

# Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen.

Mit Tafel I und 7 Textfiguren.

Von

G. Tischler.

---

## I.

In seiner zusammenfassenden Behandlung der Periplasmodiumbildung berichtet Hannig (20) nach eingehenden Literaturstudien auch über die entsprechenden Beobachtungen bei den Antheren der Angiospermen. Er macht darauf aufmerksam, daß namentlich von seiten der neueren Morphologen kaum mehr auf das „Einwandern“ der Tapetenzellen in das Pollenfach hinein besonders geachtet zu sein scheint, denn es fänden sich überall nur allgemeine Redewendungen über das Schicksal des Tapetums vor.

Kurze Zeit darauf schenkte uns Bonnet (2) eine ausführliche monographische Bearbeitung der „Tapètes plasmodiaux“ für eben diese Angiospermen-Antheren. Und in die gute Literaturdiskussion werden hier auch eingehende eigene cytologische Erfahrungen an *Yucca*, *Atropa*, *Datura*, *Cobaea*, *Helleborus*, *Hyoscyamus* und *Fuchsia* verwoben. Da fiel mir auf, daß (S. 700) das Schicksal der Tapetenzellen generaliter so geschildert wird, daß es mit anderen Darstellungen nicht durchweg harmoniert. Es sollen nämlich sehr spät, erst nach Bildung der jungen Pollenkörner diejenigen „Desorganisations-Erscheinungen“ beginnen, welche schließlich zur Aufgabe der Selbständigkeit des Tapetums führen<sup>1)</sup>: die Zellwände lösen sich auf, es bildet sich ein kernreiches Syncythium (S. 701), „puis le plasma se disloque, se liquéfie en quelque sorte, et

---

1) Vgl. auch bereits die Bilder bei Bonnet (1).

l'espèce de gelée à laquelle il donne naissance se répand entre les grains de pollen. Strasburger (42, 1882) a signalé dans de nombreuses plantes des aspects de ce genre. Sur les coupes, les grains de pollen apparaissent alors comme des grains remplissant des alvéoles creusées dans une substance grisâtre qui s'est glissée dans tous les interstices. Peu à peu cette substance est digérée et disparaît, et corrélativement la membrane des grains de pollen se différencie.“

Diese Beschreibung stimmt in der Tat mit den meisten mir aus der Literatur bekannten Fällen überein, speziell hat Strasburger (42, 43) in seinen beiden hierin grundlegenden Schriften in nicht mißverständlicher Weise für *Malva*, *Geranium*, *Gaura*, *Cucurbita*, *Senecio*, *Cobaea*, *Iris*, *Oenothera*, *Passiflora* und *Cephalaria* gesagt, daß immer erst die Tetradenbildung vollendet sein müsse und die jungen Pollenkörner ihre Membrandifferenzierung begonnen haben sollten, ehe die „Plasmodiumbildung“ einträte. Und ich selbst hatte bei meinen Pollen-Untersuchungen an *Mirabilis*, *Ribes*, *Potentilla*, *Syringa*, *Bryonia* und *Musa* (46, 47, 48, 50) gleichfalls mich mit absoluter Sicherheit davon überzeugt, daß die Tapetenzellen hier sehr lange, ja, wie es scheint, für immer persistieren und von einem späteren „aktiven“ Eindringen ins Pollenfach hinein hier keine Rede sein kann. Wußten wir doch auch schon früher (s. z. B. v. Goebel, 15), daß häufig die Tapetenzellen an ihrem ursprünglichen Ort verharren, von hier aus nur gewisse Stoffe secernieren („Sekretionstapetum“), um schließlich zu degenerieren.

Demgegenüber frappierte mich die Ausdrucksweise von Ernst (13) in seinem letzten schönen Sammelreferat, wenn er schreibt (S. 243): „Im späteren Verlauf der Pollensack-Entwicklung tragen die Tapetenzellen wesentlich zur Ernährung der Archesporzellen bei. Ihre Membranen werden dabei in der Regel aufgelöst, das Plasma verteilt sich gleichmäßig zwischen den inzwischen gelockerten Zellen des Archespors (v. m. gesp.) und beteiligt sich als Periplasmodium an den nutritiven und vielleicht auch an den formativen Prozessen der Pollenentwicklung.“ Die von mir „gesperrten“ Worte treffen nun meines Wissens für die bisher untersuchten Dikotylen nicht zu; denn wenn hier überhaupt ein „Einwandern“ stattfindet, erfolgt das, wie wir eben sahen, viel später. Goebel sagt in der Organographie (15, S. 768) korrekter: „Bei den Farnen und in den Mikrosporangien werden die Wände

der Tapetenzellen aufgelöst, ihr Plasma mit den (oft durch direkte Kernteilung vermehrten) Kernen wandert zwischen die isolierten Sporen-Mutterzellen oder ihre Tochterzellen ein und wird von diesen aufgebraucht.“

Handelt es sich etwa dabei um prinzipiell ganz gleichgültige Zeitunterschiede in der Auflösung des Tapetums oder deuten diese daneben noch Differenzen viel gewichtigerer Natur an? Das soll in unserer vorliegenden Abhandlung erörtert werden.

Seit Hofmeisters Tagen und vor allem durch die detaillierten Angaben von Strasburger (42) und Hannig (20, 21) wissen wir, daß zahlreiche Gefäßkryptogamen tatsächlich schon zur Zeit der Ruhe der Sporen-Mutterzellen eine Plasmodiumbildung aufweisen. Und Hannig betont z. B. für *Equisetum* und *Azolla* mit Recht ausdrücklich, daß es sich hierbei nicht etwa um eine Art von Desorganisation, sondern um eine entschiedene Lebensäußerung handle. Die Verschmelzung der Tapetenzellen fängt dabei gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten an zahlreichen voneinander unabhängigen Stellen an, so daß gewisse, verschieden große „Nester von Fusionszellen“ entstehen. Nach dem Einwandern des Tapetums zwischen die Sporenmutterzellen findet noch eine starke Kernvermehrung durch Amitose statt. Für lebhafte Stoffwechselforgänge spricht das transitorische Auftreten von Stärkekörnchen im Plasmodium.

Erst gegen die Sporenreife hin werden die Plasmodialkerne leerer, sie sehen wie Blasen aus, und am Ende erfolgt Desorganisation und Resorption des Gesamtplasmas mit den Kernen.

Ist nun der Gegensatz zwischen den Gefäßkryptogamen und den Blütenpflanzen danach in der Tat ein prinzipieller, indem bei ersteren das Einwandern des Tapetums einen „aktiven“, bei letzteren einen „passiven“ Vorgang bedeutet?

In der Literatur finden sich verstreut einige Angaben über sonderbare kernreiche Plasmamassen zwischen den jungen Pollen-Mutterzellen resp. ihren Abkömmlingen bei einigen Monokotylen. An diese hat wohl Ernst bei seiner oben zitierten Zusammenfassung gedacht. Die Bilder sind indes von den Autoren noch sehr verschieden gedeutet und von Hannig in den meisten Fällen nicht, von Bonnet überhaupt nicht berührt.

Es erscheint mir richtig, die einzelnen Forscher bei ihrer Beschreibung selbst zu Wort kommen zu lassen, da sich daraus die Differenz der Auffassungen am besten ergibt.

Strasburger (42, S. 111) beschreibt wohl als erster ein solch kernreiches Plasmodium und zwar nur für *Arum maculatum*<sup>1)</sup>. „Gleich nach Bildung der jungen Pollenkörner und Auflösung der Wände der Tetraden wandert die doppelte Schicht von Tapetenzellen, ihre Selbständigkeit aufgebend, zwischen die jungen Pollenzellen ein. Dieselben erscheinen hierauf in einem gleichmäßigen, fein granulierten Protoplasma eingebettet. Dieses Protoplasma füllt lückenlos den ganzen Raum zwischen den Körnern aus. Es ist ein Leichtes, in der feinkörnigen Substanz die Zellkerne der Tapetenzellen wieder zu finden. Dieselben zeigen sich etwas vergrößert und von ziemlich unregelmäßiger Gestalt. Sie halten sich zum Teil in der Peripherie des Faches, teils zwischen den Pollenkörnern auf.“ Anscheinend, ohne diese Angaben zu kennen, erwähnt Rosenberg (34, S. 8) ganz das gleiche, aber deutet die Erscheinung anders. „Bei *Arum maculatum* habe ich solche Kerne in großer Menge unter den Pollenkörnern gefunden. Hier sind dieselben sicher (v. m. gesp.) als steril gewordene und aufgelöste Archesporzellen aufzufassen.“

Auch für einige andere Araceen findet sich offenbar ähnliches in der sonstigen Literatur angeführt. So sagt D. H. Campbell (6, S. 6) für *Dieffenbachia Seguine*: „The young spores are embedded in a thick layer of nucleated protoplasm, doubtless derived from the broken down tapetum, and perhaps in part from a portion of the sporogenous cells. This point was not, however, investigated.“

B. M. Duggar<sup>2)</sup> (11, S. 90) weiß für zwei andere Araceen: *Symplocarpus foetidus* und *Peltandra undulata*, nach unserer Meinung bereits korrekter, anzugeben: „Upon the dissolution of the mother cell membrane, the tapetal cells become free, and wander in between the maturing microspores. Coming in contact with these forming microspores, the tapetal cells lose their identity as distinct cells, forming a general protoplasmic stratum, in which the nuclei persist for some time. Imbedded in this nourishing layer, the microspores rapidly increase in size, at the same time assuming a thicker wall.“

---

1) Bei allen anderen oben aufgeführten Gattungen spricht er nichts von Kernen zwischen dem Pollen, nur für *Malva crispa* (S. 89) gibt er an, daß „einzelne“ auch hierhin gelangen können. Doch kommt er (43) 1889 gar nicht mehr darauf zurück, während er (S. 58—59) im übrigen eine sehr ausführliche Schilderung des Verhaltens der Tapetenzellen gibt.

2) Diese Arbeit findet sich auch bei Hannig (20, S. 359) erwähnt.

Von sonstigen Studien über Araceen-Pollenentwicklung kenne ich nur noch eine hier in Betracht kommende Publikation, nämlich die Arbeit von Gow (17) über *Spathyema*. Von den uns hier interessierenden Stadien wird darin aber nichts gesagt.

Für die den Araceen verwandtschaftlich nahe stehenden Lemnaceen liegen die Verhältnisse anscheinend ähnlich. Wenigstens schreibt Miß Caldwell (3, S. 50)<sup>1)</sup>: „When the microspore mother cells have become free by the breaking down of their cell walls, the tapetum sometimes divides, forming groups of cells projecting into the mother cell region . . . These projecting cells evidently served to nourish the mother cells, as the latter were frequently found in close contact with them.“ Daneben sollen auch noch einzelne Pollen-Mutterzellen degenerieren und gleichfalls den Pollen ernähren. „The broken down mother cells frequently form incomplete chains extending into and almost across the loculus, though such masses are usually found near the tapetum.“ Auf Färbungen reagierten sie ganz gleich wie das echte Tapetum und hätten anscheinend ganz die gleiche Funktion. Also Miß Caldwell spricht nicht etwa von einem direkten Einwandern der Tapetenzellen und nimmt vielmehr neben diesen „projecting cells“ noch besondere „plasmoidal werdende“ Pollen-Mutterzellen in Anspruch.

Aus dem Verwandtschaftskreis der „Helobiae“ sind eine Anzahl ähnlicher Angaben über „kernreiche Plasmodien zwischen dem Pollen“ wie bei den „Spathiflorae“ in der Literatur niedergelegt. Als erster dürfte Campbell (4) etwas derartiges für *Zannichellia* gesehen haben. Er ist hier indes der Meinung, daß (S. 42) „not all the sporogenous cells give rise to spores, but a certain number are broken down and their free nuclei can be observed among the young spores. This recalls the similar behavior of the sporogenous cells of *Equisetum*.“ Bei der nahe verwandten *Zostera* liegen nach Rosenberg (35) die Dinge so, daß im Antherenfach bestimmte Zellen des Archespors sich gegen die Regel quer teilen und „steril“ werden. Von diesen unterschieden sich zwar die das Antherenfach umgebenden Tapetenzellen, aber auch sie seien durch Abspaltung vom Archespor entstanden und gehörten nicht etwa zur Antheren„wandung“. In einem späteren Stadium befänden sich nun zwischen den jungen Pollenzellen freie Zellkerne. Sie differierten typisch von den Kernen der Pollenkörner (34, S. 8): „Die

1) Diese Arbeit findet sich auch bei Hannig (20, S. 359) erwähnt.

betreffenden Kerne sind stark cyanophil, auch färben sich ihre Nucleolen eher blau als rot. Das Chromatin kommt in Form kleiner Kügelchen von ziemlich gleicher Größe in einem deutlich netzförmigen Kerngerüst vor. Das Aussehen dieser Kerne erinnert sehr an die von mir beschriebenen und abgebildeten Kerne der *Drosera*-Drüsen.“ Sie sollen nach Rosenberg sowohl aus den Tapetenzellen wie zum weit größeren Teile aus den „verdrängten steril gewordenen Archesporzellen“ stammen. Des weiteren vergleicht der Autor diese freien Kerne mit den Funden Campbells bei Araceen und meint, künftige Untersuchungen würden auch hier wohl zeigen, daß die Nuclei zum großen Teile nicht aus dem Tapetum, sondern aus steril gewordenen Archesporzellen herkämen.

Kurze Zeit darauf weiß Murbeck (27) für *Ruppia rostellata* ganz Ähnliches zu schildern, doch läßt er das Plasma ausschließlich aus den Tapetenzellen herkommen. (S. 7—9): „Die Tetraden füllen lange nicht den ganzen Antherenraum aus, sondern ein erheblicher Teil wird von einer anscheinend einheitlichen Plasmamasse und zahlreichen in dieser eingelagerten Kernen eingenommen. Diese sowie das Plasma rühren indessen von den Tapetenzellen her, welche sich aus ihrem gegenseitigen Verbands losgelöst haben und dann, wie es bei verschiedenen anderen Monokotylen der Fall ist (so zweifelsohne auch bei *Zannichellia*), zu einer einzigen Masse zusammengefließen sind, welche zwischen die Tetradenzellen eingewandert ist eben zu der Zeit, wo diese fertig gebildet wurden . . . Wenn die Zellen der Tetraden sich voneinander losgelöst haben, dringt das aus den Tapetenzellen stammende Plasma und die in diesem eingemengten zahlreichen Kerne von allen Seiten zwischen dieselben hinein, und da die länglichen Pollenzellen alle möglichen Lagen einnehmen, so zeigt ein Schnitt durch eine Antherenkammer zu dieser Zeit ein sehr mosaikartiges Bild. Die Tapetenkerne persistieren während eines guten Teiles der Zuwachsperiode der Pollenkörner, nehmen aber allmählich an Größe ab und werden immer mehr cyanophil und arm an Nuclearsubstanz. Wenn der generative Kern der Pollenkörner sich teilt, sind sie ganz verschwunden.“

Die letztgenannten Gattungen *Zannichellia*, *Zostera* und *Ruppia* rechnet man zu der Familie der Potamogetonaceen, und es macht den Eindruck, daß das „kernreiche Plasma“ zwischen den sich teilenden Pollen-Mutterzellen und dem jungen Pollen genau so zum Familiencharakter gehört, wie bei den Araceen und Lemnaceen. Bei *Potamogeton foliosus* hat Wiegand (52) zwar nicht ausdrück-

lich gleiches beschrieben, aber vielleicht nur nicht darauf geachtet. (S. 345): „The complete disintegration of the tapetal cells . . . is almost coincident with the divisions of the pollen-mother-cell. When the young pollen grains are free in the anther, therefore, only a disorganized mass of protoplasm is in the position formerly occupied by the tapetum. This substance is very soon distributed among the pollen grains, where it possibly serves as nutriment.“ Ob noch normale Kerne darin liegen, wird also gar nicht berührt, doch ist dies nach unseren eigenen unten mitzuteilenden Funden für *Potamogeton natans* überaus wahrscheinlich.

Von den übrigen Familien der Helobiae ist nach der Literatur nur noch bei der Scheuchzeriacee *Lilaca subulata*, und zwar wieder von Campbell (5) das „kernreiche Plasmodium“ gefunden. Er glaubt hier an die ursprüngliche Existenz von besonderen intermediär zwischen Tapetum und Archespor stehenden Zellen (S. 9 bis 10): „potentially sporogenous cells which do not . . . develop into spores, but become broken down and serve, like the true tapetal cells, to nourish the developing spores . . . . The sporogenous cells after separation are imbedded in a nucleated mass of protoplasm derived from the tapetal cells and the imperfect sporogenous ones.“

Das sind, nach Möglichkeit wörtlich wiedergegeben, alle Angaben, die mir von den Helobiae bekannt geworden sind. Über die sonst noch cytologisch untersuchten Gattungen *Najas* (Campbell, 4), *Sagittaria* (Schaffner, 37) und *Helodea* (Wylie, 54) finden wir keine entsprechenden Angaben. Ohne weiteres ist damit natürlich noch nicht gesagt, daß hier in der Tat die „kernreichen Plasmodien“ fehlen.

Seit dem Jahre 1902 ist mir überhaupt, auch bei Vertretern aus anderen Monokotylenfamilien, keine neue hierher gehörige Beschreibung bekannt geworden. Wie wir sahen, kommt Hannig nur für zwei Fälle, Bonnet überhaupt nicht mehr auf diese Erscheinungen zurück. Die Verhältnisse bei den Dikotylen wollen wir erst am Schluß unserer Abhandlung berühren.

Eine wirklich eingehendere cytologische Schilderung der Entstehung solcher „kernreicher Plasmodien“ liegt, höchstens mit Ausnahme von Murbecks Angaben für *Ruppia*, zurzeit noch für kein Objekt vor. Da war es mir von großem Interesse, als ich bei einer Untersuchung heterantherer Pflanzen an *Commelina coelestis* die gleiche kernreiche Plasmamasse zwischen dem jungen Pollen aufdeckte, wie es für die oben genannten Spathiflorae und Helobiae

beschrieben war. Über die innerhalb des Andröceums hier zu beobachtende „Arbeitsteilung“ unter den Stamina (s. z. B. v. Kirchner, 22) ist an dieser Stelle nicht zu berichten, da sich in allen sechs Antheren in der uns hier interessierenden Frage die nämlichen Verhältnisse bemerkbar machen. Vertreter der Commelinaceen sind ja nun schon öfter untersucht (s. die Literaturzusammenstellung bei Picard, 31), aber immer scheint allein auf die Pollen-Mutterzellen acht gegeben zu sein. Wenigstens habe ich weder bei Guignard, Strasburger, Farmer u. Miss Shove und Mottier noch bei der neuesten Publikation von Nawaschin (29) etwas von den eigenartigen Verhältnissen bezüglich des Tapetums erwähnt gefunden. Trotzdem sagte Guignard (19, S. 355) schon im Jahre 1885 von *Tradescantia*: „Il n'est peut-être pas de plante qui ait été plus étudiée, au point de vue qui nous occupe, que les points staminaux ou les cellules mères de pollen des espèces de ce genre!“ Und Clark (8), der die größeren morphologischen Verhältnisse der Blüten schildert, weiß auch nichts Besonderes von den Tapetenzellen der Commelinaceen zu melden.

Ich habe *Commelina coelestis*, *Rhoeo discolor* sowie *Tradescantia fluminensis* und *virginica* untersucht und alles Wesentliche identisch gefunden. Im nachfolgenden soll *Commelina coelestis* als „Paradigma“ genauer geschildert werden.

## II

Bonnet (2) hat in seiner mehrfach zitierten Abhandlung über die Tapetenzellen aufs neue auseinandergesetzt, wie aus dem „Protarchespor“ durch tangentielle Abspaltung einer Zellschicht das echte Archespor (die „Ahnenzellen“ der Pollen-Mutterzellen) und eine äußere Reihe geschieden werden. Letztere teilt sich dann wieder in eine innere Schicht, welche die „Tapetenzellen“ liefert, und in eine äußere, die wir am besten als „Zwischenzellschicht“ bezeichnen könnten. Aus ihr gehen nämlich durch eine bis mehrere tangentielle Teilungen die Zellreihen hervor, die wir zwischen Epidermis und Tapetum als „mechanische“ und „transitorische“ Zellen der Antherenwandung kennen. Auch für die Commelinaceen gilt dies Schema. In Fig. 1, Taf. I haben wir ein Stadium abgebildet, in dem (von außen nach innen) bereits deutlich Epidermis (*E*), eine Reihe Zwischenzellen (*Zw*), eine Reihe Tapetum (*T*), endlich das Archespor (*A*) geschieden sind. Irgend ein wesentlicher Unterschied in der Organisation der einzelnen Zellen oder ihrer Kerne fällt

zunächst noch nicht auf. Hervorheben möchte ich vor allem, daß fast überall in den Kernen mehrere Nucleolen vorhanden sind.

Bei stärkerer Vergrößerung sehen wir einen Kern aus dem zukünftigen Tapetum in Fig. 2, Taf. I.

Eine schärfere Differenz zwischen den Tapeten- und Archesporzellen bezüglich ihres Kernaufbaues oder der Dichtigkeit des Cytoplasmas ist auch in etwas späterem Stadium ohne weiteres nicht zu konstatieren. Höchstens machen sich Unterschiede in der Größe stärker bemerkbar.

Bei der Zellvermehrung innerhalb der Antherenwandung bleiben die Tapetenzellschicht vorerst einreihig, ihre Zellen einkernig. Nur sehr ausnahmsweise (Fig. 3, Taf. I) finden wir zweikernige infolge der Nichtanlage einer Zellwand nach der Kernteilung. Fig. 4, Taf. I zeigt uns die Struktur eines Nucleus ungefähr zu der Zeit, in der die Kerne der Pollen-Mutterzellen im Leptonema sind oder in die Synapsis treten.

Jetzt ist aber der Unterschied zwischen den beiderlei Kernarten ein erheblicher geworden. Das Chromatin ist in den Tapetenkernen im wesentlichen feinkörnig geblieben oder in dünnen Netzen, Waben und Strängen geordnet; nur gelegentlich fallen gröbere fädige Bildungen auf, wie sie auch in Fig. 4 eingezeichnet sind.

In Fig. 5, Taf. I finden wir ein Übersichtsbild, das uns einen Schnitt durch ein ganzes Pollenfach zu dieser Zeit vorstellt. Außerhalb der gezeichneten Partie liegen die Epidermis, die Schicht, welche später die Faserschicht gibt, und die z. T. bereits zerdrückte Reihe von transitorischen Zellen. Diese ist stellenweise durch tangentielle Teilung zweischichtig geworden, was ich namentlich bei *Rhoeo discolor* ausgeprägt fand. Nun folgt das von uns im Bilde wiedergegebene Tapetum. Hier ist gleichfalls, etwas häufiger als in der vorigen Schicht, an einzelnen Stellen Zweischichtigkeit eingetreten. Doch gilt im ganzen genau wie bei Bonnets Objekten (S. 615): „Ce n'est qu'en des points très localisés qu'elle est dédoublée parfois en deux couches.“ Sämtliche Kerne des Tapetums sind gewohnterweise sehr chromatinreich, die Zahl ihrer Nucleolen ist variabel, meist aber beträchtlich. Die Größe der Kerne auf diesem Stadium ist ungefähr die folgende, wobei noch zu bemerken ist, daß die Nuclei in den verschiedenen großen Antheren keinen charakteristischen Unterschied in ihrer Größe ergeben:

(Die Zahlenangaben beziehen sich auf „Teilstriche“, deren Entfernung voneinander  $0,00078 \text{ mm} = 0,78 \mu$  beträgt.)

im Durchschnitt:	im Durchschnitt:
16 : 12 = 14 Teilstr.	19 : 12 = 15,5 Teilstr.
16 : 10 = 13 „	12 : 20 = 16 „
19 : 14 = 16,5 „	20 : 12 = 16 „
18 : 24 = 21 „	18 : 16 = 17 „
14 : 15 = 14,5 „	16 : 16 = 16 „
16 : 11 = 13,5 „	18 : 10 = 14 „

Die Unterschiede zwischen diesen ganz beliebig herausgegriffenen 12 Kernen sind so groß, daß eine mittlere Größe anzugeben willkürlich erscheinen würde. Im allgemeinen darf man wohl sagen, daß die von 14—16 Teilstrichen-Durchmesser, d. h. also von ca. 11—12,5  $\mu$ , die Mehrzahl waren. —

Bisher ist offenbar die ganze Entwicklung der Tapetenzellen die „normale“, sie entspricht z. B. völlig der von Bonnet studierten *Yucca*. Nun aber folgt nach dem französischen Autor bereits die „sénilité“ (S. 626 ff.), d. h. es machen sich Desorganisationsmerkmale geltend. Es sei dahingestellt, ob diese Angabe für alle von Bonnet weiter beschriebenen Vorgänge korrekt ist. Jedenfalls dürfen wir bei den Commelinaceen noch von keiner Senilität sprechen. Während bei Bonnets Objekten die Zellen jetzt 2—4kernig werden und dann eine Kernfusion häufig einsetzt, ist bei unseren zwar die Zweikernigkeit der Zelle auch als ziemlich regelmäßige Erscheinung zu beobachten (Fig. 6, Taf. I), aber gleichzeitig verändert das Chromatin seine Anordnung so, wie in besonders lebhaft funktionierenden, u. a. in „Drüsen“-Kernen. Berühmt geworden und am besten studiert sind ja hier die von Rosenberg (33) näher untersuchten Kerne in den Drüsen der *Drosera*-Tentakeln. Außerdem beginnen sich an einzelnen Stellen die Zellwände im Tapetum aufzulösen. Es entstehen, wie bei *Equisetum* usw., immer zuerst Nester von „Syncythien“, nachdem auch die ursprünglich noch vorhandenen Plasmodermen bei dieser Zellverschmelzung unsichtbar geworden sind. Gräper (18) sagte vor kurzem (S. 375), daß eine Altersschädigung der Zelle sich zuerst in einer Neigung zeige, ihre Eigenart als in sich abgeschlossenes Ganzes aufzugeben und daß dies sich in der Regel in einer Verschmelzung mit der Nachbarzelle äußere. Aber darum dürfen wir sicher nicht überall bei nicht-sexuellen Zellfusionen auf typische Alterserscheinungen schließen. Hier stehen dem schon die Indizien entgegen, die wir aus Kernform- und Kernstruktur-Änderung gerade für lebhafteste Aktivität hernehmen dürfen.

In unseren Fig. 7 u. 8, Taf. I ist zum Ausdruck gebracht, wie einige Zellen auch bei weit vorgeschrittener Syncythienbildung der anderen noch immer ihr eigenes Plasmoderma behalten können. Sind aber einmal diese gelöst, so ist, wie gesagt, in keiner Weise mehr eine Grenze zwischen den ursprünglich getrennten Zellinhalten nachzuweisen.

Bald macht nun das Cytoplasma nach dem Raum hin, in dem die Pollen-Mutterzellen liegen, Bewegungen, wie wir sie etwa von den Myxomyceten her als „amöboide“ zu bezeichnen gewohnt sind. Wir finden meist an der äußersten Grenze das Plasma besonders dicht gelagert. Auch die Kerne verändern jetzt ihre Form, sie erhalten amöboide Konturen und zwar vorzugsweise nach der Innenseite des Plasmodiums hin. Hier zeigen sich ihre stärksten Gestaltsveränderungen während der ganzen Ontogenese. Man kann alle möglichen merkwürdigen Bildungen auffinden: ganz langausgezogene, eingeschnürte, eingebuchtete Kerne liegen dabei nahe solchen, die in ihrer Form gegen früher scheinbar unverändert geblieben sind. Karyogamien, die sonst in den alternden Tapetenzellen so häufig sind, scheinen hier nur sehr selten vorzukommen. Sehr oft liegen dabei die Kerne ziemlich dicht nebeneinander und erst bei genauerem Zusehen lassen sich ihre einzelnen Territorien scharf trennen. Diese im allgemeinen fehlende Kernverschmelzung berührt merkwürdig, wenn man an die zahlreichen Beispiele denkt, die Némec (30) für die Leichtigkeit derartiger Fusionen anführt.

Wieder ganz willkürlich herausgegriffene Kerne maßen in diesem Stadium (in dem oben näher präzisierten Maßstabe):

im Durchschnitt:	im Durchschnitt:
17 : 13 = 15 Teilstr.	19 : 13 = 16 Teilstr.
20 : 8 = 14 „	12 : 15 = 13,5 „
15 : 12 = 13,5 „	15 : 10 = 12,5 „
13 : 12 = 12,5 „	15 : 14 = 14,5 „
14 : 10 = 12 „	15 : 12 = 13,5 „
10 : 10 = 10 „	13 : 7 = 10 „

Das sind ziemlich die gleichen Maße wie vorhin, eher sind die Größen nach unten hin verschoben (doch ist das wohl Zufall). Die „mittleren Durchmesser“ machen noch weniger Anspruch auf Genauigkeit als früher, weil sich die Kerne jetzt oft besonders weit von der Kugelform entfernen und zwei zum Maß gewählte Durchmesser das Volumen sehr wenig eindeutig festlegen.

Die Pollen-Mutterzellen haben inzwischen die beiden meiotischen Teilungen durchgemacht und das Plasmodium erstreckt sich nun immer weiter ins Pollenfach hinein. Die Kerne halten mit dem Vorschreiten des Plasmas (s. auch Fig. 8, Taf. I) gut Schritt, bleiben also nicht etwa einseitig in größerer Menge an der Peripherie zurück. Höchstens könnte das für die allerersten Stadien des Einwanderns gelten. Man hat jetzt schöne Bilder, die ganz denen von Miß Caldwell (3) für *Lemna* entsprechen, die die „projecting cells“, wie wir oben sahen, näher beschreibt.

Nach der Isolierung der jungen Pollenkörner schiebt sich das Plasmodium auch in die hier entstandenen Zwischenräume weiter vor. Und sehr bald füllt eine ganz gleichmäßige Plasmamasse das Pollenfach völlig aus und stellt so eine morphologische und wohl auch physiologische „Einheit“ dar. Der Pollen ist in diesem kernreichen Plasma also eingebettet in anscheinend genau derselben Weise, wie wir das von den Spathifloren und Helobiern hörten (Fig. 9, Taf. I). Hier ist aber ganz sicher das Gesamt-Material aus den Tapetenzellen hergekommen, ein „Sterilwerden“ gewisser Pollen-Mutterzellen, das von einigen Autoren daneben angenommen war, und durch das die Plasmamassen gewissermaßen einen doppelten Ursprung bekommen sollten, fällt hier durchaus fort. Ich glaube, daß erneute Untersuchung auch für die genannten Gruppen im wesentlichen das gleiche ergeben wird. Lückenlose Stadien, wie wir sie hier für *Commelina* geben, wurden ja bisher noch kaum für die anderen Gattungen (höchstens von Murbeck für *Ruppia*) beigebracht.

Während der ganzen Zeit lassen die Tapetumkerne kein Anzeichen von Degeneration erkennen. Ob ihre Zahl, wie das für *Equisetum* von Hannig beschrieben wird, sich noch vermehrt, läßt sich nur indirekt angeben, da jedes Anzeichen für eine direkte oder indirekte Teilung absolut fehlt. Man kann Hunderte und Tausende von Nuclei durchmustern, selbst zu einer Zeit, in der die Kerne der Pollen-Mutterzellen in allen nur möglichen Teilungsstadien in großer Menge dazwischen liegen, und niemals läßt sich ein Indizium irgendwoher nehmen, daß vor kurzem eine Teilung der Tapetenkerne stattgefunden habe. Ich habe dieses Nebeneinander von sich teilenden Kernen der Pollen-Mutterzellen und von ruhenden des Tapetums nicht nur bei *Commelina*, sondern auch bei *Tradescantia* und *Rhoeo* in aller Deutlichkeit oft genug gesehen. — Die Tapetenkerne haben jetzt völlig den Charakter von „Drüsenkernen“

verloren (Fig. 10 u. 11, Taf. I), das Chromatin ist wieder feinkörnig verteilt, die Nucleolen merkwürdigerweise durchweg in Einzahl (vgl. übrigens Hannig für *Azolla* S. 248, für die der Straßburger Autor aber Teilungen der Kerne wahrscheinlich macht). Irgend eine nennenswerte Veränderung der Größe ist nicht eingetreten, höchstens kann ganz allgemein von einer größeren Gleichmäßigkeit der Form gesprochen werden. Willkürlich herausgegriffene Kerne maßen z. B. (die Maße wie oben):

im Durchschnitt:	im Durchschnitt:
15 : 15 = 15 Teilstr.	17 : 12 = 13,5 Teilstr.
17 : 12 = 14,5 „	13 : 11 = 12 „
15 : 14 = 14,5 „	16 : 11 = 13,5 „
15 : 9 = 12 „	14 : 14 = 14 „
17 : 13 = 15 „	15 : 12 = 13,5 „
16 : 13 = 14,5 „	13 : 14 = 13,5 „
17 : 14 = 15,5 „	15 : 14 = 16 „
15 : 12 = 13,5 „	16 : 13 = 14,5 „

Das Plasma des „Periplasmodiums“ muß an Masse stark zugenommen haben. Erstlich repräsentieren die Hohlräume zwischen den jungen Pollenkörnern, die jetzt ganz mit Cytoplasma erfüllt sind, ein größeres Volumen, als das der ursprünglichen einzelnen Tapetenzellen betrug. Demgegenüber könnte man vielleicht einwenden, daß sich jetzt eine schön wabige Struktur im Plasma zeigt, welches vorher viel dichter gelagert war, und daß infolgedessen eine tatsächliche Massenzunahme durch die Plasmaverteilung vorgetäuscht werde. Dies wird aber mehr als wettgemacht durch die Größenzunahme, die das ganze Pollenfach erfahren hat. Messungen zeigten mir, daß es gegenüber der Zeit, in der die Pollenmutterzellen in Synapsis lagen, um die doppelte Länge, gegenüber der Zeit der Tetradenteilungen auch noch sehr beträchtlich sich vergrößert hat. Mit diesem Wachstum des Pollenfaches ist das Wachstum des Periplasmodiums Hand in Hand gegangen.

Lassen sich nun irgend welche auffälligen Beziehungen zwischen dem Periplasmodium und den in dieses eingeschlossenen Pollenkörnern wirklich nachweisen? Wenn wir von den gefärbten Präparaten ausgehen, so könnten Bilder gleich Fig. 10 u. 11 höchstens Anzeichen dafür abgeben. So sehen wir, wie die Kerne stellenweise ganz dicht an das Pollenkorn gelagert und womöglich nach

hierhin noch in einen besonderen Fortsatz ausgezogen sind, so sehen wir weiter, wie die feinsten Exinevorsprünge in anscheinend charakteristischer Weise mit den „Waben“ des Cytoplasmas zusammen liegen können. Bei vielen *Filicales* entsteht ja bekannter Weise ein besonderes „Perispor“, das als eigene Haut der Exine der jungen Spore aufgelagert wird. Aber Hannig (21) macht ausdrücklich darauf aufmerksam, daß das selbst innerhalb dieser Pflanzengruppe nicht allgemein gelte. Es gibt sogar einzelne Familien wie die Aspidiaceen oder Unterfamilien wie die Blechnen, in denen perisporfreie und perisporhaltige Spezies nebeneinander vorkommen. Von irgend welchen Perisporien ist bei unserer hier näher geschilderten Familie in Übereinstimmung mit der herrschenden Auffassung aber nichts zu konstatieren. Und eine direkte Beeinflussung der Exine in ihrer charakteristischen Form werden wir auch ablehnen müssen, um so mehr als die erste Anlage der jungen Pollenhäute noch innerhalb der Pollenmutterzellmembran vor sich geht. Ich habe speziell an den Flächen, die den anderen Abkömmlingen einer und derselben Pollen-Tetrade zugekehrt waren, konstatieren können, daß die Exine bereits in meßbarer Dicke vorhanden war, wenn sich das Plasmodium zwischen die vier frei werdenden Pollenkörner drängte. So bleibt allein eine indirekte Beeinflussung des Wachstums der jungen Mikrosporen übrig. Etwas derartiges ist ja in sehr extremem Maße von Fitting (14) für die Makrosporen von *Selaginella* und *Isoetes* geschildert worden. Für letztere aber (S. 121) hören wir, daß „eine Auflösung . . . . der . . . . Tapetenzellen . . . weder in diesem noch in einem späteren Stadium stattfindet“, trotzdem früher eine solche beschrieben war (Goebel, Mer, Farmer) und für *Selaginella* gilt das gleiche. Auch hier findet „das Wachstum der Sporenhäute . . ohne jeden Kontakt mit dem Plasmakörper der Spore und ohne Berührung mit einem aus den Tapetenzellen abzuleitenden Periplasma statt.“ Aus eigener Erfahrung darf ich an die großen Pollenkörner bei *Mirabilis* erinnern (48), deren Häute so außerordentlich an Dicke zunehmen und für die auch nur eine indirekte Wirkung des Tapetums möglich ist, denn ein wirkliches Einwandern des Plasmas zwischen die jungen Pollenkörner fehlt hier gleichfalls.

Wenn nun gerade diese Beispiele, in denen die Sporenmembranen anscheinend in sehr weitgehendem Maße unabhängig vom Plasma der eigenen Zellen so starkes Wachstum zeigen, von einem

„nicht aufgelösten“ Tapetum ernährt werden, so ist es schwer einzusehen, warum nicht überall diese Ernährungsweise genügen sollte. Mit anderen Worten: einen speziellen ökologischen Nutzen dürfen wir in dem Einwandern des Tapetalplasmodiums kaum sehen.

Wir bezeichnen charakteristische Erscheinungen, die wir unter dem „einseitigen“ Einflusse besonderer äußerer oder innerer Reize phylogenetisch entstanden denken, als „Anpassungsmerkmale“. v. Nägeli (28), der diesen Terminus (S. 327) geschaffen hat, sagt, daß sie „eine geringere Permanenz als die Organisationsmerkmale“ besitzen, die „durch die selbständige Umbildung des Idioplasmas bedingt werden und welche in Übereinstimmung mit ihrem Ursprung sich den äußeren Verhältnissen gegenüber gleichgültig verhalten“. Auch im Zeitalter des Mendelismus, in dem wir wohl nicht mehr so leicht geneigt sind, „Merkmale“, resp. die ihnen zugrunde liegenden Gene unter dem Einfluß besonderer einseitig wirkender Reize entstanden zu denken, in welchem uns vielmehr als Ideal vorschwebt, die sämtlichen zutage tretenden Charaktere als Reaktionsnormen einzelner voneinander unabhängiger „Einheiten“ hinzustellen und die Entstehung dieser „hinter den äußeren Erscheinungen liegenden Gene“ kausal zu erklären, auch in diesem für eine „direkte Bewirkung“ skeptischen Zeitalter werden wir im allgemeinen diejenigen Merkmale systematisch höher schätzen, welche uns ohne besondere ökologische Bedeutung erscheinen. Damit kommen wir aber notwendig auf die Frage, ob die Art und Weise, wie sich bei den Commelinaceen die Tapetenzellen verhalten, ein Einteilungsmerkmal abgibt, das systematisch brauchbar ist.

Jedoch auch abgesehen von solchen systematisch-phylogenetischen Gesichtspunkten, auf die wir erst weiter unten eingehen wollen, haben wir in der Periplasmodiumbildung der Tapetenzellen ein Phänomen vor uns, das von Interesse für die allgemeine Biologie ist. Analysieren wir es, so würden wir offenbar als Primärererscheinung, die alles andere erst ermöglicht, die Lösung der Zellmembranen ansehen. Ohne Entfernung der festen Hülle kann der Inhalt nicht heraustreten. Aber wir haben doch bei ganz den gleichen Blütenpflanzen, die ein Periplasmodium im Pollensack haben, an anderer Stelle gleichfalls eine ungekammerte vielkernige Plasmamasse, die nur durch ein Plasmoderma gegen eine Höhlung abschließt, nämlich im „Embryosackwandbeleg“. Hier fehlt ein

solches Verlassen des ursprünglichen Standortes in Form eines unregelmäßig konturierten „Hinflutens“ nach innen doch völlig! Wir können den Unterschied auch so ausdrücken: Im Embryosackwandbelege bleibt die Oberflächenspannung an der Innenwand offenbar überall die gleiche, während bei den ihrer Zellwände befreiten Tapetenzellen sich an der Innenseite starke Änderungen der Spannung bemerkbar machen. Denn nach unseren jetzigen Kenntnissen müssen wir jede amöboide Bewegung von plasmodialen Massen mit derartigen Spannungsdifferenzen in Verbindung bringen. Am naheliegendsten wird als Ursache anzunehmen sein, daß der Stoffwechsel, den wir zwischen dem „drüsigen“ Tapetum und den Pollenmutterzellen resp. ihren Abkömmlingen postulierten, die Oberflächenspannung beeinflußt.

Physiologische Arbeit müßte hier einsetzen, um den auch durch diese Deduktion wahrscheinlich gemachten starken Stoffaustausch des Näheren zu prüfen. Dazu wäre wohl Vorbedingung eine Isolierung des gesamten Inhaltes eines Pollenfaches, einschließlich des Tapetums. Aber selbst bei dem vorsichtigsten Öffnen der Antheren und sofortigen Verbringen in Zucker- oder mit Zucker getränkte Gelatinelösungen starben die Zellen in meinen Versuchen bald ab. Als Kontrolle dienten mir vor allem sich teilende Pollenmutterzellen, die unter diesen neuen Verhältnissen das weitere Vorschreiten der Mitosen sistierten und ca. 24 Stunden später dann deutliche Zerfallserscheinungen zeigten.

Mein Ziel war anfangs zu versuchen, die Tapetalplasmodien auch „von den Pollenkörnern“ fort in die zuckergetränkte Gelatine wachsen zu lassen. Vielleicht können weniger empfindliche entsprechende Gewebe anderer Arten aufgefunden werden, bei denen der Versuch positiven Erfolg aufweist. Für *Aspidium trifoliatum* hat Hannig (21, S. 329) ebenfalls nur konstatieren können, daß, wenn die Sporangien erst einmal gewaltsam geöffnet sind, der Inhalt damit soweit zerstört wird, daß z. B. eine Plasmolyse sich nicht mehr ausführen läßt. Ein weiteres im Auge behalten dieser Versuche scheint mir auch aus dem Grunde von Interesse, weil amöboide Bewegungen freier pflanzlicher Plasmodien eigentlich nur bei den Myxomyceten eingehender studiert sind. Dabei sind auch für die Algen, wie die interessanten Versuche O. Richters (32) bei Diatomeen und die hier (S. 100) für Chlorophyceen angeführten Literaturangaben zeigen, gleichfalls manche Plasmodiumstadien beschrieben worden.

Wir haben noch einige Worte über das weitere Schicksal der Periplasmodien in unserem Falle zu sagen. Ich untersuchte diese Endstadien besonders eingehend bei *Tradescantia fluminensis* und kann nur betonen, daß sie wieder in allem Wesentlichen mit den von Hannig untersuchten *Equisetum* und *Azolla* (20, S. 220 ff., S. 265, S. 275) übereinstimmen.

Die Plasmodiumkerne werden sichtlich chromatinärmer, um dann von einem bestimmten Augenblick an wie kollabiert auszu- sehen. Ihre Oberflächen werden höckerig, eine Differenzierung im Innern ist nicht mehr zu beobachten, das Volumen wird deutlich kleiner. Schließlich sehen sie „glasig“ aus, von basischen Farbstoffen lassen sie sich nicht mehr färben und zerfallen in kleinere Körner, die resorbiert werden. Nach der Terminologie von Bonnet (2, S. 676) dürfen wir hier somit von einer „Pyknose“ sprechen, denn gerade das „Glasig werden“, das homogene Aussehen der Nuclei zu bestimmter Zeit, unterscheidet diese von der „Karyorrhesis“ und der „Karyo- oder Chromatolyse“. Bonnet macht ja aber selbst darauf aufmerksam, daß der Modus der Kerndegeneration offenbar keine prinzipielle Bedeutung hat.

Während dieser Vorgänge hat das Plasma an Masse stark abgenommen. Der Raum zwischen den einzelnen Pollenkörnern wird immer kleiner, und entsprechend muß Plasmodialsubstanz resorbiert werden. Die Struktur geht von der wabigen in eine flockige über. Zur Zeit der Reife des Pollens ist keine Andeutung von irgend welchen Bestandteilen des Periplasmodiums mehr vorhanden.

### III.

Wir berührten oben bereits die Frage, ob wir das eigenartige Verhalten der Tapetenzellen bei den Commelinaceen als „Organisations-“ oder als „Anpassungs“-Merkmal im Sinne v. Nägelis verwerten können und schnitten damit die Bewertung des Phänomens in systematischer resp. phylogenetischer Hinsicht an. Um hier zu einem definitiven Urteil zu kommen, wird es notwendig sein, zu konstatieren, inwiefern ein echtes Periplasmodium in gewissen Familien konstant oder fast konstant vorkommt, in anderen ebenso konstant oder fast konstant fehlt.

Nun wäre es ja denkmöglich, daß mehrfach unabhängig voneinander bei den Angiospermen ein derartiges Periplasmodium auf einer gewissen Organisationsstufe eintritt, ebenso wie wir es bei

*Equisetum* einerseits, *Azolla* und den übrigen untersuchten Farnen andererseits vorfinden, die doch wohl sicher eine nähere Verwandtschaft untereinander nicht aufweisen.

Dieser Erwägung steht jedoch vorläufig für die Monokotylen die Tatsache gegenüber, daß bisher ein echtes Tapetalperiplasmodium nur für Angehörige gewisser Verwandtschaftsreihen beschrieben ist, nämlich für die Helobiae und die Spathiflorae (in der Englerschen (12) Begrenzung). Dazu treten jetzt noch die Commelinaceen. Sehen wir zunächst von den Dikotylen ganz ab, so fehlen Angaben über entsprechende Bildungen von Spezies aus den Englerschen Reihen der Triuridales, der Glumiflorae, der Liliiflorae, der Scitamineae, der Microspermae und, was bei der meist angenommenen näheren Verwandtschaft mit den Spathiflorae eigentümlich berührt, auch bei den Pandanales, den Principes und den Synanthae. Die Literatur ist dabei aber sehr ungleichmäßig zu beurteilen; vielfach fehlen Angaben über das Schicksal des Tapetums, auch wo wir nähere Details über das der Pollenmutterzellen wissen, vielfach sind ganze Reihen überhaupt noch ununtersucht, vielfach liegen nur flüchtige Bemerkungen vor.

Für die Glumiflorae betont schon Golinski 1893 (16) und er bildet es in seinen Figuren 3 u. 4 ab, daß zwischen den Pollen-Tetraden eingewanderte Protoplasmapartikel von den Tapetenzellen her nicht gesehen werden konnten. Er steht aber offenbar unter dem Banne der herrschenden Auffassung, wenn er trotzdem meint, es möchte ein Periplasmodium doch vielleicht vorkommen. Soweit ich jedoch die Literatur kenne, ist von Golinski bis auf Stout (1912, 41) niemals je irgend ein Tapetalplasmodium bei einer Glumiflore beschrieben oder abgebildet worden.

Für die Triuridales ist kürzlich von Wirz (53) eine Arbeit erschienen, in der der Autor angibt, daß die Tapetenzellen ziemlich lange erhalten bleiben. Ein Plasmodium wird nicht beschrieben.

Für die Scitamineae weiß ich u. a. aus eigener Anschauung (*Musa* 50), daß ein echtes Periplasmodium fehlen kann. Für die Microspermae existieren ja wieder mehrere eingehendere Arbeiten über das Verhalten der Antheren. Aber auch für sie kenne ich keine stichhaltigen Angaben über ein Verhalten der Tapetenzellen, das dem bei den Commelinaceen geschilderten entspräche (vgl. z. B. die Mikrophotographie bei Coulter u. Chamberlain (9) Fig. 62). Die Principes und Synanthae sind anscheinend auf

das uns hier interessierende Merkmal hin noch gar nicht untersucht, die Pandanales zwar in einzelnen Gattungen (Schaffner, 38), aber mit Rücksicht auf unsere Resultate dürfte auch hier eine allgemeinere Untersuchung vonnöten sein. Über sie sowie die Liliiflorae wollen wir gleich noch etwas ausführlicher sprechen.

Man sieht aus diesem Résumé, daß hier noch sehr viel Arbeit zu leisten sein wird, um zu definitiver Klarheit darüber zu kommen, inwieweit das Verhalten der Tapetenzellen systematisch brauchbar ist. Einzelne „Stichproben“ habe auch ich gemacht, wobei ich mich in der Wahl der Objekte vorerst von folgenden Gesichtspunkten leiten ließ:

1. Existieren auch bei den noch nicht daraufhin untersuchten Helobiae durchweg Periplasmodien?
2. Verhalten sich wirklich die Commelinaceen so verschieden von gewissen anderen Monokotylengruppen, z. B. den Pandanalen und Liliifloren, die doch in anderer Hinsicht mancherlei Ähnlichkeiten mit ihnen aufweisen?

Ich habe nun zunächst entsprechende Antheren von folgenden Helobiern in der üblichen Weise in Flemming fixiert, eingebettet, geschnitten und gefärbt<sup>1)</sup>, nämlich von *Aponogeton distachyus*, *Butomus umbellatus*, *Alisma Plantago* und *Potamogeton natans*. Die gewählten Spezies gehörten also zu ganz verschiedenen Familien, die nach Engler selbst zu gesonderten „Unterreihen“ zu rechnen sind. Ich habe nicht für alle eine lückenlose Reihe von Entwicklungsstadien verfolgt. Aber gerade die entscheidenden habe ich jedesmal aufgefunden. Das Resultat sei in aller Kürze gleich vorweggenommen. Bei *Aponogeton*, *Butomus* und *Potamogeton* existiert ein typisch einheitliches Periplasmodium, ganz dem von *Commelina*, *Tradescantia* und *Rhoeo* gleichend. Schon unmittelbar nach Loslösung der jungen Pollenkörner aus dem Tetradenverbände hat es sich vollständig zwischen ihnen ausgebreitet und enthält zahlreiche, dem Aussehen nach durchaus lebenskräftige, normale Kerne, die sich durch ihre Färbung gegenüber den angewandten Tinktionsmitteln (Hämatoxylin und Säurefuchsin) etwas von den Nuclei der jungen Pollenkörner unterscheiden. Der Chromatinreichtum ist noch ein sehr großer. Das Plasmodium und die Kerne persistieren dann bis nahezu zur Reife des Pollens,

1) Ich bemerke hier ausdrücklich, daß auch alle weiter unten behandelten Spezies aus anderen Verwandtschaftsreihen entsprechend „mikrotechnisch“ präpariert wurden.

um erst zu einer Zeit, in der die „generative Zelle“ sich in diesem ausbildet, Zeichen von Degeneration zu zeigen. Schließlich wird wegen des Wachstums der jungen Pollenkörner der Raum zwischen diesen immer enger, das Plasmodium erhält flockige Struktur, wird mitsamt den Kernen aufgebraucht und zur Zeit, in der der Pollen ganz reif ist, ist wieder keine Spur mehr von den Resten des Tapetenplasmas vorhanden. Ich bemerke noch, daß sich schon frühzeitig das gesamte Plasma von dem Ort, an dem es ursprünglich lokalisiert war, fortgezogen hatte (s. Textfig. 1 u. 2).

Etwas abweichend verhält sich die vierte der untersuchten Helobiae: *Alisma Plantago*. Denn hier sehen wir noch nach der Trennung der jungen Pollenkörner häufig die einzelnen Tapetenzellen als „projecting cells“ ins Lumen des Pollenfachs ragen, ohne ein zusammenhängendes Periplasmodium zu bilden (Textfig. 3). Auch wenn die Einwanderung weiter vorgeschritten ist, kann man die einzelnen Hautschichten gut voneinander trennen. Aber die Struktur des Plasmas und der Kerne weicht nicht von der der anderen Helobier ab. Speziell fiel mir der große Chromatinreichtum der Nuclei auf. Wir haben zwar keine ernährungsphysiologische Einheit in dem Plasmodium, sondern einzelne getrennte Plasmodien, aber, wenn wir nach morphologischen Merkmalen auf die Funktion schließen dürfen, kann kein wesentlicher Unterschied zwischen *Alisma* und den anderen bestehen<sup>1)</sup>.

Die Frage, die wir sub 1) stellten, läßt sich danach für eine Reihe von (zu getrennten Untergruppen gerechneten) Gattungen ohne Vorbehalt bejahen. Der *Alisma*-Typus unterscheidet sich davon vielleicht nur, daß ein geschlossenes Periplasmodium fehlt.

Wie verhält es sich nun mit unserer zweiten Frage?

Von den Pandanales wählte ich als Beispiel *Sparganium ramosum*, und ich fand in ihm ein sehr interessantes „Zwischenglied“ zwischen Formen wie *Alisma* und den sonstigen Monokotylen mit „tapètes plasmodiaux“ außerhalb der Spathifloren, Helobier und Commelinaceen. Zunächst ist wieder zu sagen, daß die Tapeten-

---

1) Der Unterschied zwischen *Alisma* und *Butomus* ist aber nicht so erheblich, als es den Anschein haben könnte. Denn auch bei letzterer Pflanze sah ich, daß das Periplasmodium erst relativ spät einheitlich wird, während kurze Zeit vorher noch die getrennten Hautschichten im Pollenfach gut zu sehen waren. Und es ist möglich, daß ich für *Alisma* die Zwischenstadien zwischen der von mir skizzierten Fig. 3 und denen des annähernd reifen Pollens nur nicht in meinen Präparaten hatte. In den Kernstrukturen ist jedenfalls keine nennenswerte Differenz!

zellen noch zur Zeit, in der die Tetradenteilung vorgenommen wird, streng peripher liegen. Sie besitzen alle ihre Zellwände, ein Zusammenfließen mehrerer zu einem Syncythium ist wie bei *Alisma* nirgends zu beobachten. Fast jede Zelle, die übrigens schon zur Zeit der Synapsis der Pollenmutterzellen zweikernig war, hat jetzt vier Nuclei. Die Tetraden der Pollenmutterzellen liegen in manchen



Fig. 1.

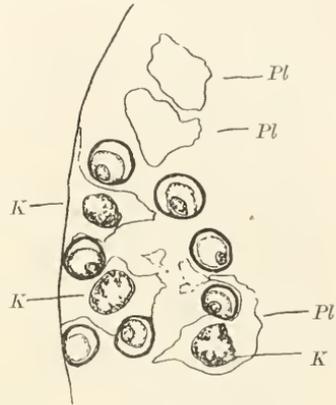


Fig. 3.

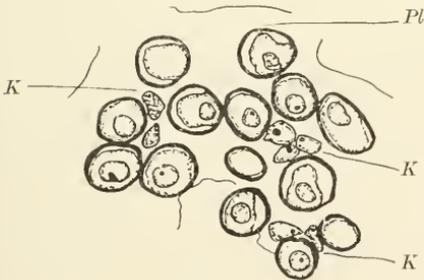


Fig. 2.

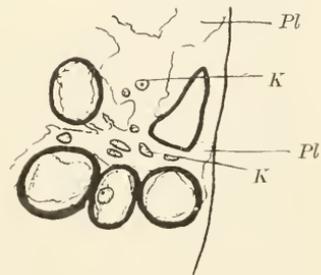


Fig. 4.

Fig. 1—4. Übersichtsbilder von den Tapetal-Plasmodien zur Zeit, in der der Pollen zwar schon seine Exine gebildet hat, aber noch nicht „reif“ ist.

Fig. 1 von *Butomus umbellatus*. — Fig. 2 von *Potamogeton natans*. — Fig. 3 von *Alisma Plantago*.  
Fig. 4 von *Sparganium ramosum*.

Bei *Pl* die Plasmodien, deren Grenzen nur angedeutet sind, bei *K* die Kerne der Plasmodien.  
Vergr. 390.

Antheren dicht zusammen, während in anderen die typischen Inter-cellularen dazwischen aufgetreten sind. Trotzdem sieht man in diese nirgends ein „Hineinfluten“ eines Periplasmodiums. Das Plasma der Tapetenzellen ist bereits oft sehr vakuolig, die Kerne zeigen deutliche Senilität, sie färben sich kaum anders als das Plasma und heben sich infolge ihrer großen Chromatinarmut recht schwer

von diesem ab. Kurze Zeit darauf sehen wir, wie nun doch zwischen den voneinander bereits getrennten jungen Pollenkörnern sich die Plasmasubstanz aus dem Tapetum einfindet. Aber es handelt sich nicht nur um eine „verspätete und unvollständige“ Periplasmodiumbildung wie vielleicht bei *Alisma*, sondern wir haben allen Grund aus den morphologischen Bildern auf eine andere „Lebensfähigkeit“ zu schließen. Denn die Kerne zeigen hier keine der vorher für „drüsige Gewebe“ charakterisierten Chromatinstrukturen, sie sind vielmehr noch chromatinärmer geworden als vorhin und heben sich mit den gewöhnlichen Tinktionsmitteln noch schwerer vom Plasma ab (Textfig. 4, S. 73). Wenn dieses auch jetzt ziemlich lückenlos die Hohlräume zwischen dem jungen Pollen ausfüllt, so bemerkt man doch die trennenden Plasmawände, die vorher die einzelnen Zellen begrenzten. Die Zellulosemembranen sind gelöst, aber die Verschmelzung der Zellinhalte zu einem typischen Periplasmodium ist nicht mehr eingetreten. Das kennen wir nun freilich vom *Alisma*-Typ, bei *Sparganium* aber ist die Struktur des Plasmas sofort grob vakuolig, sie wird dann bald flockig und sehr kurze Zeit darauf (wenn man das Größerwerden der jungen Pollenkörner als Maßstab benutzt) ist es mitsamt den deformierten Nuclei resorbiert.

Wenn wir hier von einer Periplasmodiumbildung sprechen wollten, so ist jedenfalls daran festzuhalten, daß das Plasma senile chromatinarme Nuclei besitzt! — Es möchte nun von Interesse sein, auch andere Vertreter der Pandanales auf das Verhalten des Tapetums hin zu untersuchen und zu sehen, ob *Sparganium* sich für die Reihe „typisch“ verhält. Unsere Ausführungen können und sollen ja hier nur anregend und nicht erschöpfend sein, insbesondere auch nach der „ernährungsphysiologischen“ Richtung hin.

Wenden wir uns jetzt zu den Liliifloren. Hier möchte ich in erster Linie daran erinnern, daß bereits Strasburger (42) für *Iris* und Bonnet (2) für *Yucca*, die beide ganz besonders auf das Verhalten des Tapetums und eventueller Periplasmodien achteten, kein „Einwandern“ von Substanzen aus den Tapetenzellen zur Zeit der Archespor-Lockerung oder der Tetradenteilungen beschrieben haben. Auch die von Bonnet noch nebenbei studierten *Hemerocallis fulva* und *Asphodelus albus* schließen sich dem wohl an, wenigstens wird nicht erwähnt, daß sie sich anders verhalten. Trotzdem wird gerade für *Hemerocallis fulva* häufig von einer Plasmaeinwanderung ins Pollenfach gesprochen. Z. B. sagt Stras-

burger in seinem „Praktikum“ (45), und wir finden den Satz auch in die neueste, nach seinem Tode von Koernicke besorgte Auflage unverändert übernommen, S. 588: „In nächst älteren Blütenknospen haben sich die Pollenmutterzellhäute aufgelöst, die jungen Pollenkörner liegen frei; die Tapetenzellen haben ihre Selbständigkeit größtenteils aufgegeben, ihr Inhalt ist zwischen die jungen Pollenkörner gedrungen“. Ob sich dabei aber ein lebendes Periplasmodium ausbildet oder nicht, davon erfahren wir gar nichts. Bonnet will ja gerade für seine „tapètes plasmodiaux“ als charakteristisch anführen, daß hier die Tapetenzellen gegen das Ende ihres Lebens in (S. 609) „lambeaux“ zerfielen, welche „émigrent entre les grains de pollen“ und somit die „rôle nutritif ordinaire“ aufwiesen. Und Coulter und Chamberlain (9), die doch wohl gerade eigene Beobachtungen an Liliifloren in ihrem Laboratorium häufig gemacht haben, erwähnen auch nur ganz allgemein S. 38: „At the end of the tetrad division the tapetal cells usually become disorganized.“

Um zu einem eigenen Urteil zu gelangen, wählte ich noch zwei typische Liliifloren-Vertreter aus zwei verschiedenen Familien, nämlich die bereits von Wiegand (52) untersuchte Liliacee: *Convallaria majalis* und die Dioscoreacee *Tamus communis*. Das Resultat war wieder ganz eindeutig. Ein echtes Periplasmodium im Sinne der Helobiae und Commelinaceen fehlt hier vollständig.

Beide Spezies haben zur Zeit der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen noch völlig scharf abgegrenzte, zumeist zweikernig gewordene und streng peripher gelagerte Tapetenzellen. Diese sind sehr vakuolig und zeigen in Anordnung wie Struktur der Nuclei typische Degenerationstadien. Insbesondere fielen häufig große wie Ölkörper aussehende, bei vorgerückter Senilität öfter beobachtete Gebilde im Zellinnern auf. Beide Spezies zeigen dann weiterhin ganz übereinstimmend (s. Textfig. 5 für *Tamus*, S. 76), daß selbst längere Zeit nach der Isolierung der Pollenkörner sämtliches Tapetenzellplasma inklusive der Kerne an dem ursprünglichen Orte verblieben ist. Für *Tamus* habe ich einige Antheren gesehen, in denen dies selbst noch der Fall war, wenn bereits die Pollenkörner sich mit Plasma gleichmäßig dicht füllen und die ersten Stärkekörner, die ja so charakteristisch für ein gewisses Reifestadium sind (Tischler 49), auftreten. Die Hohlräume zwischen den Pollenkörnern sind entweder leer oder (gelegentlich sah ich es bei *Convallaria*) mit einer schleimigen Substanz erfüllt, die typisch verschieden von Plasma-

strukturen höchstens bei ganz unzureichender Fixierung und Färbung ein „Periplasmodium“ vortäuschen könnte. Da ich solche schleimige Substanz bei *Tamus* zufällig gar nicht, bei *Convallaria* wie gesagt gelegentlich, dagegen bei den studierten Bromeliaceen immer auf einem gewissen Altersstadium sah, wollen wir erst dann etwas ausführlicher darüber sprechen.

Die völlige, mit einer Strukturveränderung verbundene, ja häufig bis zum Verluste jeglicher Differenzierung im Innern führende Degeneration des Tapetums geht unzweifelhaft an der Peripherie des Pollenfaches vor sich. Wenn ganz spät das Zerbrecen des Tapetums und das Hineinfallen des Tapetenzellinhalts zwischen den

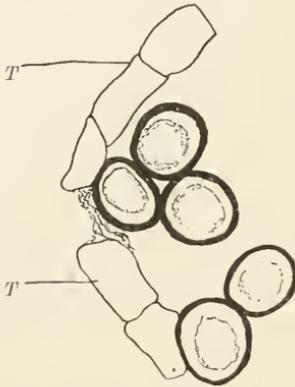


Fig. 5.

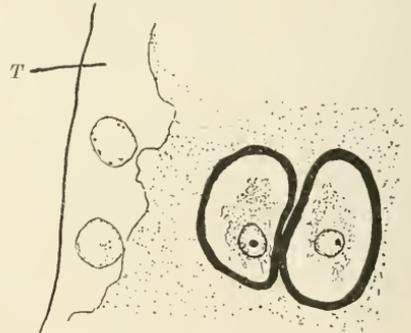


Fig. 6.

Fig. 5 u. 6. Übersichtsbilder für das Verhalten der Tapetenzellen zur Zeit des nahezu reifen Pollens.

Fig. 5 von *Tamus communis*. — Fig. 6 von *Cryptanthus bivittatus*.

Bei T die peripher gelagerten Tapetenzellen. Die Pollenkörner von *Tamus* liegen frei in der Höhlung des Pollenfaches, während sie bei *Cryptanthus* in einen Schlcim eingebettet sind. Vergr. 390.

reifenden Pollen stattfindet, liegt hier sicher ein rein passiver Vorgang vor. Kerne sind jetzt überhaupt kaum mehr zu unterscheiden. Von einem lebendigen Periplasmodium wird man keinesfalls mehr sprechen dürfen. —

Wir können uns jetzt nach Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage, daß bisher wenigstens bei den Liliifloren keine den Commelinaceen analogen Erscheinungen im Verhalten des Tapetums bekannt sind, zu einer weiteren „systematischen“ Frage wenden. Nämlich, wir können uns fragen, ob die „Reihe“, in der Engler (12) die Commelinaceen mit einigen anderen Familien vereinigt, die Reihe der „Farinosae“, in bezug auf die Periplasmodium-

bildung einheitlich ist. Eine Entscheidung wäre in unserem Fall von besonderem Interesse, da manche Autoren bereits auf die „Künstlichkeit“ dieser Verwandtschaftskonstruktion hingewiesen haben.

Die Eriocaulaceen und Pontederiaceen hat Smith (39, 40), allerdings höchst flüchtig, cytologisch studiert. Für erstere findet sich gar nur der Satz (40, S. 282): „The pollen mother cells of each sporangium are in a single row, surrounded completely by a tapetum, and externally by two or sometimes three cell layers.“ Weiter ist über das Verhalten des Tapetums gar nichts gesagt. Nicht viel mehr hören wir über die Pontederiaceen *Eichhornia crassipes* und *Pontederia cordata* (39, S. 324 für erstere): „The tapetum is a distinct layer of small cells closely adherent to the spore mother cells, and often wedged in among them.“ Die letzten von mir gesperrten Worte veranlaßten schon Coulter und Chamberlain (9, S. 37) zu einem eventuell anzunehmenden Vergleich mit den oben zitierten Araceen. Aber auch das ist alles höchstens knapp angedeutet. Erneute cytologische Arbeit wird nötig sein, um nochmalige genaue Prüfung des Verhaltens der Tapetenzellen herbeizuführen.

Die Xyridaceen stimmen nach Weinzieher (51) sicher nicht mit den Commelinaceen überein. Wir lesen hier auf S. 398: „Während der Entwicklung der Tetraden vergrößern sich die Tapetenzellen noch mehr. Sie verlieren ihre regelmäßige Form und einzelne derselben greifen etwas in den Antherenraum hinein. Während der endgültigen Ausbildung der Pollenkörner werden die Tapetenzellen mehr und mehr resorbiert, so daß die Vermutung, daß ihre Substanz zum Aufbau der Pollenkörner, speziell ihrer Exine verwendet werde, auch mir begründet erscheint. Ein Periplasmodium, d. h. eine Verschmelzung des Plasmas der Tapetenzellen, konnte ich nie beobachten; die Zellen bewahren ihre Individualität.“

Ich selbst habe zwei Bromeliaceen-Species auf die Tapetenzellen hin genauer untersucht, nämlich *Cryptanthus bivittatus* und *C. acaulis*. Auch diese verhalten sich sicher anders als die Commelinaceen. Zu der Zeit, in der die Pollenmutterzellen sich in Tetradenteilung befinden, sind alle Tapetenzellen durch Zellwände noch sehr deutlich abgegrenzt; die Zahl der Kerne beträgt 1—2. In späteren Stadien lassen sich Zellulosewände nicht mehr überall nachweisen, doch müssen zwischen den Einzelzellen noch getrennte

Hautschichten vorhanden sein, wie die winzigen bei der Fixierung entstandenen Zwischenräume zwischen ihnen beweisen. Nach innen zu sind die Tapetenzellen nicht mehr durchweg scharf begrenzt, doch liegt auch in einem Entwicklungsstadium der Anthere, das bereits ziemlich große Pollenkörner birgt, der gesamte Tapetenzell-Inhalt streng peripher. Eine überall markierte Begrenzung der einzelnen Tapetenzellen gegeneinander läßt sich nicht mehr nachweisen. Ein geschlossenes Periplasmodium fehlt aber ganz sicher. Die Kerne sind recht chromatinarm, das Plasma sehr vakuolig. Ganz besonders auffallend sind die mächtigen schleimigen Massen, in denen die Pollenkörner eingebettet liegen (Textfig. 6, S. 76). Mit dem Plasma des Tapetum haben sie direkt nichts zu tun, höchstens könnten sie ihre Entstehung auf seine Tätigkeit zurückführen. Die Schleimmassen erwähnten wir oben bereits für ein bestimmtes Stadium bei *Convallaria*. Bei *Cryptanthus* dauern sie offenbar sehr lange an, ich sah sie immer noch, selbst wenn die jungen Pollenkörner sich mit Plasma angefüllt hatten oder die generative Zelle gebildet war. Zur Zeit der Reife des Pollens sind sie dann resorbiert. Gegen das Ende der Pollenentwicklung hin hat sich nun auch das inzwischen völlig degenerierte und mit Farbstoffen sich annähernd homogen färbende Tapetumplasma, in dem besondere Kerne kaum mehr zu unterscheiden sind, in die Höhlung des Pollenfaches begeben. Durch Hämatoxylinfärbung waren beide, ungefärbt vielleicht eine gewisse Ähnlichkeit besitzenden Massen deutlich zu sondern. Denn nur das Tapetumplasma speichert das Hämatoxylin ziemlich stark, der Schleim des Pollenfaches sehr wenig. Kerne fehlen letzterem selbstverständlich durchaus, und dies Kriterium erlaubt mit absoluter Sicherheit auch ungefärbt zu entscheiden, ob wir in irgend einem zweifelhaften Falle es mit einem echten Periplasmodium zu tun haben oder mit etwas anderem. Ich glaube, daß manche älteren Angaben über Periplasmodien auf solche Schleime zurückzuführen sind. Schwieriger ist eine Entscheidung darüber, wie wir uns diese entstanden denken müssen. Wir erwähnten ja bereits, daß die Möglichkeit besteht, das Tapetenzell-Plasma als „drüsiges Gewebe“ könnte den Schleim sezerniert haben. Zu denken wäre auch an eine Verschleimung der Substanzen der alten Pollenmutterzellmembran. Ersteres ist mir aber doch immer noch wahrscheinlicher. Etwas ganz Ähnliches scheint Hannig für die Massulae von *Azolla* (20, S. 254ff.) beschrieben zu haben. Strasburger hatte auch hier ein „Einwandern“

von Cytoplasma angenommen, ja sogar Kerne darin zu sehen geglaubt. Hannig zeigte darauf, daß es sich nur um kolloidale Eiweißgerinnsel handeln dürfte, die „in gelöster Form (v. m. gesp.) durch die Wand der Massulavakuole diffundieren, zumal in dem Maße, als die Vakuolen sich vergrößern, das Periplasma außerhalb der Vakuolen verschwindet“. Auch die weitere Strukturen-Umformung innerhalb der Massula-„Zwischenmasse“ zeigt ganz typische Unterschiede gegenüber der Struktur des Plasmas (s. auch Fitting (14, S. 134, 147 ff.) für *Isoetes* und *Selaginella*). Ganz das gleiche können wir in unserem Falle bei den Bromeliaceen und *Convallaria* beobachten. Eine ausführlichere Behandlung des Problems lag außerhalb unserer gegenwärtigen Aufgabe, die ja in erster Linie die war, Vergleiche mit dem Verhalten der Commelinaceen vorzunehmen.

Damit können wir unsere „Stichproben“ aus den Reihen der Monocotylen schließen. Wir haben gesehen, daß vorläufig die Spathiflorae (Araceen und Lemnaceen), die Helobiae und die Commelinaceen in der Tat isoliert bleiben, wenn auch z. B. *Alisma* sich etwas von den anderen unterscheidet und in gewisser Beziehung bei dem den Pandanales zugerechneten *Sparganium* sich etwas Vergleichbares vorfindet. Ist nun wirklich durch dies so eigenartige „Merkmal“ eine natürliche Verwandtschaft zum Ausdruck gebracht? Das mögen Berufenerer entscheiden. Mir ist es schon jetzt wahrscheinlich, daß die Ausbildung eines Periplasmodiums systematisch brauchbar ist. Jedenfalls darf ich in diesem Zusammenhange darauf aufmerksam machen, daß kein geringerer als Delpino (10) *Zostera* eine dem Leben im Meerwasser angepaßte Aroidee nennt und daß wir ja allgemein wissen, wie *Pistia* und *Lemma* durch den Aufenthalt im Wasser „Helobiae-Habitus“ angenommen haben. Was andererseits die Stellung der Commelinaceen anlangt, so lesen wir schon bei Lotsy (23, S. 693), daß es nicht außer dem Bereich der Möglichkeit liegt, sie mit den Alismataceen zu verknüpfen. Und manche anderen Merkmale dieser interessanten Familie zeigen die Isolierung von den übrigen „Farnosae“ oder gar den Liliifloren. Bereits seit den Tagen de Barys ist z. B. wiederholt auf den abweichenden Verlauf der Gefäßbündel hingewiesen worden (Literatur s. bei Caro, 7).

Zum Schluß unserer Abhandlung sei es uns gestattet, noch mit ein paar Worten auf das Verhalten der Dikotylen einzugehen. Aus leicht begreiflichen Gründen müssen wir uns hier

ganz besondere Reserve auferlegen. Denn ein systematisches Durchnehmen der einzelnen Angaben über das Tapetum innerhalb der verschiedenen „Reihen“ würde uns von unserem Ausgangspunkt doch gar zu sehr entfernen und zudem die eigenen Untersuchungen ins Uferlose anschwellen lassen. Nur die Frage sei also hier gestattet, ob denn überhaupt irgendwo bisher ein typisches „kernreiches“ Periplasmodium beschrieben ist. Die meisten werden geneigt sein, ohne weiteres die Frage zu bejahen, besonders wenn sie an Strasburgers oben zitierte Abhandlungen denken. Und doch decken sich, soweit mir bekannt ist, nirgends die Verhältnisse auch nur einigermaßen mit der von uns soeben „isolierten“ Gruppe. Aus der letzten Zeit nenne ich zunächst eine Arbeit von Lubimenko und Maige (24) über *Nymphaea* und *Nuphar*. Hier schienen mir nach der Beschreibung die Dinge am ähnlichsten wie bei den Helobiae, Commelinaceen usw. zu liegen. Man urteile selbst (S. 451). Die jungen Pollenkörner hätten sich bei *Nymphaea* schon voneinander getrennt und doch seien die Tapetenzellen intakt (das würde allerdings einen Unterschied gegenüber den meisten Angehörigen unserer Gruppe bedeuten, aber *Alisma* könnte ja den „Übergang“ liefern); nun verdicke sich die Exine: „En même temps se produit la dissolution des membranes des cellules nourricières. Ce dernier phénomène commence par la partie de la membrane qui regarde la cavité du sac pollinique, pour se propager ensuite du côté opposé. Ces deux faits conduisent à penser que la substance chimique qui provoque la dissolution des membranes des cellules mères produit le même effet sur les parois des cellules voisines les plus proches. Après la dissolution des membranes qui regardent la cavité du sac pollinique, le cytoplasme des cellules nourricières se déverse plus ou moins dans cette cavité et enveloppe les jeunes grains de pollen, dont les parois se recouvrent extérieurement de granulations de plus en plus nombreuses et s'épaississent rapidement.“ Die Autoren glauben, und das ist nach unseren sonstigen Kenntnissen nicht sehr wahrscheinlich, daß sich diese Körnelungen einfach als Verdickungen auf der Exine festsetzen. „Un peu plus tard, les grains de pollen se séparent complètement, et sont isolés au milieu du sac pollinique et entourés de toutes parts par le cytoplasme des cellules nourricières.“ Bei *Nuphar luteum* (S. 453) geht die Lösung der Tapetenzellen etwas langsamer als bei *Nymphaea alba* vor sich, aber schließlich bildet sich das Plasmodium in gleicher Weise aus. Danach mußte ich

annehmen, daß sich ein echtes Periplasmodium bei den Nymphaeaceen findet, und es interessierte mich diese Angabe besonders im Hinblick auf die von manchen Seiten als möglich hingestellte phylogenetische Verwandtschaft der Familie mit den Helobiae. Bei der theoretischen Wichtigkeit des Gegenstandes und nach Kenntnis der Dinge bei den Bromeliaceen usw. hielt ich es aber für nützlich, auch selbst eine *Nymphaea* cytologisch zu studieren.

Leider habe ich nicht alle wünschenswerten Stadien in meinen Präparaten erhalten und eine definitive Entscheidung kann ich nicht treffen. Folgende Punkte konnte ich aber sicherstellen. Einmal ist eine schleimige Masse in der Tat zwischen den jungen Pollenkörnern vorhanden, ich konnte aber niemals Kerne in ihr nachweisen<sup>1)</sup>. Die Masse hat eine andere Struktur als das Tapetenzplasma. Besonders schwerwiegend ist aber die Tatsache, daß immer noch am Rande ein degeneriertes Tapetum vorhanden ist, in dem man auch noch die homogen gewordenen gleichfalls degenerierten Kerne sehen kann. Wenn also, wie Lubimenko und Maige annehmen, der Schleim auf das Plasma des Tapetums zurückzuführen sein sollte, so ist keinesfalls der ganze Tapetuminhalt dabei beteiligt. Von einem Periplasmodium als „lebender Einheit“, das allmählich zwischen die sich lockernden Pollenmutterzellen einwandert, oder auch nur von mehreren isolierten Einheiten, wie bei *Alisma*, dürfen wir hier wieder sicher nicht sprechen. Zweitens bemerkte ich, daß selbst in ganz alten Entwicklungsstadien, in denen die Pollenkörner schon nahezu reif sind und der „Schleim“ größtenteils resorbiert ist, immer noch einige Reste des kaum mehr als Sondergewebe kenntlichen Tapetum peripher gelagert waren. Wir erinnern uns, daß bei den Commelinaceen und Helobiern dagegen schon frühzeitig an der Peripherie eine freie Zone zustande kam, da aus ihr sich alles Plasma entfernte und die Zellulosewände bereits früher aufgelöst waren. — Wie bei den Pandanales würde vielleicht bei den Nymphaeaceen ein vertiefteres Studium interessante Übergänge im Verhalten des Tapetums zutage fördern.

Für die mit den Nymphaeaceen in verwandtschaftliche Beziehungen gebrachten Ceratophyllaceen dürfen wir gleichfalls

---

1) Lubimenko und Maige bilden in Fig. 58 einen solchen Kern neben einigen Pollenkörnern ab. Ich kann nach meinen Präparaten nicht glauben, daß das eine regelmäßige Erscheinung ist.

kein echtes Periplasmodium annehmen, denn Strasburger (44, S. 492) schreibt hier ausdrücklich: „Erst nach vollzogener Teilung in den Pollenzellen beginnt die aus ziemlich flachen, doch inhaltsreichen Zellen gebildete Tapetenschicht zu schwinden, dann runden sich die Pollenkörner gegeneinander ab, wobei sich nachweisen läßt, daß die zarten, zwischen ihnen vorhandenen Pollenmutterzellwände verquellen.“ Und etwas später (S. 495) heißt es: „Nach der Resorption der Tapetenschicht wird die nächst äußere, inhaltsarme stark gedehnte Zellschicht ganz zerquetscht.“

Ein Literaturzitat von Hannig (20, S. 359) ließ mich weiterhin erwarten, daß bei gewissen Compositen eine echte Periplasmodiumbildung sich findet. Wenigstens ist Hannig geneigt, das von Merrell (25) untersuchte *Silphium* direkt mit den Araceen zu vergleichen. Und in der Tat beschreibt dieser Autor die einschlägigen Stadien folgendermaßen S. 112: „While these changes have taking place (scil. die jungen Pollenkörner sich voneinander getrennt haben) the tapetum and middle layer have been disorganizing. In this way a plasma is formed which gradually distributes itself among the pollen grains. The nuclei of the disorganized cells are visible for quite a long time. This plasma finally collects around the spores and is at last encrusted upon them as a sheath, exactly comparable to the perinium of a pteridophyte spore.“ Abgesehen von dem letzten Vergleich mit dem Perinium kann ich Merrells Angaben für *Silphium perfoliatum*, das ich entsprechend fixiert und gefärbt hatte, nur bestätigen. In der Tat findet sich ein kernreiches Plasma in einem bestimmten allerdings sehr kurz dauernden Stadium zwischen dem jungen Pollen. Der Unterschied gegenüber den untersuchten Commelinaceen und den meisten Helobiern ist aber wieder der, daß hier zur Zeit der Tetradenteilung das Tapetum noch streng peripher liegt, und nach Bildung des jungen Pollens niemals in einem Periplasmodium ein ernährungsphysiologisch tätiges Syncythium geschaffen wird. Stets kann man noch mehrfach die getrennten Protoplasten mit ihren gesonderten Hautschichten nachweisen, auch wenn die Tapetenzellen „eingewandert“ sind. Daß daneben stellenweise Vereinigungen der Zellen vorkommen, leugne ich keineswegs. *Silphium* dürfte etwa ungefähr mit *Sparanium* direkt verglichen werden können. Wichtig ist in diesem Zusammenhange wieder vor allem, daß die Kerne in dieser Plasmasubstanz nie Strukturen zeigen, die auf irgend eine „Aktivität“ schließen lassen. Die Nuclei sind vielmehr

meist sehr chromatinarm und oft schwer vom Plasma färberisch zu trennen. Dieses Merkmal scheidet den *Silphium*- sehr scharf von unserem *Alisma*-Typus. Daß nicht auf einem bestimmten Altersstadium notwendig die gesamten Tapetenzellen von der Peripherie verschwunden zu sein brauchen, wie das doch bei den untersuchten periplasmodiumführenden Monokotylen durchweg der Fall war, lehrten mich einige Präparate, in denen selbst stellenweise das Tapetum noch außen im Pollenfach persistierte, nachdem an den jungen Pollenkörnern die Exine schon ganz beträchtliche Vorsprünge besaß (Textfig. 7). In Textfig. 7b sind zufällig zwei Tapetalkerne aufgefunden, die gegen die Regel ihren Chromatinreichtum bewahrt hatten.

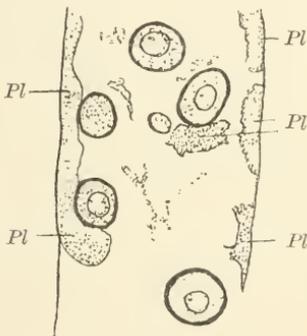


Fig. 7a.

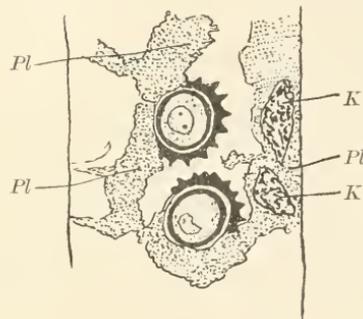


Fig. 7b.

Fig. 7a u. 7b. Übersichtsbild für das Verhalten des Tapetums zur Zeit des nahezu reifen Pollens bei *Silphium laciniatum*.

Bei Pl die „Plasmodien“; diese liegen aber noch zum großen Teil peripher und sind stellenweise nur in Fetzen zwischen dem Pollen gelagert. Kerne sind in Fig. 7a nicht mehr zu unterscheiden, in Fig. 7b bei K zwei noch deutlich zu sehen. Vergr. 390.

Ähnlich scheinen sich auch die von Strasburger (42, 43) erwähnten anderen Dikotylen zu verhalten. Es würde mich nicht wundern, wenn gelegentlich einmal auch das Tapetum sich so früh von der Wand löste, daß ein wirkliches Periplasmodium zustande käme. Beschrieben ist vorläufig noch kein solcher Fall und aus eigener Erfahrung kenne ich auch keinen. Vielleicht gibt diese Veröffentlichung den Fachgenossen eine Anregung, Gelegenheitsbeobachtungen in dieser Richtung an anderen studierten Gattungen weiter zu verfolgen, denn man darf nicht vergessen, daß viele wohl glauben, die Periplasmodiumbildung wäre ein sehr häufig zu beobachtender Vorgang und darum sei es unnötig, diesbezügliche Beschreibungen zu geben. Jedenfalls möchte ich nachdrücklich betonen, daß, auch

wenn bei Dikotylen Ansätze zu einer Periplasmodiumbildung oder diese selbst gefunden sind, doch die entsprechenden Beobachtungen an den Monokotylen für die Systematik ihren Wert behalten könnten, falls sie nur erst beträchtlich erweitert und vertieft sein werden. Denn Parallelentwicklungen sind ja in den verschiedenen voneinander unabhängigen Verwandtschaftskreisen der Blütenpflanzen auch sonst sehr häufig. Ich erinnere da z. B. an eine jüngst erschienene Abhandlung von Samuelsson (36). Der schwedische Autor macht darauf aufmerksam, daß sich bei Magnoliaceen, Anonaceen, Aristolochiaceen, Rafflesiaceen, Ceratophyllaceen und Nymphaeaceen ein Typus der Pollenentwicklung vorfindet, der an den der Monokotylen erinnert, daß aber daneben ganz ähnliches sich auch bei Asclepiadaceen und Apocynaceen zeigt. Trotzdem steht er nicht an, und meines Erachtens mit Recht, das Merkmal für die ersteren Familien als Indizium systematischer Verwandtschaft untereinander zu verwenden.

Ein phylogenetisches System soll auf alle Merkmale acht geben, soweit sie als „Organisationsmerkmale“ zu gelten haben. Selbst die neueren Versuche, die, namentlich von Mez und seinen Schülern (26) unternommen, so glänzende Resultate zu versprechen scheinen, ein System auf „physiologischer“ Grundlage zu schaffen, dürfen nicht darüber hinweg täuschen, daß dieses System nur dann ein „natürliches“ sein könnte, wenn es im wesentlichen die von Morphologen aufgestellten Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der einzelnen Reihen bestätigen würde. Das hat ja auch Mez mit aller Klarheit ausgesprochen. Morphologie und Physiologie müssen eben zusammenarbeiten. Und wenn wir sehen, daß ein bestimmtes morphologisches „Merkmal“ wie die Periplasmodiumbildung, die im allgemeinen in typischer Form sich selten zu finden scheint, bei gewissen auch sonst schon als zusammengehörig erkannten Familien sich konstant oder doch in sehr vielen ihrer Vertreter zeigt, so haben wir wohl ein Recht, auf eben dieses „Merkmal“ die Systematiker aufmerksam zu machen.

### Résumé.

1. Im Gegensatz zu der weit verbreiteten Anschauung, daß das „Einwandern“ des Inhaltes der Tapetenzellen zwischen die Mikrosporen der Angiospermen oder deren Mutterzellen mit echter „Periplasmodiumbildung“ direkt zu identifizieren ist, wird gezeigt, daß

von einer solchen nach den vorliegenden Literaturangaben nur bei Vertretern der Spathiflorae (*Arum*, *Dieffenbachia*, *Symplocarpus*, *Peltandra*, *Lemna*) und Helobiae (*Zannichellia*, *Ruppia*, *Zostera*, *Lilaea*) gesprochen werden darf.

2. Neu hinzugefügt wird als Beispiel für Pflanzenfamilien mit Periplasmodiumbildung die Familie der Commelinaceen, von der *Commelina coelestis*, *Tradescantia fluminensis* und *virginica* sowie *Rhoeo discolor* cytologisch eingehend untersucht wurden.

3. Bei den genannten Spezies werden bereits während der Synapsis der Pollenmutterzellkerne die Wände der Tapetenzellen gelöst; während der Tetradenteilung erfolgt das Einwandern ihres Inhalts ins Pollenfach unter Bildung eines Plasmodiums, das eine morphologische und ernährungsphysiologische Einheit darstellt. Die Kerne dieses Plasmodiums erfahren dabei starke Veränderungen in Form und Struktur, die auf Stoffwechselforgänge schließen lassen, wie wir sie für „drüsige“ Gewebe annehmen. Eine Vermehrung der Nuclei dürfte nicht mehr vorgenommen werden, eine Fusion zweier zu einem nur ausnahmsweise vorkommen. Das fertige Plasmodium, das den Zwischenraum zwischen den jungen Pollenkörnern lückenlos ausfüllt, hat in seinem Plasma gegen vorher ein etwas verändertes Aussehen. Auch die Nuclei haben jetzt die Struktur von „Ruhekernen“ angenommen. Mit dem weiteren Wachstum der Pollenkörner geht eine allmähliche Resorption des Plasmodiums Hand in Hand. In den reifen Antheren sieht man keine Spur mehr davon.

4. Demgegenüber weisen die übrigen Pflanzen mit „tapètes plasmodiaux“ (Bonnet) Vorgänge auf, die auf aktive Lebensäußerungen kaum zurückgeführt werden können. Das Plasma aus den an der Peripherie des Pollenfaches „degenerierenden“ Tapetenzellen gelangt zwar auch zwischen die Pollenkörner, aber sehr spät und unregelmäßig. Die Kerne zeigen selbst in den wenigen Fällen, in denen sie noch als morphologische Einheiten unterscheidbar sind, Zeichen von Verfall. Die starke Chromatinarmut läßt sie z. B. meist (durchaus nicht immer!) vom Plasma tinktionell sich nicht mehr unterscheiden. Das war besonders gut an der Composite *Silphium perfoliatum* zu sehen.

5. Von den untersuchten Helobiern verhalten sich *Aponogeton distachyus*, *Butomus umbellatus* und *Potamogeton natans* wie die oben aus der Literatur angeführten Gattungen: d. h. sie haben ein typisches kernreiches einheitliches Periplasmodium. Bei

*Alisma Plantago* scheint es dazu nicht zu kommen, denn auch zur Zeit, in der die jungen Pollenkörner bereits fertig sind, ließen sich die Plasmahalte der einzelnen Tapetenzellen noch als gesonderte Zellen unterscheiden. Doch sprechen die in den Einzelplasmodien vorhandenen chromatinreichen Kerne, deren Struktur ganz denen der übrigen Helobier gleicht, für einen nahen Anschluß dieser etwas abweichenden Gattung an die anderen Helobier.

6. *Sparganium ramosum* besitzt gleichfalls Plasmamassen zwischen den Pollenkörnern, die aus dem Tapetum herkommen. Aber die Kerne zeigen keine Anzeichen einer besonderen Aktivität. Schon vor dem Einwandern verraten sie vielmehr alle Merkmale einer Degeneration. Die genannte Typhacee kann vielleicht ein Zwischenglied zwischen den Helobiern und Commelinaceen einerseits, den übrigen Arten mit „tapètes plamodiaux“ andererseits darstellen.

7. Den weiterhin untersuchten Liliifloren *Convallaria majalis* und *Tamus communis* wie den Bromeliaceen *Cryptanthus acaulis* und *bivittatus* fehlt ein Periplasmodium völlig. Dafür findet sich vielfach zu einer bestimmten Zeit ein (färberisch leicht von dem Plasma zu trennender) Schleim im Pollenfach, der vielleicht durch die Tätigkeit des peripher bleibenden Tapetums gebildet wird. Auch er wird schließlich resorbiert.

8. Ähnlich verhält sich *Nymphaea alba*. Auch hier war die Schleimmasse, in der die jungen Pollenkörner eingebettet werden, von dem Plasma des Tapetums deutlich zu unterscheiden.

9. Das Merkmal der Periplasmodiumbildung läßt sich aller Wahrscheinlichkeit nach, zum mindesten für die Monokotylen, systematisch verwerten. Natürlich müßten zuvor die Beobachtungen noch wesentlich erweitert werden.

Braunschweig. Botanisches Institut der technischen  
Hochschule

den 20. Juli 1914.

## Literatur-Verzeichnis.

1. Bonnet, J., L'ergastoplasma chez les végétaux. Anat. Anzeiger, Bd. 39, S. 67—91, 7 Fig., 1911.
2. — —, Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen, chez les Angiospermes. Archiv f. Zellforschung, Bd. 7, S. 604—722, Taf. 39—45, 17 Fig., 1912.
3. Caldwell, Otis W., On the life-history of *Lemna minor*. Bot. Gaz., vol. 27, p. 37—66, 59 Fig., 1899.
4. Campbell, D. H., A morphological study of *Naias* and *Zannichellia*. Proc. California Acad. of scienc., III. ser. Bot., vol. I, p. 1—61, pl. 1—5, 1897.
5. — —, The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata* H. B. K. Annals of Bot., vol. 12, p. 1—28, pl. 1—3, 1898.
6. — —, Studies in the Araceae. Annals of Bot., vol. 14, p. 1—25, pl. 1—3, 1900.
7. Caro, H., Beiträge zur Anatomie der Commelinaceen. (Dissertation Heidelberg.) 86 S., 1 Taf., Berlin 1903.
8. Clark, J., Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen. Flora, Bd. 93, S. 483 bis 513, 31 Fig., 1904.
9. Coulter, J. M. und Chamberlain, Ch. J., Morphology of Angiosperms, 348 p., 113 Fig., New York und London 1903.
10. Delpino, F., Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della Soc. Ital. delle sc. nat. Milano, vol. 11—13 (II, 1, p. 177), 1868—1874. — Zit. in v. Kirchner, Löw u. Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, S. 527, Stuttgart 1908.
11. Duggar, B. M., Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. Bot. Gaz., vol. 29, p. 81—98, pl. 1—2, 1900.
12. Engler, A., Syllabus der Pflanzenfamilien, 7. Aufl. (mit Unterstützung von E. Gilg), 387 S., 457 Fig., Berlin 1912.
13. Ernst, A., Fortpflanzung der Angiospermen. Handwörterb. d. Naturwissensch., Bd. 4, S. 242—261, 20 Fig., 1913.
14. Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Zeitung, Bd. 58, Abt. 1, S. 107—165, Taf. 5—6, 1900.
15. v. Goebel, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen, 838 S., 539 Fig., Jena 1898—1901.
16. Golinski, St. J., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andröceums und des Gynöceums der Gräser. Bot. Centralbl., Bd. 55, S. 1—17, 65—72, 129—135, Taf. 1—3, 1893.
17. Gow, J. E., Morphology of *Spathyema foetida*. Bot. Gaz., vol. 43, p. 131—136, 7 Fig., 1907.
18. Gräper, L., Eine neue Anschauung über physiologische Zellausschaltung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 12, S. 373—394, Taf. 29, 3 Fig., 1914.
19. Guignard, L., Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. Ann. sc. nat. Bot., VI. sér., t. 20, p. 310—372, pl. 15—18, 1885.
20. Hannig, E., Über die Bedeutung der Periplasmodien I—III. Flora, Bd. 102, S. 209—278 u. 335—382, Taf. 13—14, 24 + 3 Fig., 1911.

21. Hannig, E., Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinien nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora, Bd. 103, S. 321 bis 346, 8 Fig., 1911.
22. v. Kirchner, O., Blumen und Insekten, 436 S., 2 Taf., 159 Fig., Leipzig und Berlin 1911.
23. Lotsy, J. P., Botanische Stammesgeschichte, Bd. 3, 1055 S., 661 Fig., Jena 1911.
24. Lubimenko, W. und Maige, A., Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacées. Revue génér. de Botanique, t. 19, p. 401—425, 433—458, 474—505, pl. 1—5, 1907.
25. Merrell, W. D., A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz., vol. 29, p. 99—133, pl. 3—10, 1900.
26. Mez, C. und Gohlke, K., Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen. Cohns Beitr. Biol. d. Pfl., Bd. 12, S. 155 bis 180, 2 Fig., 1913.
27. Murbeck, Sv., Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 36, Nr. 5, 21 S., 3 Taf., 1902.
28. v. Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 822 S., 36 Fig., München und Leipzig 1884.
29. Nawaschin, S., Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia virginica* (V. M.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 29, S. 437—449, Taf. 16, 1911.
30. Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, 532 S., 5 Taf., 119 Fig., Berlin 1910.
31. Picard, M., A bibliography of works on meiosis and somatic mitosis in Angiosperms. Bull. Torrey bot. Club., vol. 40, p. 575—590, 1913.
32. Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen. II. Mitteil. Die Biologie der *Nitzschia putrida* Benecke. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. Akad. d. Wiss. z. Wien, Bd. 84, S. 657—772, 4 Taf., 6 Fig., 9 Tab., 1909.
33. Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* (Dissertation Bonn), 126 S., 2 Taf., Upsala 1899.
34. — —, Über die Embryologie von *Zostera marina* L. Bihang K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 27, Afd. 3, Nr. 6, 24 S., 2 Taf., 6 Fig., 1901.
35. — —, Über die Pollenbildung von *Zostera*, 21 S., 9 Fig., Upsala 1901.
36. Samuelsson, G., Über die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 8, S. 181—189, 3 Fig., 1914.
37. Schaffner, J. H., Contribution to the life history of *Sagittaria variabilis*. Bot. Gaz., vol. 23, p. 252—273, pl. 20—26, 1897.
38. — —, The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. Bot. Gaz., vol. 24, p. 93—102, pl. 4—6, 1897.
39. Smith, Wilson R., A contribution to the life history of the Pontederiaceae. Bot. Gaz., vol. 25, p. 324—337, pl. 19—20, 1898.
40. — —, The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. Bot. Gaz., vol. 49, p. 281—289, pl. 19—20, 1910.
41. Stout, A. B., The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9, S. 114—140, pl. 11—12, 1913.
42. Strasburger, E., Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 264 S., 8 Taf., Jena 1882.
43. — —, Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Histol. Beitr., Heft 2, 186 S., 4 Taf., Jena 1889.

44. Strasburger, E., Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, S. 477 bis 526, Taf. 9—11, 1902.
45. — —, Das botanische Praktikum, 5. Aufl. (bearbeitet von E. Strasburger und M. Körnicke), 860 S., 246 Fig., Jena 1913.
46. Tischler, G., Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 545—578, Taf. 15, 1906.
47. — —, Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24, S. 83—96, Taf. 7, 1906.
48. — —, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 33 bis 151, 120 Fig., 1908.
49. — —, Untersuchungen über den Stärkegehalt des Pollens tropischer Gewächse. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, S. 219—242, 1910.
50. — —, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, S. 622—670, Taf. 30—31, 4 Fig., 1910.
51. Weinzieher, S., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. Flora, Bd. 106, S. 393—432, Taf. 6—7, 10 Fig., 1914.
52. Wiegand, K. M., The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. Bot. Gaz., vol. 28, p. 328—359, pl. 24—25, 1899.
53. Wirz, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila spec.* und von *Epirrhizanthes elongata* Bl. Flora, Bd. 101, S. 395—446, Taf. 4, 22 Fig., 1910.
54. Wylie, R. B., The morphology of *Elodea canadensis*. Bot. Gaz., vol. 37, p. 1 bis 22, pl. 1—4, 1904.

## Figuren - Erklärung.

### Tafel I.

Die Fig. 1, 5 und 9 sind bei Vergr. 520, die übrigen bei Vergr. 1200 gezeichnet (Leitz Apochromat 4 mm resp. Winkel  $\frac{1}{14}$  Öl-Immers. Leitz C.-Ok. 6). Alle Figuren betreffen *Commelina coelestis*.

Fig. 1. Erste Anlage der Tapetenzellen (*T*) in der jungen Anthere. *E* bedeutet Epidermis, *Zw* die „Zwischenzellen“, die nachher durch weitere tangentielle Teilungen die Zellen der Antherenwand liefern werden, *A* die Mutterzellen des Archespors.

Fig. 2—4. Tapetenzellnuclei zur Zeit der Prophasen der Pollen-Mutterzellen; in Fig. 3 eine 2kernige Tapetenzelle.

Fig. 5. Übersichtsbild. Schnitt durch ein ganzes Pollenfach zur gleichen Zeit. An einzelnen Stellen ist die Tapetenzellschicht 2reihig geworden. Die Zahl der Nucleolen in den Nuclei wechselt stark.

Fig. 6. Einzelne 2kernig gewordene Tapetenzellen beginnen „plasmodiale Vorsprünge“ nach dem Innenraum zu treiben. Hier zwei Pollen-Mutterzellkerne im Pachynema-Stadium.

Fig. 7. Die Fusion mehrerer Tapetenzellen zu einem Plasmodium ist vollzogen. Nur an einer Seite liegen noch zwei deutlich durch Zellwände abgetrennte Zellen. Die Kerne haben gegen vorher starke Umänderungen in Form und Struktur erfahren.

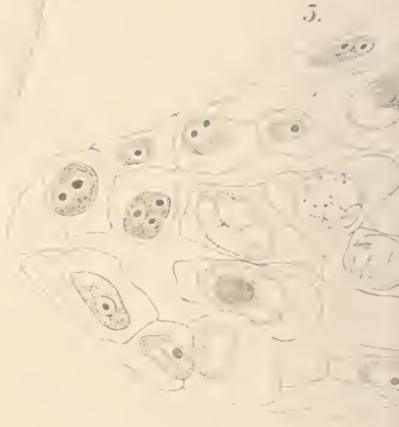
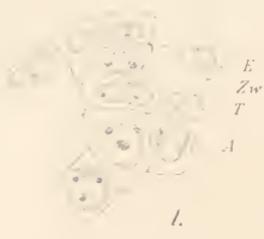
Fig. 8. Ungefähr das gleiche Altersstudium wie in Fig. 7. Die Pollen-Mutterzellen haben ihre Tetradenteilung vollendet. Das kernhaltige Periplasmodium schiebt sich zwischen die isolierten Pollenmutterzellen vor.

Fig. 9. Übersichtsbild. Das Periplasmodium hat alle Hohlräume zwischen den jungen, voneinander ganz isolierten Pollenkörnern völlig ausgefüllt (die Exine der letzteren ist in ihrer Struktur nicht eingezeichnet).

Fig. 10. Ein Teil des Plasmodiums bei stärkerer Vergrößerung. Der Unterschied in der Struktur des Plasmas und der Kerne ist gegen Fig. 7—8 sehr augenfällig. Die Plasmodiumkerne liegen z. T. den Exine-Vorsprüngen ganz dicht an. Der Schnitt ist ca.  $7,5 \mu$  dick, so daß außer der einen „Zacken“-Reihe der Exine noch die dahinter liegenden „Zacken“ angedeutet sind.

Fig. 11. Desgl. ein etwas dünnerer Schnitt. Hier sind die Verbindungen der Exine mit den Plasmawaben deutlich zu sehen. Auffallend ist auch die langausgezogene Form des Tapetumkernes.

---

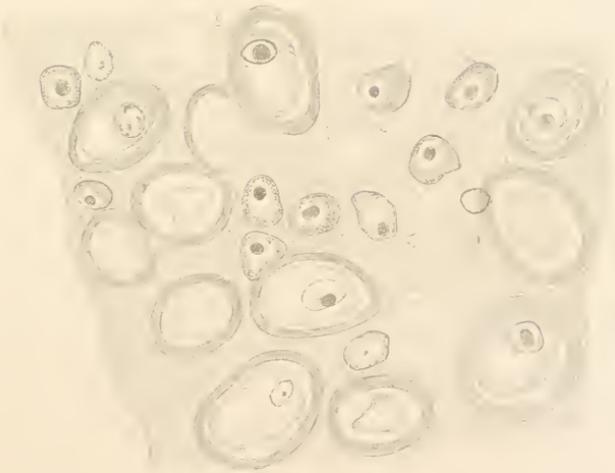




6.



8.



9.



10.



11.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Tischler G.

Artikel/Article: [Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. 53-90](#)