bei Periploca und jener von Apocynum nicht besteht. Nur die Massenverhältnisse innerhalb des Griffelkopfes haben sich verschoben, indem der über dem Ring r befindliche obere Teil (also die löffelausscheidende Partie) den unteren (die Narbe) gewaltig überwuchert hat. Die Narbe besitzt relativ nicht mehr diese Ausdehnung wie noch bei Apocynum, dafür hat aber die obere Griffelpartie als Ersatz einen Apparat ausgebildet, der diesen Verlust durch zunehmende Sicherheit bei Bestäubung wieder wettmacht.

Bei den Periplocoideen ist die Narbe nach außen hin noch frei präsentiert, bei den Cynanchoideen dagegen wird mit der zunehmenden Verwachsung der Antheren und des Griffels auch die Narbe selbst von der Außenwelt abgeschlossen und ist nur mehr durch die fünf sog. Pollenkammern erreichbar. Diese werden von den Antherenflügeln

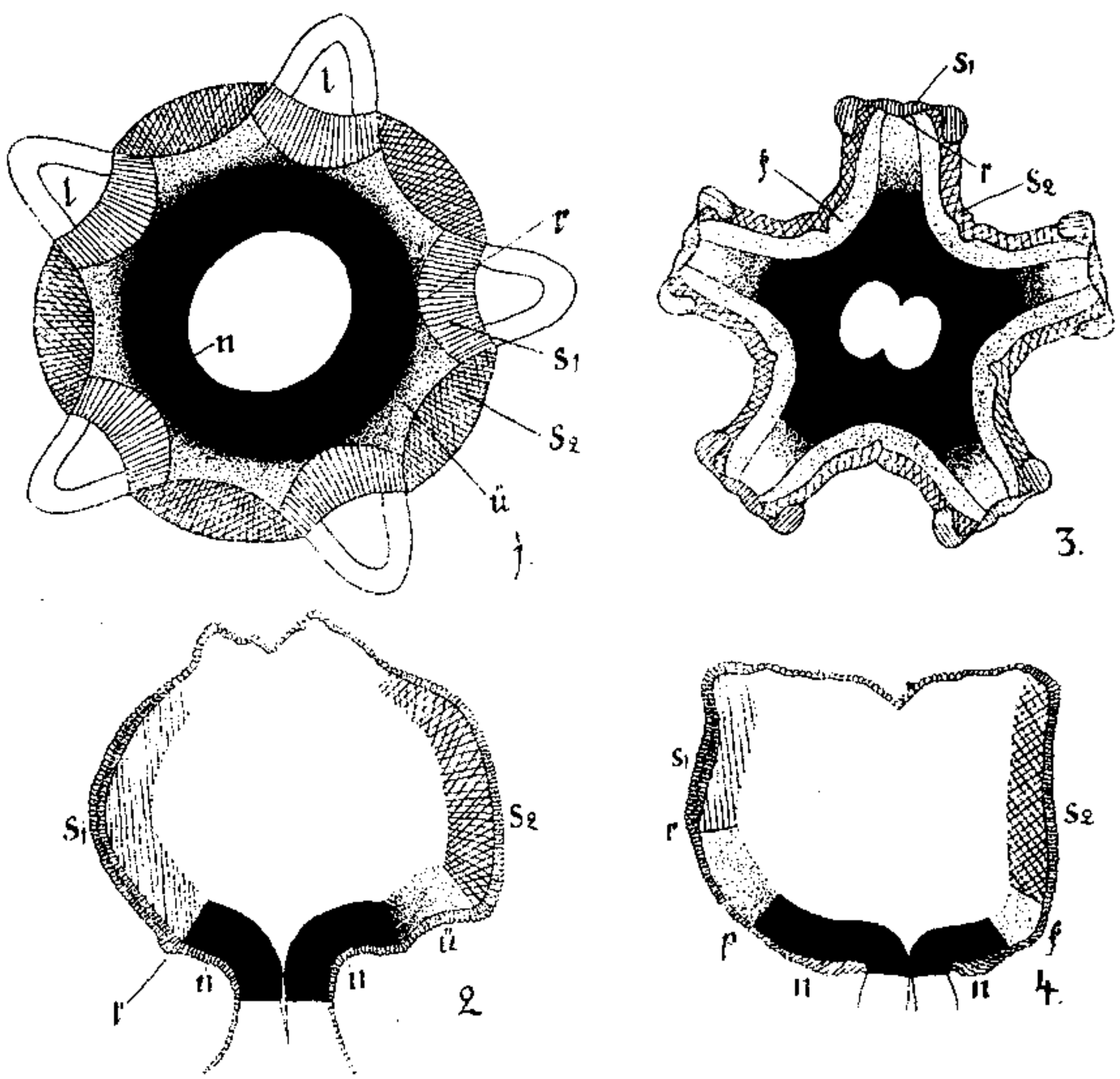

Fig. 5.

Periploca graeca.	Ziff.	1.	Schema	des	Griffelkopfes	von unten gesehen.
	„	2.	„	„	„	im Längsschnitt.
Asclepias Cornuti.	„	3.	„	„	„	von unten gesehen.
	„	4.	„	„	„	im Längsschnitt.

gebildet, deren äußerer Rand zu den bereits erwähnten Leitschienen erhärtet ist. Infolge dieser innigen Verbindung mit dem Andröceum hat sich der Griffelkopf zu einem ausgesprochen fünfeckigen Gebilde gestaltet. Fig. 5, Ziff. 3 zeigt ein Schema des Griffels von Asclepias Cornuti von unten gesehen, während Ziff. 4 einen Längsschnitt zeigt. Die beiden Zeichnungen entsprechen einander ebenso wie die vor-

hergehenden von Periploca. Die Kanten dieses fünfeckigen Körpers werden von fünf Streifen eingenommen, deren Zylinderepithel die Klemmkörper mit den Armen ausscheidet (S_1, einfach schraffiert). Dieses Drüsengewebe geht wie bei Periploca (r) plötzlich in Zellen von halber Höhe über; während aber bei Periploca hier gleich die eigentliche Narbe beginnt, setzt diese bei Asclepias langsam übergehend erst weiter unten an, ungefähr da, wo die Zellen beginnen, nicht mehr senkrecht zu stehen, sondern schief nach außen gewendet in bezug auf die darunter befindliche Zellschicht (bei p Fig. 5, Ziff. 4). Das schwarz ausgezogene Gewebe bezeichnet wieder die wirkliche Narbe. Sie ist eigentlich auch ringförmig wie bei Periploca, nur ist die äußere kreisförmige Begrenzung dadurch gestört, daß die Antheren, die in den Mulden zwischen den Kanten stehen, diesen Ring an fünf Stellen eingebeult haben. Außerdem beanspruchen die Filamente und Seitenwände der Pollenkammern einen Platz an der Unterseite des Griffelkopfes, und zwar wieder auf Kosten der Narbe (s. die mit f bezeichneten hellpunktierten Gewebestreifen bei Ziff. 3, ebenso f Ziff. 4). Dieser Teil ist wohl auch nur in praxi steril, nachdem er mit dem Filament verbunden ist; im übrigen ist er ganz so wie die andere Narbe gebildet. Daß das darüber befindliche nicht sezernierende Zylinderepithel (S_2) aber unbedingt steril ist, habe ich bei Asclepias Cornuti experimentell festgestellt. Ich löste die Antheren leicht von ihrem Verbande mit dem Griffelkopf und steckte dazwischen Pollinien eines anderen Individuums, um zu sehen, ob sie zur Keimung gelangen. Trotz genauester Untersuchung auf einer Reihe von Mikrotomschnitten bin ich nur zu negativen Resultaten gekommen, während andere Pollinien in der Pollenkammer derselben Blüte sehr gut gekeimt waren, und zwar genau an dem schon erwähnten Punkt p. Hier keimen die Pollenschläuche in ihrer Gesamtheit aus, das Pollinium als leere Hülle zurücklassend, auf der Narbe hinkriechend und sie zum Teil auflösend, bis zur Eintrittsstelle der beiden Griffel in den Griffelkopf. Dort erst dringen sie wirklich in das innere Gewebe hinein, um in die Fruchtknotenhöhle zu gelangen.

Wo ist nun bei Asclepias der Gewebestreifen, der dem Hautsaum bei Apocynum gleichwertig ist? Bei Periploca wurde er als die äußere Begrenzung des Narbenringes festgestellt mit dem Hinweis, daß hier das schleimsezernierende Gewebe vom Narbengewebe abgelöst wird. Wenn wir die beiden Längsschnitte von Periploca und Asclepias betrachten, so entsprechen sich doch gegenseitig die beiden Punkte r auf der linken Seite des Griffelkopfes. Das bei Asclepias von hier nach

unten zur Narbe überleitende Gewebe ist auch als zur Narbe gehörig aufzufassen, es ist nur funktionslos geworden. Denn die Pollinien können aus anatomischen Gründen von keinem Insekt mehr so hoch hinaufgezogen werden, um diese Zellen mit der zum Aufreißen bestimmten Partie zu berühren. Also wäre die Grenze zunächst an diesen fünf Stellen festgelegt, wo das klemmkörperausscheidende Gewebe nach unten endigt (Punkt r). Weitere fünf Punkte erhalten wir, wenn wir uns erinnern, daß bei Apocynum die fünf Filamente mit dem Kragenrand verwachsen. Bei den Periplocoideen ist das nicht der Fall, diese sind auch mit den Plumieroideen zu parallelisieren, während die Echitoideen (wozu Apocynum gehört) mit den Cynanchoideen zu vergleichen sind. Also sind auch diejenigen Orte am Griffelkopf von Asclepias Cornuti als ehemalige Kragenränder zu betrachten, wo sich die Filamente ansetzen, nämlich der Streifen f in Fig. 5 Ziff. 3 u. 4. Dieser Streifen f verläuft nach rechts und links in die Verwachsungslinie der Antherenflügel und endet da, wo das klemmkörpersezernierende Drüsengewebe beginnt. Somit haben wir eine geschlossene Linie, die nicht nur in der Aufsicht zickzackförmig verläuft, sondern auch in der Seitenansicht. Hier befinden sich die fünf höchsten Punkte jedesmal unmittelbar unter den Klemmkörpern, von wo die Linie am tiefsten bis zur Ansatzstelle der Filamente fällt, um von da wieder bis zu den Klemmkörpern hinaufzusteigen.

So weist also auch der Griffelkopf der Cynanchoideen keine prinzipiellen Unterschiede gegen die Periplocoideen und Echitoideen auf. Nur durch die veränderte äußere Form des Narbenkopfes, der durch die Staubblätter an fünf Stellen eingebuchtet ist, und durch das Herantreten der Filamente hat die ursprünglich ebenfalls ringförmige Narbe eine Modifikation erfahren, die Eichler[6]) veranlaßt hat, von fünf mit den Staubgefäßen alternierenden Narbenstellen zu sprechen. Diese Auffassung ist jedoch schon von Corry[4]) berichtigt worden.

Zur Beachtung bleibt schließlich noch das Gewebe, das die Oberseite des Griffelkopfes bekleidet. Dieses hat sowohl bei den Apocynaceen wie bei den Asclepiadaceen echt papillösen Charakter, wenigstens der äußeren Form nach und sieht ganz genau so aus wie typisches Narbengewebe bei den meisten anderen Pflanzenfamilien auch. Frye[8]), p. 396 und 397, hat dieser Tatsache Beachtung geschenkt und spricht mit Recht von einer Homologie mit den Stigmen anderer Pflanzen*). Er greift auf die Gentianaceen mit ihrer terminalen Narbe

*) Ich verweise auch in diesem Zusammenhang nochmals auf die bereits erwähnte Tatsache, daß bei Vinca rosea auf der Griffelkopfoberseite wirklich Pollen gekeimt und eingedrungen ist.

zurück und betrachtet die Apocynaceen mit ihrer äquatorialen Narbe als Übergang zu der unterständigen Narbe der Asclepiadaceen. Die ganze Frage wäre eine phylogenetische: „Ist die Narbe (bei den Ascl.) immer da gewesen, wo sie jetzt ist, indem die darüber befindliche Partie sich später entwickelt hat, oder hat sich die Narbe, teleologisch gesprochen, an die Umwandlung der (übrigen) Blütenorgane angepaßt?" Die zweite Frage möchte ich unbedingt bejahen, die erste jedoch auch, aber es muß der Nebensatz mit „indem" weggelassen werden. Dann lautet die Antwort: Die Narbe ist immer da gewesen, wo sie jetzt ist. Doch ist die darüber befindliche Partie von Anfang an auch schon Narbe gewesen, und diese Narbe hat ursprünglich den ganzen Griffelkopf überzogen. Durch Anpassung an die Umwandlung der übrigen Blütenorgane hat jedoch das oben und an der Seite befindliche Narbengewebe eine Funktionsänderung erfahren, während nur die Unterseite ihre Tätigkeit als Narbengewebe beibehalten hat.

4. Kapitel. **Die Translatoren.**

Ihre wahre Natur und Entwicklungsgeschichte aufzuklären, haben sich die ältesten Botaniker vergeblich bemüht. Erst im Jahre 1809 ist es Rob. Brown[2]) gelungen, Licht in das Dunkel zu bringen, wenn er auch für die Klemmkörper selbst den irreführenden Ausdruck Drüsen (glands) gebraucht. 1883 hat sich E. T. Corry[4]) genauer damit befasst und einen einigermassen befriedigenden Bericht über Asclepias Cornuti gegeben, wobei aber gerade die Zeichnungen, die speziell das Drüsengewebe und die Klemmkörper darstellen, allzu schematisch ausgefallen sind. Über die Löffelbildung der Periploceen ist überhaupt nichts weiter bekannt, geschweige denn über homologe Bildungen bei den Apocyneen, von deren Vorhandensein man bis heute noch nichts wußte. In den folgenden Untersuchungen kam es mir darauf an, die Berichte Corrys nachzuprüfen, Lücken auszufüllen, auch andere Arten und Gattungen in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, dann vor allem die Löffelbildung bei den Periploceen aufzuklären, sie mit der Klemmkörperbildung der Cynanchoideen zu parallelisieren, ähnliche Bildungen bei den Apocyneen zu suchen und auf Grund dieser Funde alle diese Drüsenausscheidungen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

a) **Die Translatoren bei Apocynum** (Echitoideae).

Schumann[14]), p. 197), schreibt, der einzige Unterschied zwischen den Apocynaceen und Asclepiadaceen liege darin, daß die Blüten der

letzteren gewisse Apparate besitzen, welche zur Übertragung des Pollens dienen, und die er deshalb Translatoren nennt. Diese fehlten den Apocynaceen vollständig, d. h. ihre Anwesenheit bedinge, daß eine Pflanze den Asclepiadaceen zugerechnet werde. Die Scheidung dieser beiden Familien wäre also durch diesen Charakter eine äußerst scharfe geworden. Nun folgt die bemerkenswerte Behauptung: „Übergänge zwischen beiden sind nicht denkbar". Die Berechtigung dazu kann ich umso weniger anerkennen, als nach den vorausgegangenen Untersuchungen das Gynostegium der Asclepiadaceen auch nicht als etwas unvermittelt Neues auftritt, sondern bei den Apocynaceen schon deutliche Vorläufer aufweist. Warum sollen also nur hier Übergänge vorhanden sein, in der Translatorenbildung aber nicht? Besonders wo die fundamentalen Umänderungen im Aufbau der Asclepiadeenblüte nur im engsten Zusammenhang mit der Translatorenbildung Sinn und Zweck haben? Ich denke speziell an die Leitschienen und die Vereinigung des Pollens zu wachsartigen Pollinien, ferner an die Arbeitsteilung am Griffelkopf, wodurch die obere Klebstoff ausscheidende Zone eine scharfe Scheidung gegen die untere Narbenzone erfährt. Wir haben ja schon bei Vinca rosea ein Gewebe kennen gelernt, dessen Hauptfunktion die Ausscheidung von Klebstoff ist. Dieser dient bekanntlich dazu, den Pollen an den sich zurückziehenden Insektenrüssel anzuheften. Das Drüsengewebe selbst wird durch einen Ring säulenförmiger, außen abgerundeter Zellen dargestellt (s. Fig. 5, Ziff. 1) und ist phylogenetisch der Vorläufer des die Klemmkörper ausscheidenden Drüsengewebes. Es stimmt sowohl im anatomischen Aufbau als in der Lokalisierung an der Seitenfläche des Narbenzylinders damit überein. Die starke Streckung der Zellen senkrecht zur Unterlage, ihre halbkugelige Vorwölbung am freien Ende, der intensiv färbbare Zellinhalt mit dem in der Mitte angeordneten Zellkern tritt uns in beiden Familien immer da entgegen, wo Klebstoff (bzw. Translatoren) ausgeschieden wird [siehe Fig. 4 (s Ziff. 1 u. s_1 Ziff. 3), s_1 Fig. 5 Ziff. 2 u. 4, Fig. 6 Ziff. 1 u. Fig. 14].

Nun haben wir bei den Plumieroideen einen ununterbrochen um den ganzen Zylinder herumlaufenden Ring solcher Säulenzellen, der an keiner Stelle an der Ausscheidung von Schleim gehindert wird. Dies ändert sich sofort, wenn die Antheren wie bei den Echitoideen in eine innigere Verbindung mit dem Griffelkopf treten, indem die Filamente bzw. die Konnektive sich an ihn anpressen. Dann ist an diesen Stellen die Ausscheidung von Schleim unterbunden, und der ehemalige zusammenhängende Klebstoffring ist in fünf gleich große Platten aufge-

teilt, die jedesmal durch das mit dem Griffelkopf verwachsene Konnektiv voneinander getrennt sind. Somit erhalten wir fünf Klebplatten, die mit den Staubfäden alternieren. Geht nun dieser Schleim von seinem ursprünglich flüssigen Zustand durch Wasserverlust infolge Austrocknens in einen mehr konsistenten über, so daß die einzelne Schleimplatte ein kompaktes Ganzes bildet, die sich als solches von der Unterlage ablösen läßt, und lagert sich Pollen darauf ab, so haben wir nach Schumanns Definition einen „Apparat, der zur Übertragung des Pollens dient", somit einen Translator.

Diese soeben geschilderten Verhältnisse finden sich nun tatsächlich bei Apocynum cannabinum. Vorausgeschickt sei eine kurze Bemerkung über den Blütenbau an Hand der Zeichnungen von Fig. 6, Ziff. 1 und Fig. 7. Die Staubblätter überdachen den walzenförmigen Griffelkopf wie ein hohler Kegel, indem sie sich mit ihren seitlichen Begrenzungsflächen enge berühren (Fig. 7, Ziff. 1, die vorderste Anthere ist weggenommen). Diese seitlichen Begrenzungen sind zu hornartig verdickten Leisten (l Fig. 6 u. 7) umgewandelt, die uns bei den Asclepiadeen unter dem Namen Leitschienen geläufig sind. Dort ist ihr vornehmlichster Zweck, den Insektenrüssel bzw. Fuß einerseits so zu führen, daß er die Pollinien in die Kammer einführt, andererseits aber, daß er beim Verlassen der Blüte den Klemmkörper berührt und ihn samt den daranhängenden zwei Pollinien mit fortnimmt. Wo also Gebilde wie Leitschienen vorhanden sind, muß man annehmen, daß diese nicht um ihrer selbst willen da sind, und daß es der Pflanze darauf ankommt, den Insektenrüssel gerade in Richtung dieser Linie und keiner anderen am Griffel vorbeizuführen. So kann man auf Grund reiner Überlegung auf den Verdacht kommen, daß sich hier vielleicht auch den Löffeln oder Klemmkörpern ähnliche Gebilde finden könnten. Fig. 6, Ziff. 1 zeigt einen Querschnitt durch das „Gynostegium" von Apocynum cannabinum unmittelbar über dem schon erwähnten äquatorialen Ring. a sind die Antheren, l die Leitschienen, g der Griffelkopf, von dem nur das Drüsenepithel (s_1) gezeichnet ist. An fünf Punkten (s_2) treten die Konnektive (ko) mit dem Griffelkopf in Verbindung, indem die Hervorragungen der beiderseitigen Zellen wie Zähne ineinander greifen. Bei Fig. 7, Ziff. 1 zeigt sich die Verbindungsnaht als eine vom Kragen k nach oben verlaufende senkrechte Linie (s_2), während am Ring selbst die Verwachsungsspur des Filaments (v) zu sehen ist. Rechts und links von der Linie s_2 sind auch noch die Eindrücke der beiden inneren Pollensäcke (p Ziff. 2) zu bemerken.

Die Entwicklung der „Teller", wie ich die Translatoren von *Apocynum benennen möchte, gestaltet sich nun folgendermaßen:* Über dem Kragenrand, der die Narbe nach oben abschließt, befindet sich ein Band der bekannten säulenförmigen Zellen, die einen halbflüssigen Schleim sezernieren (s_1 Fig. 4, Ziff. 3, Fig. 6, Ziff. 1 und Fig. 7, Ziff. 1, hier stark punktiert; bei s_2 ist die Sekretion durch das Konnektiv verhindert). *Die Ausscheidung beginnt nun ungefähr zu der Zeit, wo die Tetraden*teilung der Pollenmutterzellen einsetzt; zuerst ist sie ganz schwach, erfüllt eben die Lücken zwischen den halbkugeligen freien Papillenenden.

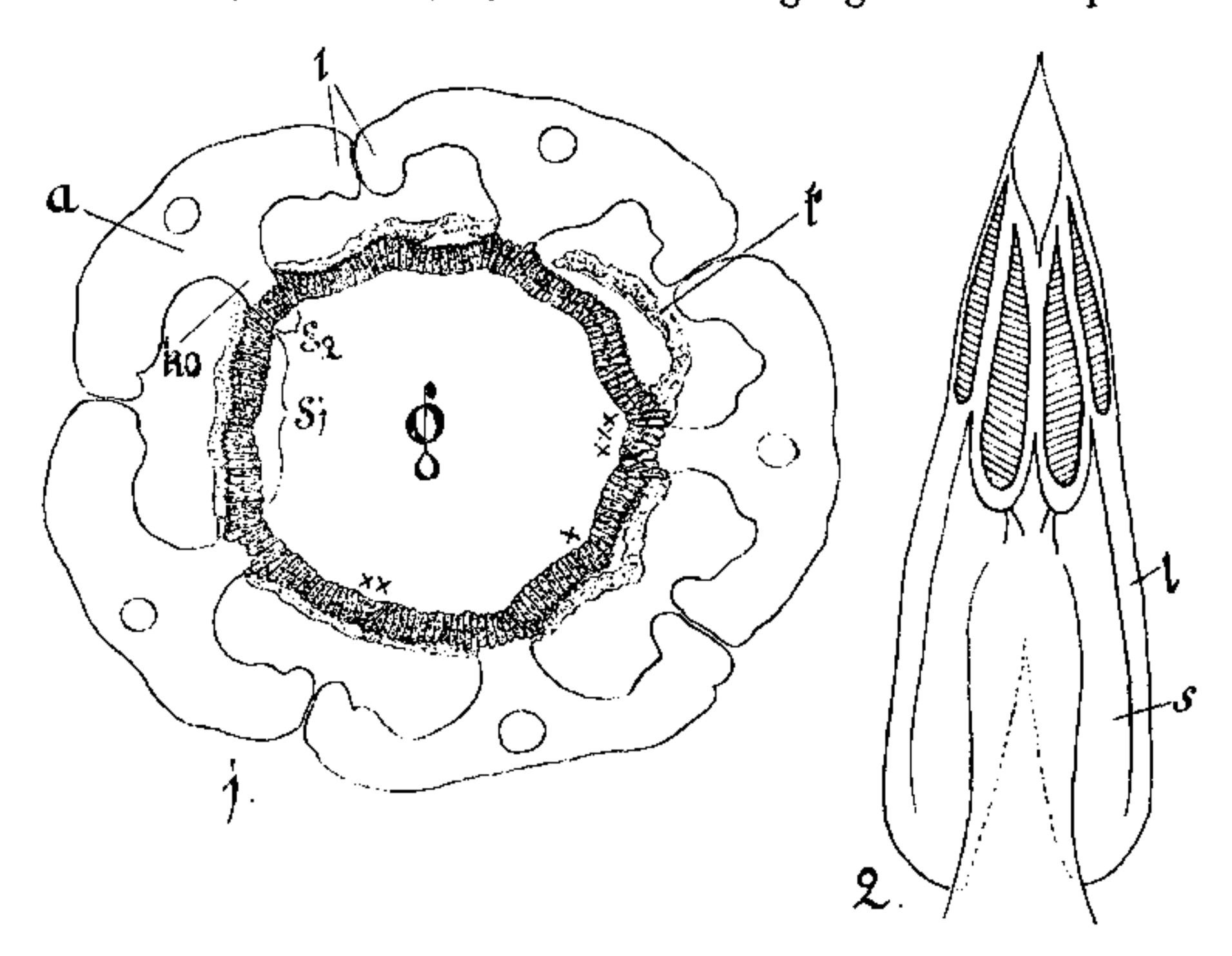

Fig. 6. Apocynum cannabinum.
Ziff. 1. Querschnitt durch Griffelkopf und Staubblätter. Vergr. 56.
„ 2. Staubblatt, schematisch. Vergr. 26.

dann wird sie stärker und hebt die Kutikula hoch Diese ist allerdings nur sehr dünn und wird auf Schnitten erst sichtbar, wenn die Objekte mehrere Tage in Sudanglyzerin liegen. Ich glaube auch, daß es eine gewisse Bedeutung hat, wenn die Ausscheidung eine subkutikulare ist. Einesteils wird dadurch verhindert, daß der noch dünnflüssige Schleim den Ort seiner Bildung verläßt, anderenteils kann das Sekret aber auch noch kein Wasser verlieren und erhärten, wodurch eine Schrumpfungsbewegung zustande käme, die im Interesse der Blüte erst viel später, nach beendeter Sekretion, stattfinden darf. Während der Zeit, wo die Drüsenzellen in Tätigkeit sind, findet man die unter der Epidermis liegende Zell-

schicht voll mit Stärke angefüllt. Es sind also anscheinend Kohlehydrate, die die wichtigsten Bausteine für die Bildung des Sekretes liefern. Die Ausscheidung hält solange vor, bis die Dicke der mit den Konnektiven alternierenden sezernierten Klebplatten (t Fig. 6, Ziff. 1) mehr als die halbe Länge der Drüsenzellen erreicht hat. Dann tritt eine eigentümliche Erscheinung auf, für die ich nur eine mit Wasserverlust einhergehende Zustandsänderung des Sekretes verantwortlich machen kann. Die Klebplatte führt eine Schrumpfungsbewegung*) aus, die sich darin äußert, daß sich der obere Rand der Platte allmählich von seiner Unterlage ablöst und zurückklappt, bis er die Leitschienen nach rückwärts berührt. Dieser Augenblick ist in Fig. 7, Ziff. 1 festgehalten. Die vorderste Anthere ist weggenommen, man sieht rechts bzw. links von jedem Staubblatt nur je eine Hälfte einer Klebplatte (t), die sich mit dem oberen Rand bereits zurückgeschlagen hat. Das Sekretgewebe (s_1 schwarz punktiert) ist nun oben freigelegt, während der Teller mit seinem unteren Rand noch daran haftet. Es wird so eine flache Tasche gebildet, die nach oben offen ist. Auf der Zeichnung läßt sich dies leider nicht deutlich zur Anschauung bringen. Man kann hier nur auf die Rückseite des Tellers sehen. Dieser Zustand stellt den geeignetsten Moment dar, den von den aufgerissenen Theken herabfallenden Pollen aufzunehmen. Hat sich die Blüte entfaltet, dann haben die Teller auch an ihrem unteren Rand die feste Verbindung mit dem Drüsenepithel gelöst. Präpariert man nun die Antheren weg, so nimmt man damit auch die Teller vom Griffelkopf fort, denn sie kleben mit ihrer Außenseite an den Staubblättern unterhalb der benachbarten Theken von zwei sich berührenden Antherenhälften und alternieren mit den Konnektiven, wie Ziff. 2 zeigt (von innen gesehen).

Die Teller sind von elliptischem Umriß, hellgelber Farbe und zeigen wie die Arme der Klemmkörper (vgl. auch das in der Anmerkung Gesagte) unter dem Mikroskop eine scheinbar zellige Struktur, die aber von den Abdrücken der freien runden Papillenenden herrührt. Sie sind nun ganz selbständige Gebilde von elastisch-klebriger Beschaffenheit geworden, die leicht von einem Insekt bei Zurückziehen des Rüssels oder Fußes entlang der Leitschienen (l) mit fortgenommen werden. Kommt dasselbe Tier auf eine andere Blüte, so wird es dort ebenfalls wieder beim Durchreißen des Rüssels zwischen den Leitschienen den

*) Diese bietet Analogie zu der Schrumpfungsbewegung der Klemmkörperarme bei der Gattung Asclepias, die dazu dient, die Pollinien in eine für die Einführung in die Pollenkammer geeignete Stellung zu bringen [s. Corry[4]), S. 189; Hildebrand[9]), S. 269].

Teller mitsamt den daran haftenden Pollenkörnern an dem Kragenrand (k, Fig. 7, Ziff. 1), wenn nicht schon vorher, abstreifen und sich womöglich gleich wieder mit dem neuen darüber befindlichen Teller beladen. Leider war es mir in unserem Garten nicht vergönnt, diesen Vorgang selbst zu beobachten. Ich sah nur selten Insekten an den Blüten, es fehlten offenbar die entsprechenden Bestäuber. Ja, es schien sogar, als ob die Pflanze direkt gemieden würde. Der Grund hiefür muß aber nicht gerade in ihrer für schwächere Insekten lebensgefähr-

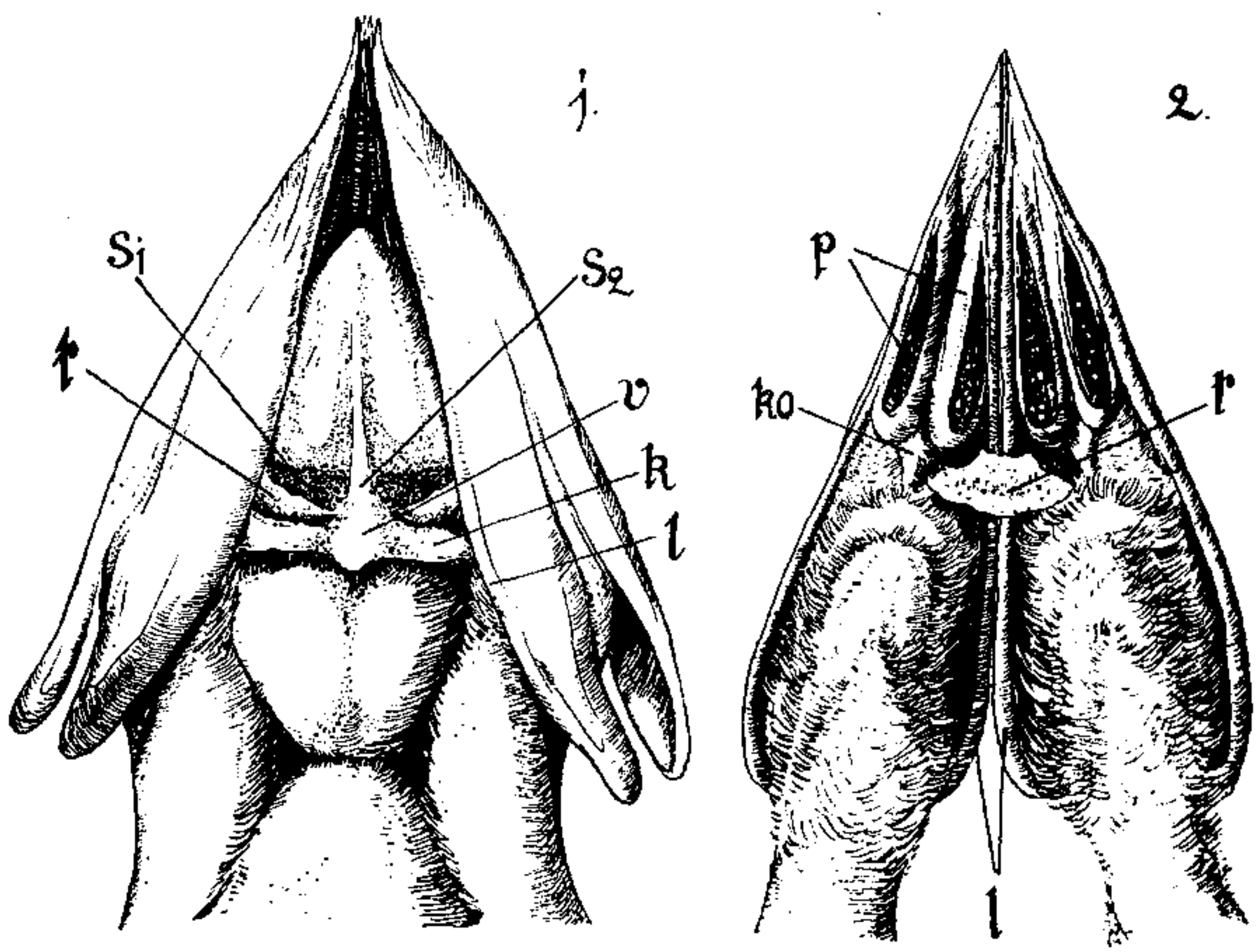

Fig. 7. Apocynum cannabinum. Vergr. 25.
Ziff. 1. Ansicht des Gynosteniums (eine Anthere ist weggenommen).
„ 2. Zwei Antheren, von innen gesehen, mit „Teller".

lichen Blüteneinrichtung (Festklemmen zwischen den Leitschienen) zu suchen sein, sondern wird wohl hauptsächlich darin liegen, daß auch diese Tiere Schlechteres beiseitelassen, solange Besseres in Hülle und Fülle geboten ist, was bei der großen Auswahl in einem botanischen Garten nicht verwunderlich ist.

In der Literatur fand ich nur zwei brauchbare Angaben über den Bestäubungsvorgang bei Apocynum. Die eine bei Delpino[5]) und die andere bei Ludwig[12]). Delpino schreibt p. 19: „Tra l'uno e l'altro

stame poco al di sopra del cercine havvi un glomerulo di viscina, che serve parimente ad agglutinare il polline alla tromba degl' insetti visitatori". Mit diesem „Viscinkügelchen", das den Pollen am Insektenrüssel befestigt, kann nur unser obenbeschriebener Teller gemeint sein. Ludwig[12]) p. 506 beschreibt dasselbe von Apocynum androsaemifolium, vielleicht hat er es auch von Delpino. Nur stellen diese beiden Autoren, wenn ich recht verstehe, den Sachverhalt so dar, als ob der Pollen erst beim Herausziehen des Tellers an diesem befestigt wird. Ich glaube aber, daß nach den vorausgegangenen Untersuchungen und der Analogie mit den anderen Apocynaceen (wo der Pollen stets vorher schon in Häufchen auf der Griffelkopfoberseite abgeladen wird) der Blütenstaub sich ebenfalls schon auf dem Teller befindet, wenn er herausgezogen wird. Wie nun der Pollen, der nur in äußerst geringer Menge vorhanden ist und entgegen Ludwigs Angabe[12]) fast nie Tetraden besitzt, auf den Teller gelangt, ob er von selbst aus den aufgerissenen Fächern herausfällt, oder ob erst die Erschütterung der Blüte durch ein angeflogenes Insekt dazugehört, bedarf noch einer genaueren Untersuchung.

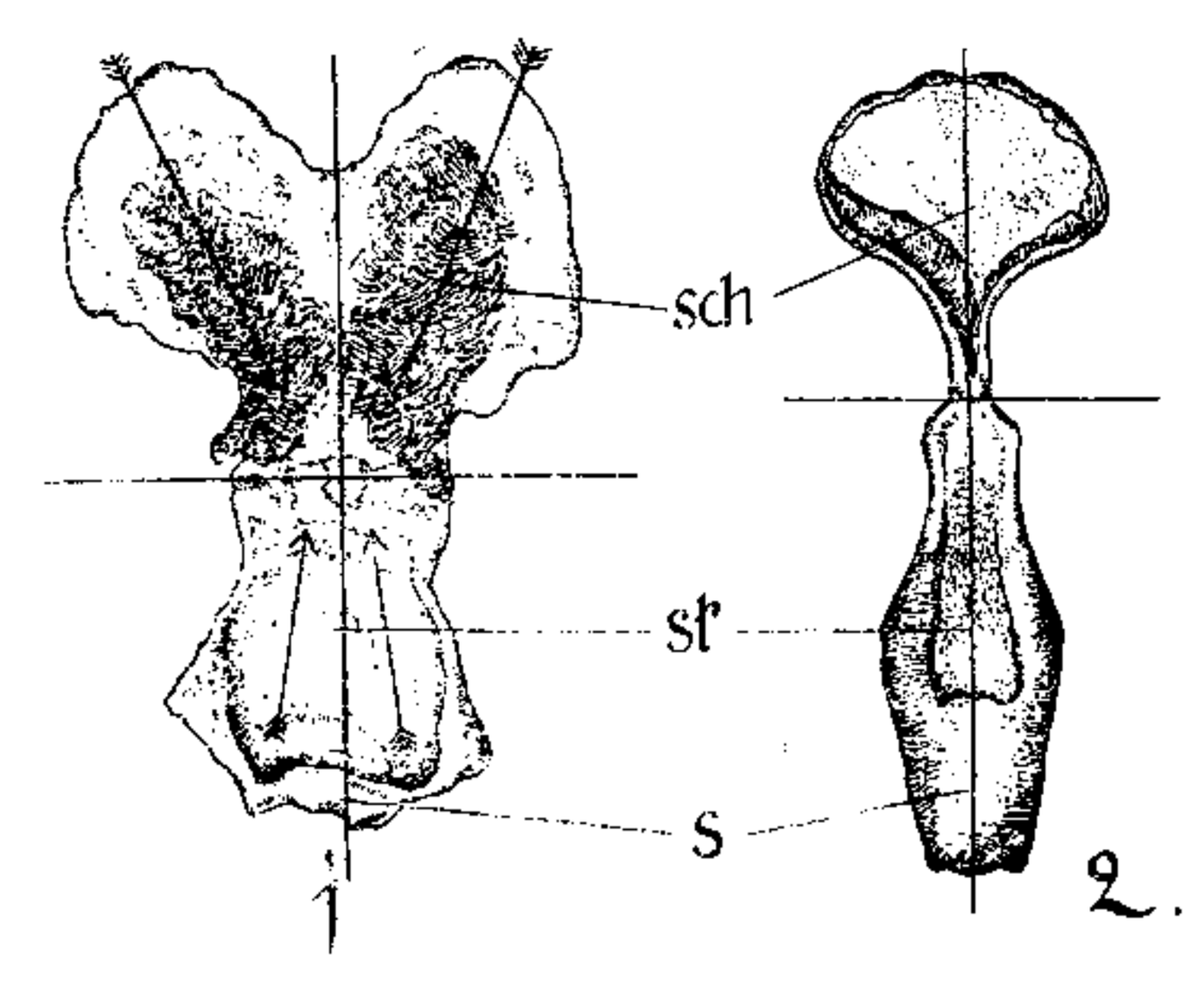

Fig. 8. Periploca graeca. Vergr. 56.
Ziff. 1. Anormaler Löffel. Ziff. 2. Normaler Löffel.

b) Die Translatoren bei Periploca (Periplocoideae).

Die folgenden Untersuchungen betreffen Periploca graeca. Delpino[5]) gibt den Translatoren dieser Art den Namen Löffel. Sie befinden sich an den fünf Kanten des bereits beschriebenen Griffelkopfes, dem sie in Richtung der Blütenachse eingesenkt sind. Diese Kanten alternieren natürlich mit den Antheren. Was nun den Bau des Translators selbst betrifft, so möchte ich nicht wie Delpino an ihm drei, sondern nur zwei verschiedene Teile unterscheiden, einen oberen, die Schaufel (sch Fig. 8) und einen unteren, den Stiel mit Griff (st); denn diese beiden letzten, Stiel und Griff, sind ein ontogenetisch zusammengehöriges Ganze und von der oberen Schaufel ganz scharf abgesetzt.

Bevor ich zur Entwicklungsgeschichte dieser Löffel übergehe, möchte ich noch bemerken, daß diese Translatoren ebenso wie die Teller von Apocynum und die Klemmkörper von Asclepias ausschließlich durch Sekretion entstanden sind. Es werden nirgends irgendwelche zellige Elemente des Griffelkopfes zum Aufbau mit verwendet oder mit eingeschlossen, wie man etwa nach flüchtiger Betrachtung der wabig-schaumigen Struktur des Stieles vermuten könnte. Der Bildungsort des Löffels ist ähnlich wie bei den Cynanchoideen eine vertikal verlaufende Rinne, die aber oben und unten erweitert ist, während sie sich gegen die Mitte zu stark verengt (vgl. Querschnitte Fig. 10 Ziff. 1 bis 4, absteigend von oben nach unten). Die Ausscheidungen sind subkutikular und treten zuerst an den Seitenwänden dieser Rinne ungefähr gleichzeitig an vier verschiedenen Punkten auf, und zwar die einen zwei im oberen Teil der Furche rechts und links der Mittellinie, und die anderen zwei im unteren Teil derselben ebenso, oft nur mehr oder weniger voneinander getrennt. Die Entwicklungsrichtung von diesen vier Punkten aus zeigen die vier Pfeile auf Fig. 8, Ziff. 1. Indem nun auch die im Grund der Furche zwischen den oberen und unteren Ausscheidungspaaren befindlichen Säulenzellen zu sezernieren beginnen, treten die Sekrete sehr bald horizontal miteinander in Verbindung und wir erhalten so oben und unten je eine Schleimplatte, die sich im Längsschnitt durch den Griffelkopf so ausnimmt, wie das Schema Ziff. 1 von Fig. 9 zeigt. Besonders an der unteren Platte scheint die Sekretion gerade an der Stelle, wo die Säulenzellen fast unmittelbar gegen das Narbengewebe absetzen (s. auch Fig. 5, Ziff. 2), sehr intensiv zu sein. Diese Platte, die nun in der Aufsicht ungefähr die Form des inneren Feldes (st Fig. 8, Ziff. 2) des fertigen Stieles besitzt, erhärtet sehr bald, schrumpft etwas, indem sie sich in der Mitte nach dem Blütenzentrum zu einwölbt und mit ihrem ältesten unteren Teile zu gleicher Zeit von ihrer Unterlage ablöst (Fig. 9, Ziff. 2). Die Sekretion darunter geht jedoch weiter, nur ist das Sekret nicht mehr so fest und hornig, sondern schaumig-wabig mit eingeschlossenen Hohlräumen, die man für Zellen halten könnte. In Fig. 10, Ziff. 4 ist ein Querschnitt des unteren Teiles der Furche mit dem sie auskleidenden Zylinderepithel gezeichnet, das den Stiel ausscheidet (vgl. auch Fig. 9, Ziff. 3, der mit 4 bezeichnete Strich gibt die Lage des Querschnitts an). Das schwarze, am weitesten außen in der Grube liegende sichelförmige Gebilde ist die erste Ausscheidung, die ursprünglich am Grund der Furche lag. Indem sie durch Schrumpfung von der Blütenachse abrückt (vgl. die entsprechenden Längsschnitte), bildet sich darunter gleich wieder neues Sekret, nämlich

das bereits erwähnte schaumige. Es trägt wohl auch dazu bei, die zuerst ausgeschiedene kompakte Platte nach außen zu drücken. Je weiter nach außen dieser Vorgang fortschreitet, umsomehr Papillen werden an den Seitenwänden zur Sekretion eingeschaltet, bis der Stiel die endgültig runde Form bekommt, die Fig. 8, Ziff. 2 zeigt. Man muß sich eben diesen Vorgang plastisch vorstellen und daran denken, daß die mit Drüsenepithel ausgekleidete Furche letzten Endes nur die Form ist, in die der Löffel bzw. Stiel gegossen wird. Schema Fig. 11 gibt einigermaßen einen Begriff von dieser „Form". Es ist ein Tangential-

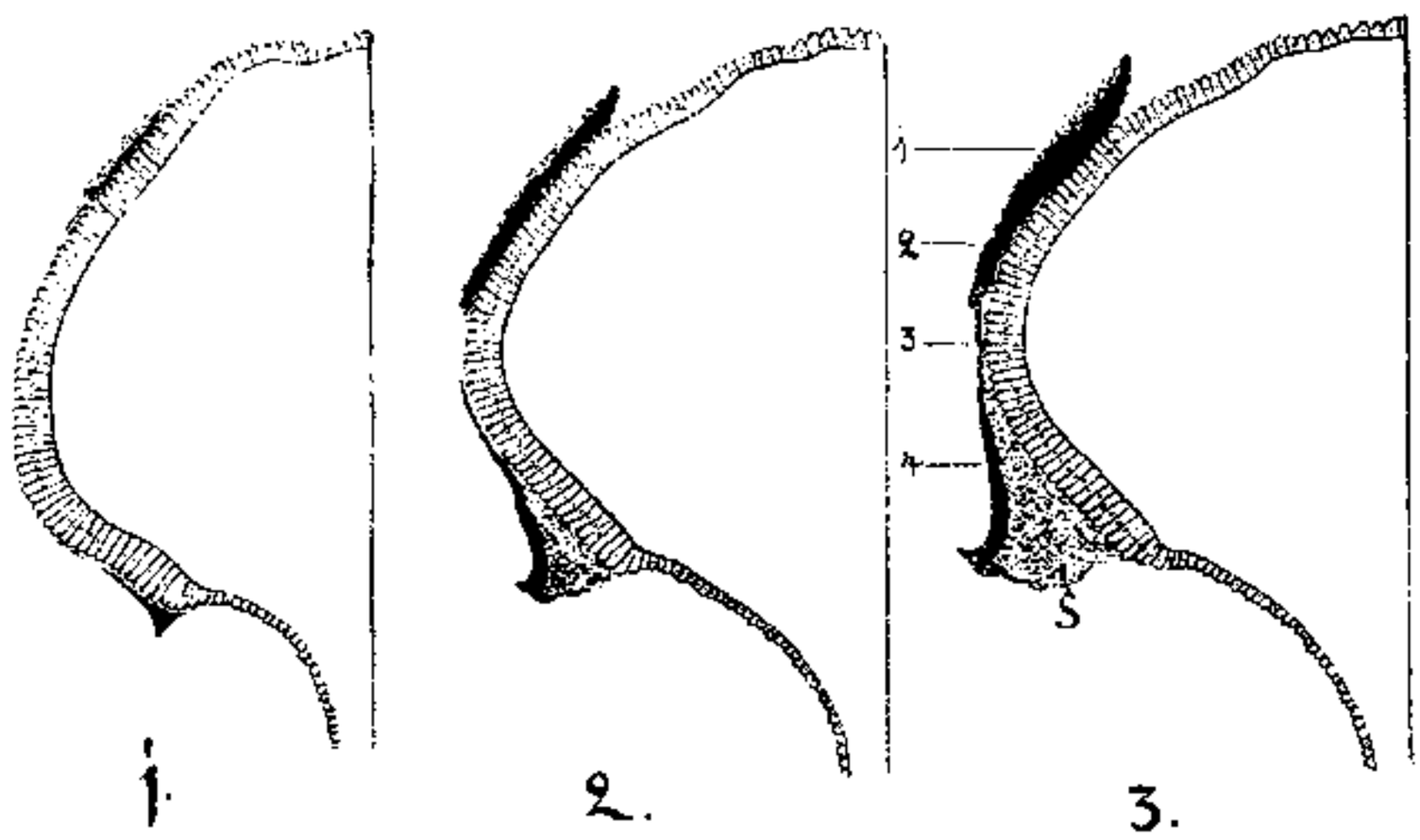

Fig. 9.

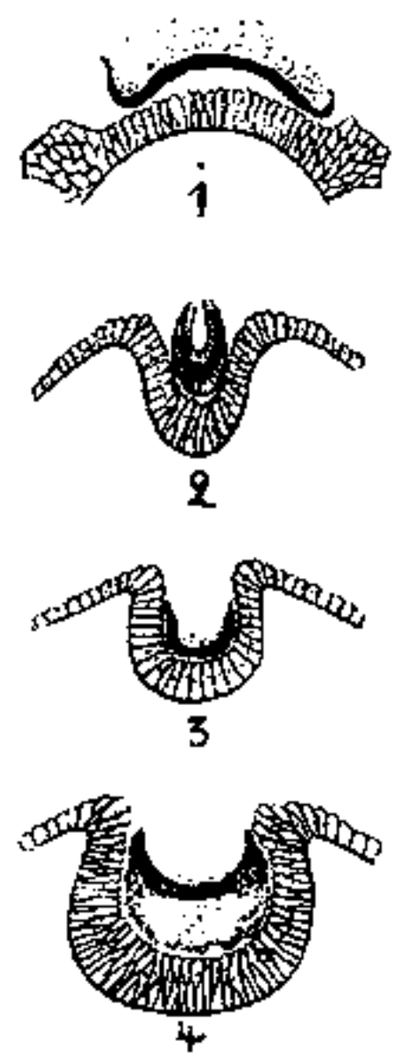

Fig. 10.

Fig. 9. Periploca graeca. Vergr. 41.
Ziff. 1—3. Schema der Löffelbildung im Längsschnitt; links das jüngste, rechts das älteste Stadium.

Fig. 10. Periploca graeca. Vergr. 41.
Ziff. 1—4. Querschnitte durch einen Löffel samt ausscheidendem Drüsengewebe, von oben nach unten absteigend (vgl. auch Fig. 9 Ziff. 3). Halbschematisch.

schnitt, auf den wir so darauf sehen, als ob wir uns in der Blütenachse befänden. Naturgemäß ist oben nur die Schaufel (sch) getroffen und unten nur ein Teil des Stieles (st), da sich die mittlere Partie des Griffelkopfes ja vorwölbt und diese Vorwölbung bei einem tangentialen Längsschnitt entfernt wird; wir sehen hier nur die quergeschnittenen Säulenzellen. Rechts davon zur Erläuterung ein radialer Längsschnitt! Die senkrechte Linie zeigt, wie der Tangentialschnitt gedacht ist. Die wagrechten Pfeile sollen die markanten Schnittstellen am Tangentialschnitt mit den entsprechenden Schnittpunkten am radialen Schnitt verbinden (vgl. dazu die vier Querschnitte auf Fig. 10).

Zu erwähnen ist noch, daß der Griffelkopf seine endgültige Gestalt erst erreicht, wenn Schaufel und Stiel miteinander in Verbindung treten. Er verbreitert sich in horizontaler Richtung, wie ein Vergleich der Ziff. 1 u. 2 von Fig. 9 zeigt. Indem nun die obere Hälfte des Stieles noch innig mit seiner Unterlage verbunden ist, der untere Teil sich aber bereits abgelöst hat und nur mehr mittels des schaumigen Schleimes damit in Verbindung steht, wird bei der horizontalen Streckung des Griffelkopfes der Stiel zugleich nach außen und oben gezogen. Die Ausscheidung an der unteren Hälfte geht jedoch weiter, und infolge ihres noch halbflüssigen Zustandes kann sie durch nichts gehindert werden, sich vermöge ihrer Schwere nach unten zu senken, so daß der unterste Teil des Stieles zu einem mehr oder minder sackartigen Gebilde gestaltet wird (s. s Fig. 9, Ziff. 3 u. Fig. 8).

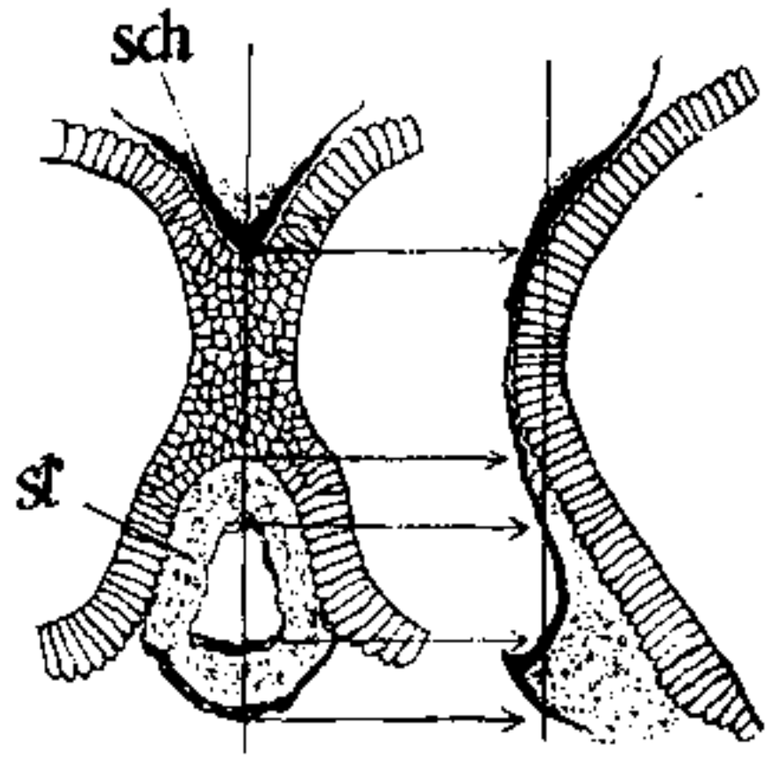

Fig. 11. Periploca graeca. Vergr. 41.
Schemat. Tangentialschnitt durch Löffel samt Drüsengewebe.

Während sich nun der Stiel gebildet hat, ist auch die Ausbildung der Schaufel vor sich gegangen. Der mittlere trichterförmige Teil der Furche erweitert sich nach oben in eine flache rundliche Grube, deren Form ohne weitere Komplikationen im allgemeinen auch die fertig ausgebildete Schaufel wiederspiegelt. Am lehrreichsten dürfte auch hier Schema Fig. 11 (sch) sein, im Vergleich mit den beiden Querschnitten von Fig. 10, Ziff. 1 u. 2. War das Sekretionsprodukt beim Stiel in der zeitlichen Aufeinanderfolge zuerst ein kompaktes und dann ein schaumiges, so ist es bei der Schaufel umgekehrt, also zuerst schaumig und dann erst kompakt.

Die schaumige Ausscheidung hat die Eigenschaft, sehr klebrig zu sein. Sie dient so auf der Oberseite der Schaufel dazu, die von den vier Pollenfächern zweier benachbarter Antheren herabfallenden Pollentetraden festzuhalten, während sie auf der Unterseite des Stieles die Aufgabe hat, den Löffel am Körper eines nektarsuchenden Insektes anzukleben, ein Vorgang, den man mit Recht der Bestäubung einiger Ophrydeen an die Seite gestellt hat. Um wieder von der Schaufel zu sprechen, so führt sie bis zu ihrer völligen Ausbildung ein selbständiges Dasein, d. h. sie steht noch in keiner Verbindung mit dem Stiel. An den Rändern schrumpft sie etwas und biegt sich um, besonders in der

unteren Hälfte, wo sie dann ganz scharf und unvermittelt nach unten absetzt (s. Längsschnitte Fig. 9, Ziff. 2 u. 3 und Querschnitte Fig. 10, Ziff. 1 u. 2).

Das Letzte, was am Löffel hergestellt wird, ist die Verbindung des Stieles mit der Schaufel. Sie vollzieht sich ungefähr zu dem Zeitpunkt, wo die Pollentetraden vollständig ausgebildet sind. Vom Stiel aus nach oben fortschreitend wird zuerst ein ganz feines Häutchen sezerniert, das an Dicke zunimmt, sich durch Austrocknen verfestigt und schließlich die Schaufel mit dem Stiel ganz starr verbindet. Der Widerstand gegen Umknicken wird durch den halbkreisförmigen Querschnitt bedeutend erhöht (Fig. 10, Ziff. 3).

Welche Stellung nehmen nun die Löffel einerseits zu den Tellern von Apocynum, andererseits zu den Klemmkörpern der Cynanchoideen ein? Insbesondere wie kommt es, daß die Löffel von vier verschiedenen Bildungsherden aus zusammengesetzt werden? Greifen wir auf Apocynum zurück. Da sieht man auf dem Querschnitt Fig. 6, Ziff. 1 bei den mit ×, ××, ××× bezeichneten Punkten eine Störung in der regelmäßigen Ausbildung des palissadenförmigen Drüsengewebes. Die Unregelmäßigkeit bei Punkt ××× dürfte wohl in einer Wachstumshemmung durch deu Druck des Konnektivs zu suchen sein. Ganz so gebaut ist aber auch die Störungsstelle bei Punkt ××, weniger schon bei Punkt ×. Auffallend ist, daß die Punkte ×× und × mit den Antheren alternieren und sich genau da befinden, wo wir bei den Asclepiadaceen auf die bekannte Furche treffen. Sie können vielleicht auch als Entwicklungshemmungen aus zunächst inneren Ursachen betrachtet werden. Und so spreche ich auch die vertikalen Furchen der Asclepiadaceen als durch Entwicklungshemmung hervorgerufen an, oder mit anderen Worten: die den Antheren opponierten Partien des Griffelkopfes sind den damit alternierenden im Wachstum vorausgeeilt. Die letzteren sind nicht mehr in der Lage, den Vorsprung in der alten Wachstumsrichtung einzuholen, weil sie von den früher fertiggestellten daran gehindert werden. So wölbt sich dieses Gewebe nach innen, wie ein eingesenkter Vegetationspunkt, und die innerste tiefste Zellpartie wäre die jüngste, zuletzt fertiggestellte.

Die oben erwähnte abnorme Ausbildung des Drüsengewebes immer an mit den Antheren alternierenden Stellen habe ich bei Apocynum cannabinum sehr oft gefunden, und ihre Häufigkeit ist geradezu auffallend. Gehen wir nun einen Schritt weiter, und nehmen wir an, das Drüsenepithel wäre an diesen Stellen noch nicht ganz fertiggestellt, während das angrenzende schon mit der Sekretion beginnt, so bekommen wir an Stelle einer einzigen Schleimplatte zwei wie bei Periploca, die

durch ein vertikales, noch nicht sezernierendes Zellenband voneinander getrennt sind. So bleibt uns nur noch zu erklären, wie bei Periploca nun auch noch die horizontale Trennung zustande kommt, die eine viel länger dauernde und intensivere ist. Die Erklärung dafür ist einfacher, und sie hat mich überhaupt erst dazu geführt, auch die vertikale Trennung auf eine zeitlich verschieden fortschreitende Entwicklung des Drüsengewebes zurückzuführen. Daß die Drüsenzellen der horizontalen Trennungslinie, die in einer senkrecht zur Blütenachse und durch die Mitte des Griffelkopfes gedachten Ebene liegt, noch lange nicht fertiggestellt ist, während die Sekretion darüber und darunter schon im vollsten Gange sich befindet, zeigt ein Vergleich zwischen Ziff. 1 und 2 von Fig. 9. Der Griffelkopf ist hier noch längere Zeit in radial-horizontaler Streckung begriffen und kann das Drüsenepithel erst dann fertigstellen und sezernieren lassen, wenn diese Horizontalverbreiterung beendet ist. So werden also in der Richtung von oben nach der Mitte und von unten nach der Mitte fortschreitend mehr Schleimpapillen in Dienst gestellt, bis sich ihre Sekrete an der Stelle treffen, wo der Griffelkopf seinen größten horizontalen Durchmesser besitzt. Dies ist auch der Ort, wo im letzten Moment die Verbindung zwischen Schaufel und Stiel hergestellt wird.

Sehr lehrreich ist auch eine Mißbildung des Löffels, wie sie auf Fig. 8, Ziff. 1 dargestellt ist. Ich habe sie des öfteren gefunden, ferner Übergänge von dieser breiten Form zu der ganz schmalen vonZiff. 2, die bei weitem die häufigste ist. (Die beiden Formen scheinen die äußersten Grenzen nach rechts und links zu sein, zwischen denen die Ausbildung der Löffel variiert.) Bei diesem abnormen Löffel sieht man an der dichotom gegabelten Schaufel deutlich, daß sie ursprünglich von zweierlei Richtungen her zusammengesetzt wurde, wie die Pfeile andeuten. Daß aber auch der Stiel aus zwei Hälften besteht, zeigt sich an dem letzten Überrest der einstigen Trennungslinie, nämlich der Aussparung, die durch den Schnittpunkt der senkrechten und wagrechten Linie angezeigt ist. Hier ist es zu keiner Sekretabsonderung mehr gekommen, infolgedessen sind die beiden Teilstücke an dieser Stelle noch voneinander getrennt. Im übrigen tritt in normalen Fällen die Vereinigung der beiden Teilstücke des Stieles schon sehr bald, oft unmittelbar nach der ersten Sekretion überhaupt ein.

Technisches.

Da die Ausscheidungen alle subkutikulare sind, bereitet das Beobachten auch mit dem sonst die besten Dienste leistenden Präparier-

mikroskop erhebliche Schwierigkeiten, besonders die Untersuchung der ersten feinen Sekrete, die unter der Kutikula kaum wahrnehmbar sind. Andererseits ist das Einbettungsverfahren für Mikrotomschnitte zur Erhaltung der Sekrete am Griffelkopf selbst auch sehr ungünstig, weil diese Schleime beim Durchführen durch die einzelnen Flüssigkeiten fast zu 90 % verloren gehen, entweder durch übermäßiges Schrumpfen und Davonschwimmen oder letzten Endes durch Hinwegreißen mittels des Mikrotommessers. Für nicht so junge Stadien eignete sich am besten die Beobachtung mit dem Präpariermikroskop, wenn die Objekte als Ganzes einige Tage vorher in Sudanglyzerin gelegt waren. Dann konnte man die Sekrete durch ihre rote Farbe besser vom Gewebe unterscheiden. Auch Aufhellen in alkoholischer Kalilauge leistete bei jüngeren Griffelköpfen gute Dienste. Für orientierende gröbere Untersuchungen lieferten auch Handschnitte, in Sudanglyzerin gelegt, sehr brauchbare Resultate.

c) Die Translatoren bei den Cynanchoideen.

Die Untersuchungsmethode ist dieselbe wie bei Periploca. E. T. Corry[4]) hat die ersten ausführlichen Untersuchungen über die Entwicklung der Klemmkörper angestellt, und zwar an Asclepias Cornuti Decaisne. Außer dieser Art untersuchte ich noch Asclepias curassavica, A. Fremontii, A. incarnata, ferner Vincetoxicum fuscatum, von der Gattung Ceropegia, C. dichotoma, C. Brownii, C. tigrina und C. elegans. Nirgends konnte ich aber einen prinzipiellen Unterschied in der Klemmkörperentwicklung innerhalb dieser Arten und Gattungen entdecken. Auch die Veränderung des Winkels, in dem die Arme bzw. Pollinien am Klemmkörper angehängt sind, bringt keine grundsätzlichen Unterschiede mit sich.

Ich will nur einen kurzen Bericht über die Entwicklungsgeschichte des Translators bei Asclepias curassavica geben und dabei gleich auf die Unterschiede gegenüber den Corryschen Untersuchungen hinweisen, während ich darauf verzichte, eine Beschreibung der ganzen Blüte zu liefern. Diese kann in Corrys[4]) und Schumanns[14]) Schriften studiert werden und ist hier zu einem Vergleich der Klemmkörper mit den Translatoren der Periplocoideen und Echitoideen nicht unbedingt notwendig.

Der Griffelkopf ist fünfkantig. Die fünf Kanten alternieren mit den Antheren und besitzen eine vertikale Furche, die von den bereits erwähnten Säulenzellen ausgekleidet ist (s. auf Fig. 12, Ziff. 2a, Fig. 13, Ziff. 2 und Fig. 14). Die erste Ausscheidung ist paarig; es liegen in der Furche, durch eine nicht sezernierende Partie voneinander getrennt,

oben abgerundete, unten zugespitzte Sekretleisten (siehe Fig. 12, Ziff. 1 a ist ein schematischer Querschnitt durch die beiden Leisten von Ziff. 1 samt dem darunterliegenden Drüsengewebe, geschnitten in Richtung der beiden Pfeile.) Die Sekretleisten sind noch ziemlich dünn von hellgelber Farbe und lassen, wenn sie abgehoben werden, ihre Herkunft leicht erkennen, indem sich die Papillen mit ihren halbkugeligen Enden darauf abgedrückt haben. Dies ist eine Eigenschaft, die für die „Arme" stets charakteristisch ist und auch für die Teller bei *Apocynum*. An jedem der zwei Teilstücke kann man in der Aufsicht drei Längslinien erkennen, zwei äußere als Begrenzung und eine mittlere. Der schematische Querschnitt (Ziff. 1 a) zeigt, was es damit für eine Bewandtnis hat, nämlich daß die Mittellinie und die Außenlinie, von oben gesehen, die Zellen zusammenschließen, die bis jetzt sezerniert haben. Die Papillen sind chronologisch in der Reihenfolge, wie sie mit der Sekretion begonnen haben, mit Ziffern bezeichnet. Es ist ganz natürlich, daß z. B. Papille 1 siebenmal mehr Schleim abgesondert hat als Papille 7, und daß somit die über ihr liegende Schicht siebenmal dicker sein wird als die der Papille 7. So kommt der dreieckige Querschnitt zustande, der in der Aufsicht die erwähnten drei Linien erkennen läßt. Die Sekretion ist im Gegensatz zu Corrys Angabe [4]), p. 176, auch hier eine subkutikulare. An der Lücke zwischen den beiden Sekretleisten sieht man ganz leicht die Kutikula als feines Häutchen herüberlaufen (c, Fig. 1 a). Sie wird aber meist nur da gut sichtbar, wo sie sich über dem Zwischenraum befindet und läßt sich am besten an Handschnitten beobachten, die einige Tage in Sudanglyzerin gelegen haben. Bald beginnt nun auch die Tätigkeit der bis jetzt noch nicht in Funktion gesetzten, in der Furchenmitte liegenden Säulenzellen, und zwar ist die Reihenfolge, in der die einzelnen eingeschaltet werden, von oben nach unten hin fortschreitend. Bei Ziff. 1 oben an den runden Enden, kann man bereits die erste Verbindung zwischen den Längsleisten wahrnehmen. Im selben Maße verlängern sich auch diese noch an ihren spitzen Enden nach unten, wie ein Vergleich mit Ziff. 2 ergibt. Ich kann nicht mit Corry[4]) übereinstimmen, der die Verlängerung der beiden Teilstücke nach unten so beschreibt, als ob der eben ausgeschiedene noch flüssige Schleim (anscheinend infolge der Schwerkraft) an der Furche herunterlaufe und so zur Verlängerung des Klemmkörpers nach unten beitrage.

Mittlerweile haben sich, in einem spitzen Winkel nach unten, rechts und links etwas von unterhalb der Furchenmitte ausstrahlend, zwei rautenförmige Gewebestreifen als Säulenzellenepithel differenziert. Es ist schwach muldenartig und liefert durch seine Tätigkeit die sog.

Arme (Fig. 12, a, Ziff. 2). Diese haben den Zweck, den Klemmkörper mit den Pollinien zu verbinden. Die Ausscheidung scheint zunächst im Gegensatz zu den Klemmkörpern an allen Stellen zu gleicher Zeit einzusetzen; ich konnte aber mitunter feststellen, daß die untere Hälfte der oberen doch zeitlich ein klein wenig voraus ist, ebenso wie die Mitte den Rändern; jedenfalls ist aber eine gewisse Tendenz zur Ausbildung von unten nach oben vorhanden, was sich auch darin äußert, daß die Arme, wenn auch nur für kurze Zeit, in keiner Verbindung mit dem Klemmkörper stehen. Sie heften sich unterhalb der Stelle an den Translator, wo dieser seine Basis zu verbreitern beginnt und

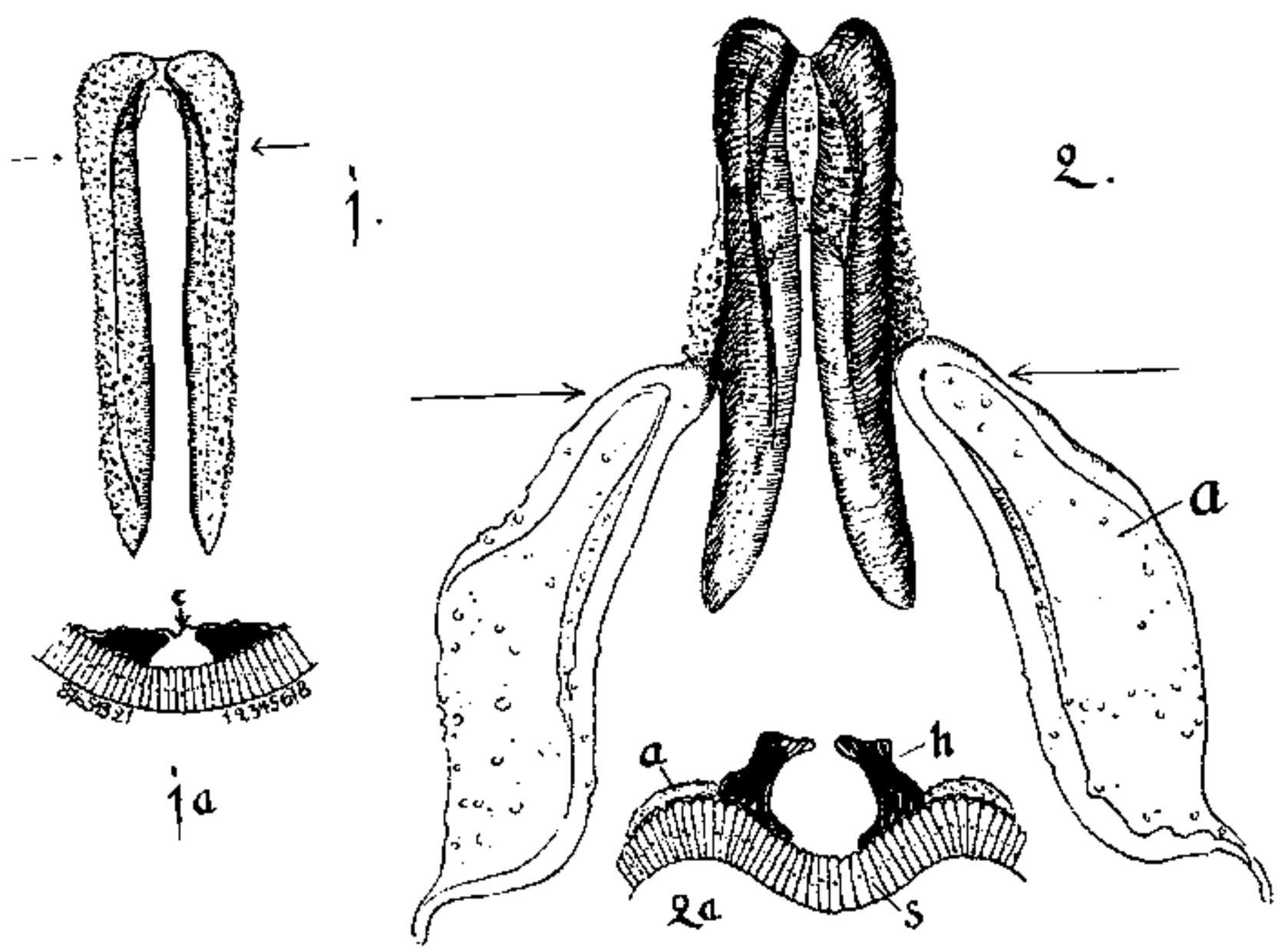

Fig. 12. Asclepias curassavica. Vergr. 66.
Ziff. 1 u. 2. Klemmkörperentwicklung (Aufsicht).
„ 1a u. 2a. Die entsprechenden schematischen Querschnitte.

seiner oberen Hälfte in der Aufsicht die Form eines gleichseitigen Dreiecks verleiht, dessen Mittelsenkrechte durch die ehemalige Trennungslinie der beiden Teilstücke dargestellt wird. Die ausgeschiedene Masse der Arme bleibt dauernd in einem zähflüssigen Zustand und verliert auch ihre gelbe Farbe nicht, im Gegensatz zu dem Klemmkörper, der allmählich während des Austrocknungsprozesses eine dunkelbraune Farbe annimmt. Die Arme bleiben bis zuletzt durch die überdeckenden Antherenflügel vor der Atmosphäre geschützt (f Fig. 14).

Betrachten wir den schematischen Querschnitt von Fig. 12, Ziff. 2a, der durch den Klemmkörper an seiner Verbindungsstelle mit den Armen in Richtung der beiden Pfeile gedacht ist. Das Kutikular-

häutchen ist verschwunden, nachdem es durch die sich höher hebenden Sekretmassen zerrissen wurde: im selben Moment setzt Schrumpfung ein, anscheinend infolge Austrocknens, was bis jetzt durch die schützende Kutikula verhindert wurde. Dadurch ziehen sich die beiden Leisten in ihrer ganzen Länge gleich unterhalb der zuerst ausgeschiedenen Masse etwas zusammen (bei h), so daß jede der Längsleisten ein im Querschnitt in der Mitte zusammengeschnürtes biskuitförmiges Aussehen bekommt (diese Einschnürung befindet sich beim fertigen Klemmkörper bei h auf Fig. 13, Ziff. 2). Gleichzeitig hat sich die Basis um den Wert einiger neu hinzutretender Zellen verbreitert, und zwar hauptsächlich nach innen. Die Struktur der ausgeschiedenen Masse selbst wird jetzt in ihrer Eigenart sehr deutlich. Da die Sekretion an der Stelle,

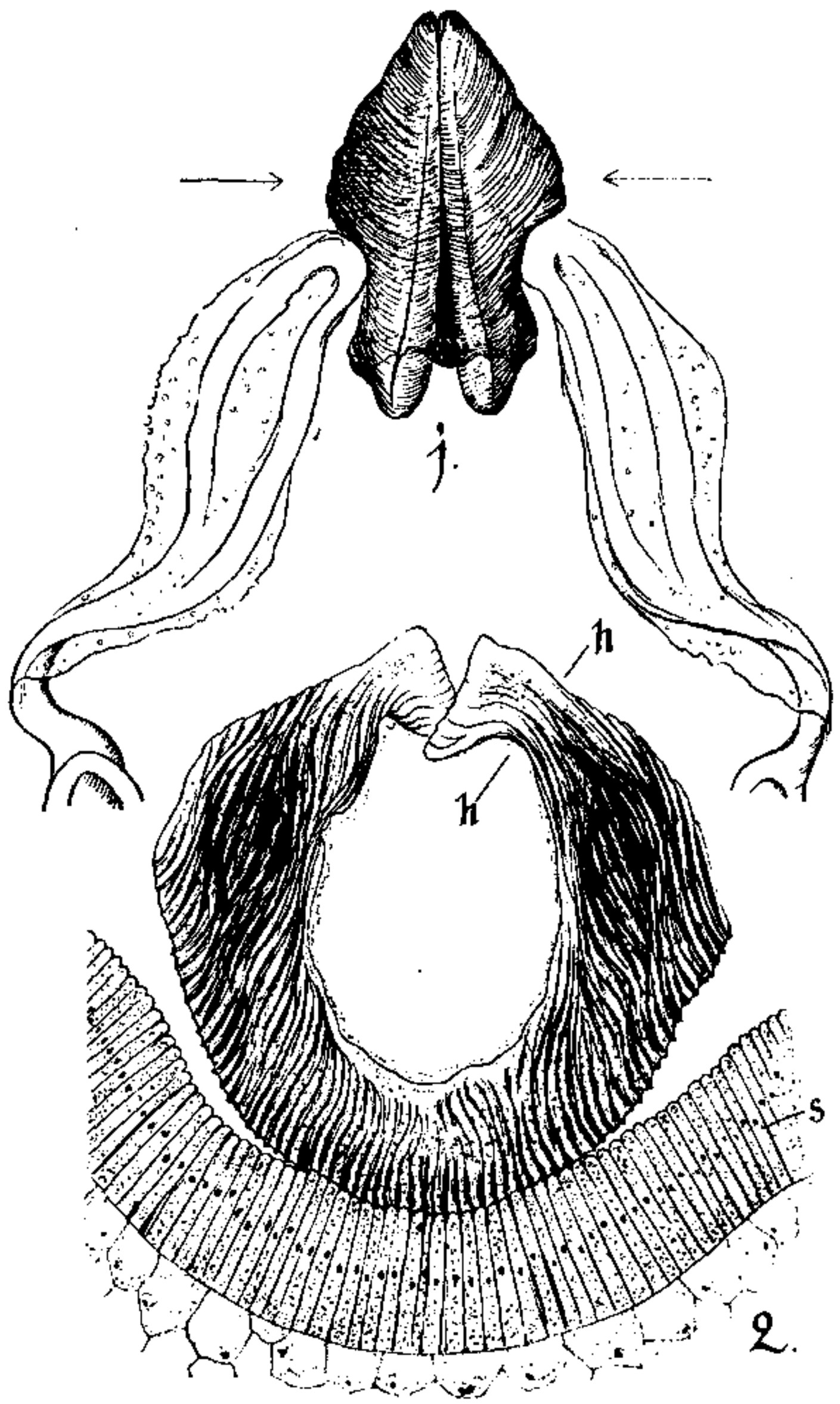

Fig. 13. Asclepias curassavica.
Ziff. 1. Fertiger Klemmkörper mit Armen. Vergr. 66.
" 2. Querschnitt durch fertigen Klemmkörper. Vergr. 115.

wo gerade die Grenze zweier Papillen ist, sicher quantitativ, wenn nicht auch qualitativ, verschieden ist von derjenigen, die von der Mitte jeder Papille bewerkstelligt wird, so kann sich dieser Unterschied auch in der Struktur der Schleimmasse ausprägen. Und in der

Tat ist das Sekret an den Orten, wo es vom Zentrum einer Papille stammt, viel heller und durchsichtiger als da, wo sich die Seitenwand der Zelle befindet. Hier ist es dunkel und tingiert sich intensiv mit Farbstoffen. Corry[4]), p. 178, hat dies auch beobachtet und spricht von „streifigem Aussehen" (striated appearance) ohne aber genauer darauf einzugehen (s. Fig. 13, Ziff. 2 und Fig. 14).

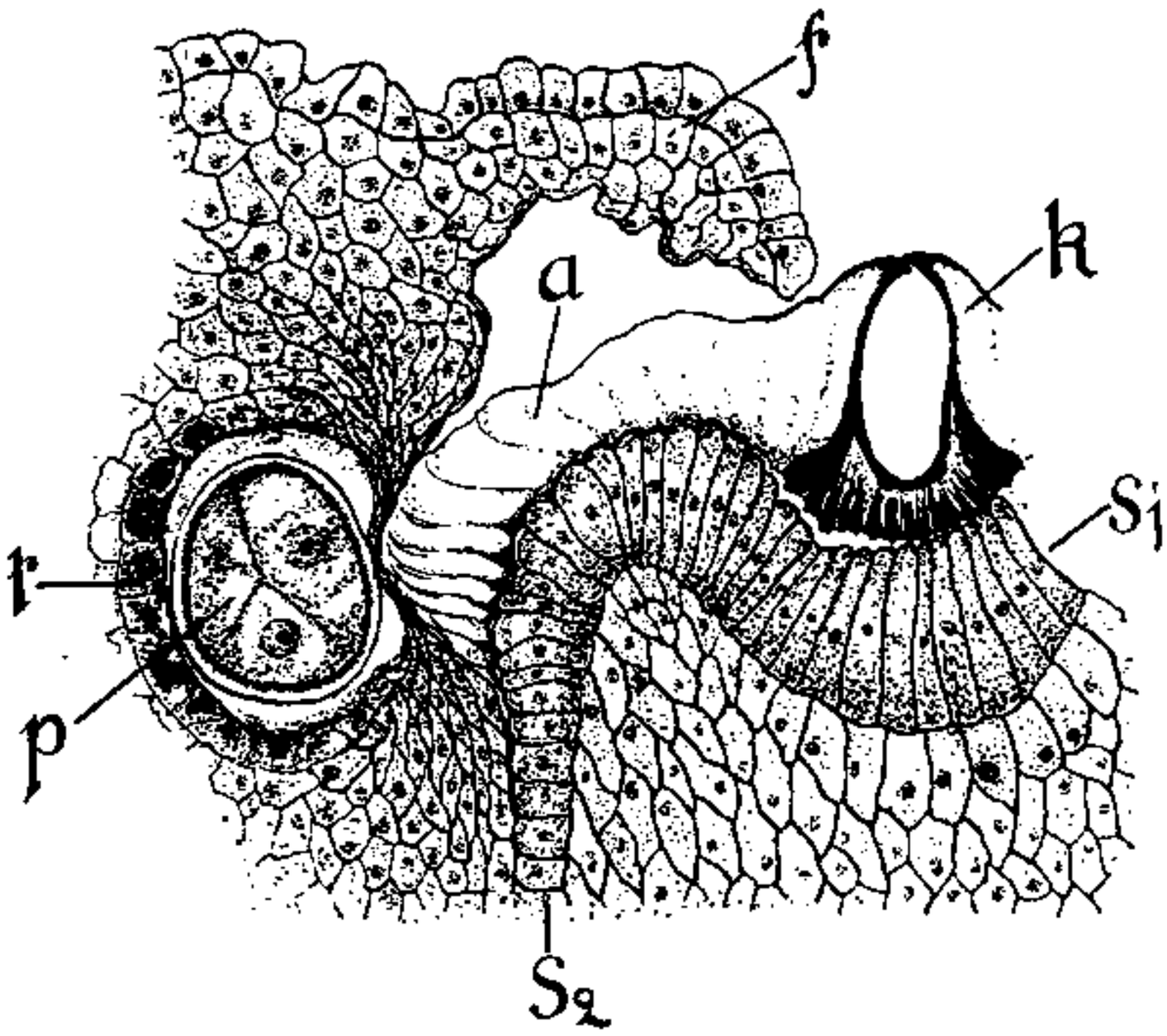

Fig. 14. Vincetoxicum fuscatum. Vergr. 331. Querschnitt durch Drüsengewebe und ausgeschiedenen Klemmkörper, dessen einer Arm gerade mit einem Pollinium in Verbindung tritt.

Den fertigen Klemmkörper mit Armen zeigt Figur 13, Ziff. 1. Die beiden ehemaligen Längsleisten sind nun fast in ihrer ganzen Länge miteinander verbunden, wie man durch den im unteren Teil auseinanderklaffenden Spalt deutlich sehen kann. Die ganze Masse des Klemmkörpers hat sich longitudinal durch Schrumpfung etwas verkürzt, während er in der Breite nicht bloß oberhalb, sondern auch unterhalb der Arme durch Sekretion außen anstoßender Papillen zugenommen hat. Wie allmählich eine Zelle nach der anderen zu diesem Behufe eingeschaltet wurde, zeigt der Querschnitt von Fig. 13, Ziff. 2. Er ist oberhalb der Ansatzstelle der Arme in Richtung der Pfeile von Ziff. 1 geführt. Infolge der bereits besprochenen streifigen Struktur des Klemmkörpers kann man mit ziemlicher Genauigkeit von jedem seiner Teile aussagen, welche Zelle ihn ausgeschieden hat. Diese „Linien gleicher Abstammung" zeigen nun klar, wie allmählich (im Vergleich mit Fig. 12, Ziff. 2a) von innen nach außen (nach der Mitte der Furche zu umgekehrt) immer weitere Papillen bzw. Papillenreihen eingeschaltet wurden, um den Klemmkörper nach außen zu verbreitern (bzw. die beiden Längsleisten in der Mitte zu verbinden). Nach beendeter Sekretion werden auch die jüngst ausgeschiedenen Partien von der Schrumpfung in Mitleidenschaft gezogen und lösen sich von dem Zylinderepithel ab. Das Aufhören der Sekre-

tion scheint ganz plötzlich stattzufinden, denn wie aus dem Querschnitt ersichtlich, zeichnen sich die halbkugeligen Hervorwölbungen der Papillenenden scharf und deutlich auf der Rückseite des Klemmkörpers ab.

Die beiden Arme haben inzwischen keine wesentliche Veränderung erfahren, sondern sich lediglich im Verlauf zweier Längslinien etwas verdickt, die schließlich am unteren Ende zusammenschließen, um daran die Pollinien zu befestigen. In welcher Weise die Arme mit den Pollinien in Verbindung treten, zeigt Fig. 14. Sie stellt einen Querschnitt durch die linke Hälfte einer Griffelkopfkante von Vincetoxicum fuscatum dar, samt dem angrenzenden Antherenstück, in dem das Pollinium erzeugt wurde. Die Arme sind bei der Gattung Vincetoxicum senkrecht am Klemmkörper angebracht, weshalb sie auf dem Querschnitt in ihrer ganzen Länge getroffen sind. *k* ist der Klemmkörper, an den sich der ziemlich massige Arm *a* nach links angeheftet hat. Darunter die langgestreckten Säulenzellen S_1, die an der Berührungsstelle mit der Anthere auf mehr als die Hälfte ihrer früheren Länge zurückgehen (S_2). Das Pollinium *p* ist an seinem obersten Ende geschnitten. Unmittelbar links davon sind noch deutlich die mit dunklem Inhalt gefüllten Tapetenzellen *t* zu sehen, während sie auf der entgegengesetzten Seite vollständig resorbiert sind. Wenigstens ist ihre ehemalige Anwesenheit nicht mehr festzustellen, Das Sekret für die Bildung des Armes ist an dieser Stelle so reichlich ausgeschieden worden, daß es alle zwischen ihm und dem Pollinium gelegenen Zellen zusammengedrückt hat, um mit diesem in Verbindung zu treten, wenn die dazwischen befindlichen Zellreste aufgelöst sind. Ob diese Auflösung vom Pollinium selbst ausgeht, oder ob der die Zellen zusammenpressende Schleim des Armes einen diesbezüglichen Reiz ausübt, konnte ich bei diesem Objekt infolge der Jahreszeit nicht mehr feststellen. Eine Untersuchung von Asclepias curassavica zeigte aber, daß das Öffnen der Antheren niemals eintritt, bevor nicht die Arme soweit ausgebildet sind, wie Fig. 12, Ziff. 2 zeigt. Mit ihrem untersten Ende berühren die Arme in diesem Stadium schon die Antherenwand, und genau hier ist die Stelle, wo auch ihre Auflösung zuerst eintritt. Jedenfalls macht es auch bei Asclepias curassavica den Eindruck, als ob eine Mitwirkung der Arme dazugehört, um die Dehiscenz wenigstens einzuleiten.

Zum Schluß möchte ich noch auf die wichtige Beziehung verweisen, die die Klemmkörper mit den Löffeln der Periploceen verbindet. Es ist beim genauen Zusehen gar kein so prinzipieller Unterschied zwischen den beiden. Dies sollen die drei Schemata von Fig. 15 dartun. Der Klemmkörper selbst entspricht der Schaufel. Würde diese

sich auch mit ihren Rändern gegen die Mitte zu einbiegen (Ziff. 2) und nur einen schmalen Spalt übrig lassen (Ziff. 3), dann hätten wir einen typischen Klemmkörper mit Längsschlitz. Würde hingegen der Klemmkörper sich nicht schließen, sondern ausgebreitet bleiben, so hätten wir eine typische Schaufel (Ziff. 1). Ihre ontogenetische Entwicklung aus zwei Teilen erlaubt einen weiteren Vergleich ebenso wie diejenige der zwei Arme einerseits und des Löffelstieles andererseits. Wären die ursprünglichen zwei Teile des Stieles niemals miteinander verschmolzen, so hätten wir die zwei Arme des Klemmkörpers vor uns (s. Ziff. 2; vgl. ferner den anormalen Löffel auf Fig. 8, Ziff. 1); wären dagegen die zwei Arme des Klemmkörpers im Laufe ihrer Entwicklung miteinander in Verbindung getreten, dann hätten wir ein Gebilde vor uns ähnlich wie der Stiel des Löffels. Löffelstiel und Arme haben auch

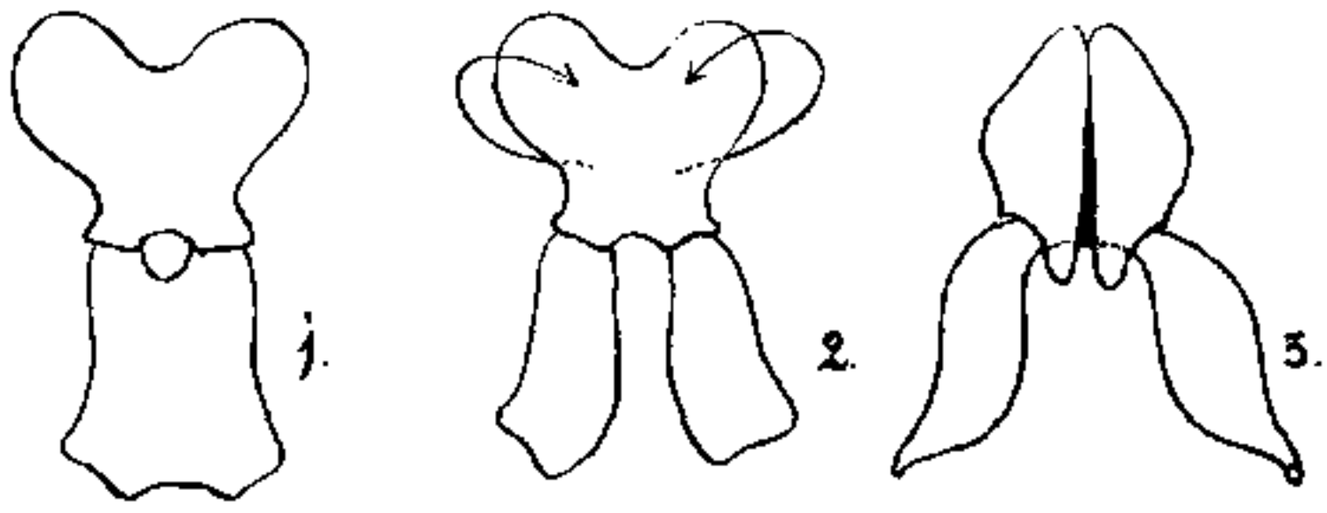

Fig. 15. Schema des hypothet. Übergangs der Löffel zu den Klemmkörpern.

das eine noch gemeinsam, daß sie beide als ursprünglich selbständige Gebilde auftreten und sich erst in zweiter Linie mit dem Klemmkörper bzw. der Schaufel verbinden. Schema 2 auf Fig. 15 stellt das hypothetische Mittelglied dar, zwischen dem erwähnten anormalen Löffel von Periploca (Ziff. 1) und dem Klemmkörper mit Armen von Asclepias (Ziff. 3).

Man kann wohl mit Recht auf Grund der gesamten vorhergehenden Untersuchungen systematische Konsequenzen ziehen und einen Vorschlag von Delpino[5]), p. 15, unterstützen, der dahin geht, die von Jussieu seinerzeit vorgeschlagene große Familie der Apocynaceen wieder herzustellen und sie in drei große Unterfamilien einzuteilen, die Apocyneen, Periploceen und Asclepiadeen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Infloreszenzstände der Asclepiadeen sind, wie ein Vergleich mit den Apocyneen zeigt und experimentelle Ergebnisse beweisen, als ursprünglich terminal zu betrachten.

2. Die Reduktion der Pollenfächer auf zwei ist phylogenetisch zustande gekommen unter allmählicher Umwandlung der Antherenseiten

zu sog. Leitschienen, mit der schon bei den Apocyneen eine teilweise Rückbildung des äußeren Pollenfaches Hand in Hand geht.

3. Die äußerlich fünfkantige Gestalt des von nur zwei Griffeln zusammengesetzten Griffelkopfes ist auf Druckwirkung der sich anlegenden fünf Antheren zurückzuführen.

4. Die eigentliche Narbe der Asclepiadeen ist auf die Griffelkopfunterseite beschränkt durch Funktionsänderung des ursprünglich auch die oberen und seitlichen Partien bekleidenden Narbengewebes. Dieses dient jetzt nur mehr zur Klebstoffbildung bzw. Translatorenausscheidung. Mit dieser Funktionsänderung läuft parallel auch Umwandlung der übrigen Blütenteile (z. B. die Ausbildung der Leitschienen und Pollenkammer).

5. Die Translatoren können nicht mehr als alleiniges Charakteristikum der Asclepiadeen gelten. Es finden sich unter den Apocyneen bei der Gattung Apocynum analoge Gebilde von tellerförmiger Gestalt, die ebenfalls die Aufgabe haben zur Übertragung des Pollens zu dienen.

Die Löffel von Periploca sind auch reine Sekretbildungen und setzen sich wie die Translatoren der Cynanchoideen aus ursprünglich vier getrennten Teilstücken zusammen. Diese lassen sich leicht mit denen der Klemmkörper parallelisieren: Die oberen zwei, die die Schaufel bilden, entsprechen dem aus zwei Längsleisten gebildeten eigentlichen Klemmkörper, und die unteren zwei, die den Stiel zusammensetzen, sind den beiden Klemmkörperarmen morphologisch gleichzusetzen.

Wenn aus den vorhergehenden Ergebnissen systematische Konsequenzen gezogen werden, muß die schon von Jussieu vorgeschlagene Zusammenfassung der Apocyneae und Asclepiadeae zu der großen Familie der Apocynaceae wieder eingeführt werden.

Vorliegende Untersuchung wurde ausgeführt im Botanischen Institut der Universität München in der Zeit von Dezember 1919 bis März 1921.

Leider mußten infolge der traurigen Zeitumstände die Abbildungen in ihrer Zahl aufs äußerste beschränkt und in ihrem Ausmaß erheblich verkleinert werden.

Schließlich ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimen Rat v. Goebel auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit, sein großes Interesse und seine allzeit freundliche Unterstützung den geziemenden Dank auszusprechen.

Literatur.

1) Behrens, Wilhelm Julius, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Inauguraldissertation, Göttingen 1875.

2) Brown, Rob., Miscellaneous Bot. Works. Vol. II. On the Asclepiadaceae, a natural order of plants separated from the Apocyneae of Jussieu. Edinbourgh 1811.

3) Church, A. H., Types of floral mechanism. Oxford 1908.

4) Corry, E. T., On the structure and development of the Gynostegium and the mode of fertilization in Asclepias Cornuti Decaisne. 1883. Transactions of the Linnean Society of London. Second series, Vol. II.

5) Delpino, Federigo, Sugli Apparecchi della Fecondazione nelle Piante Antocarpee (Fanerogame).
Sommario di osservazioni fatte negli anni 1865—66. Firenze 1867.

6) Eichler, A. W., Blütendiagramme, I. Teil. Leipzig 1875.

7) Engler, A., Beiträge zur Kenntnis der Antheren-Bildung der Metaspermen, III. Pringsheims Jahrbücher, Bd. X, Leipzig 1876.

8) Frye, Th. C., A morphological study of certain Asclepiadaceae. Bot. Gazette, Vol. XXXIV, Dezember 1902.

9) Goebel, K., Organographie. 1. Aufl. 1898.

10) Hildebrand, F., Federigo Delpinos Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtungen bei den Phanerogamen. Mit Zusätzen und Illustrationen. Bot. Zeitung 1867, Nr. 34 und 35, Leipzig.

11) Hochstetter, Ch. F. Über Anwachsungen der Blattstiele oder Blattscheiden, Äste und Blütenstiele verschiedener Pflanzen, mit zerstreuten Bemerkungen über Blattstellung. Flora 1850, Regensburg.

12) Ludwig, F. R., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.

13) Schumann, K., Apocynaceae, Engler-Prantls Nat. Pflanzenfamilien. IV. Teil 1. Abteilung, Leipzig 1897

14) — Asclepiadaceae, Engler-Prantls Nat. Pflanzenfamilien. IV. Teil, 2. Abteilung, Leipzig 1897.

15) Volkens, G., Über die Bestäubung einiger Loranthaceen und Proteaceen. Schwendener-Festschrift. Berlin 1899.

16) Warming, Eug., Forgreningsforhold hos Fanerogamerne. Kopenhagen 1872.

17) Wydler, H., Morphologische Mitteilungen. 1. Infloreszenz von Vincetoxicum officinale, medium und nigrum. Flora 1857, Regensburg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 115

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

Artikel/Article: Vergleichende Asclepiadeenstudien 130-176