Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Beiträge zur Biologie der Zwergmistel, Arceuthobium Oxycedri, besonders zur Kenntnis des anatomischen Baues und der Mechanik ihrer explosiven Beeren

von

E. Heinricher,
k. M. K. Akad.

(Mit 4 Tafeln.)

Aus dem Botanischen Institut der k. k. Universität in Innsbruck.

(Vorgelegt in der Sitzung am 29. April 1915.)

Vorwort.

Mit dieser Abhandlung eröffne ich eine Folge von Studien über unsere europäische Zwergmistel, *Arceuthobium Oxycedri*. Schon in der ersten kommt eine Anzahl mikrophotographischer Aufnahmen zur Darstellung. In ausgiebigster Weise wird solche aber erst die dritte Abhandlung, welche die Entwicklungsgeschichte und Wirkungsweise des intramatrikalen Teiles des Parasiten behandeln soll, bringen.

Der Kaiserlichen Akademie sage ich den schuldigen Dank, daß sie mir durch Zuweisung einer Subvention aus dem Legate Scholz zur Honorierung der mikrophotographischen Aufnahmen und so zu einer reichen und schönen Illustrierung dieser Studien verhalf.

Einleitung.

Arceuthobium Oxycedri (DC.) M. Bieb ist, wie unsere Mistel, eine zweihäusige Pflanze. Auffallend abweichend sind die Angaben über die Blütezeit. In älteren Florenwerken finden wir August und September genannt. So in der »Flore de

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

France« von Grenier und Godron[1] und in Willkomm et Lange »Prodromus Florae Hispanicae«.[2] In neueren Werken wird sie hingegen an den Winterausgang oder den Frühling verlegt. Bei Marchesetti[3] heißt es »Febb.—Mg.«, Pospichal[4] sowie Ascherson und Gräbner[5] nennen den April. Durch eigene Beobachtung eines durch mehrere Jahre auf einer Topfpflanze des *Juniperus communis* kultivierten männlichen *Arceuthobium* werde ich veranlaßt, die älteren Angaben als eher das Richtige treffend anzusehen. Wenigstens der Höhepunkt des Blühens fällt auf die Zeit des September und Oktober. Die schwankenden Angaben kommen aber offenbar daher, daß das Blühen zeitlich nicht eingeengt ist und einzelne Blüten zu recht wechselnder Zeit gefunden werden können. Zum Beweise führe ich die Aufzeichnungen über meine Pflanze während der Jahre 1913 und 1914 an.

1913. Die Pflanze beginnt Ende September zu blühen, um den 8. Oktober ist das Blühen im Höhenpunkte. Auch um Weihnachten sind Blüten noch reichlich vorhanden.

1914. Beobachte am 27. Mai eine frisch geöffnete Blüte und reichen Blütenansatz. 4. September: Die Pflanze steht in voller Blüte. 14. Dezember: Die Hauptmasse der Blüten ist abgeworfen, doch finden sich mehrfach Knospen und wird ein Sproß mit offener männlicher Blüte photographiert (vgl. Taf. I, Fig. 3).

Das gleiche Verhalten werden nun offenbar auch die weiblichen Pflanzen zeigen, nur wird ihr Blühen viel schwerer zu verfolgen sein. Man kann aber darauf schließen, weil mir stets im Verlaufe des Dezember (zwischen dem 12. bis 22.) die Sprosse mit reifen Beeren eingesandt wurden, zwischen diesen aber mehr oder minder von der Reife zurückstehende reichlich vorhanden waren. Auch wird damit teilweise der ungleiche Eintritt der Keimung zusammenhängen. So wird

[1] Tome II, p. 4, September.

[2] Vol. I, p. 24, August, September (n. v.).

[3] Flora di Trieste e de' suoi dintorni; Trieste 1897.

[4] Flora des Österreichischen Küstenlandes, I. Bd., 1897, p. 421.

[5] Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. IV, p. 668.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auch die Angabe, die sich bei Grenier et Godron[1] findet, daß die Beeren 14 Monate nach der Blüte ihre Reife erlangen, zutreffen.

Ich vermutete, daß die Triebe der männlichen Pflanzen nach dem Blühen abgeworfen werden. Im Jahre 1912 durch farbige Bindfäden bezeichnete solche Sprosse waren aber 1913 noch erhalten und blühten abermals. 1914 erfolgte der Abwurf einer größeren Zahl von Sprossen, doch ersichtlich durch tierische Parasiten (Blasenfüßer), die sich angesiedelt haben, bewirkt.

Nach Peirce[2] sollen bei *Arceuthobium occidentale* nach der Reife der Beeren die Triebe abgeworfen werden. Es heißt dort: »The branches at first vegetate in the air, and later flower and fruit. After their crop of ‚seeds' has been discharged they die and fall away. At this time no part of the parasite may be visible outside the body of the host.« Und in gleicher Weise soll sich nach D. T. Mac Dougal[3] *Razoumofskya* (= *Arceuthobium*) *robusta* (Engelm.) Kuntze verhalten. Er sagt: »The shoots start up from the submerged rhizomes in the latter part of April or early in May, the flowers maturing in June and the seeds in August. After the dispersal of the seeds the aërial portion of the plant dies away, leaving only the haustorial rhizomes buried in the tissues of the host plant. With the opening of the next season shoots are produced as before.«

Ich muß gestehen, daß ich diese Angaben bezweifle und wenigstens für eine regelmäßige Erscheinung möchte ich solchen Abwurf der Triebe nicht halten; vielleicht, daß er zu Zeiten besonderer Trockenheit vorkommt.

Nach Mac Dougal blühe die Pflanze im Juni, im August seien die Beeren reif. Die Entwicklung zur reifen Frucht würde darnach in 2 Monaten abgelaufen sein. Wie aber aus dem

---

[1] A. a. O., p. 5.

[2] G. J. Peirce, The dissemination and germination of Arceuthobium occidentale Eng. (Annals of Botany, Vol. XIX, 1905, p. 110).

[3] D. T. Mac Dougal, Seed dissemination and distribution of Razoumofskya robusta (Engelm.) Kuntze. (From Minnesota Botanical Studies, 1899, p. 1 des Sonderabdruckes).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Voranstehenden erhellt, sind bei *Arceuthobium Oxycedri* 14 Monate hierzu nötig. Es ist kaum anzunehmen, daß in dieser Hinsicht bei den verschiedenen Arten so bedeutende Unterschiede herrschen.

Jedenfalls ist ein solcher Abwurf der Sprosse nach dem Reifen der Früchte, eine Restriktion der Pflanze auf den im Innern des Wirtes geborgenen Teil, bei *Arceuthobium Oxycedri* nicht vorhanden. Ich kann dies aus der Stärke der basalen Teile einzelner Pflanzen schließen, die mir mit Beeren behangen zukamen. Querschnitte, die ich durch solche Sprosse anfertigen ließ, wiesen auf ein beträchtliches Alter und gewiß auch auf ein wenn auch recht langsam erfolgendes Dickenwachstum hin.[1]

Die Beeren werden in sehr großer Zahl gebildet. Da gute Bilder über *Arceuthobium* noch kaum veröffentlicht sind, halte ich es für zweckmäßig, hier einige Aufnahmen vorzuführen, die Herr Dr. Marchesetti, Direktor des Museo Civico und des Botanischen Gartens zu Triest, gemacht und mir liebenswürdig zur Verfügung gestellt hat. Ich sage auch an dieser Stelle Herrn Direktor Marchesetti besten Dank. In Fig. 1, Taf. I, liegt eine, reichen Beerenbehang weisende weibliche Pflanze vor. Fig. 2, Taf. I, bringt ein Teilstück einer anderen Pflanze zur Anschauung, einen einzelnen Sproß mit reifen Beeren.

In einer kleinen Mitteilung[2] habe ich einen »Hexenbesen« auf *Juniperus communis* in Abbildung vorgeführt, der durch das von mir kultivierte männliche *Arceuthobium* verursacht

---

[1] Solms-Laubach (Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, VI. Bd., 1867—1868) sagt p. 616: »... die einzelnen Stämmchen sind, wie gesagt, krautartig und scheinen beschränkte Lebensdauer und kurzes Wachstum zu besitzen; ein jährliches Dickenwachstum konnte auch bei den stärksten derselben nirgends nachgewiesen werden.« Wenn auch keine deutliche Jahrringbildung erfolgt, so sah ich doch, daß ein beträchtlicher Zuwachs des Holzkörpers stattfindet. Genaueres in dieser Richtung soll später die Arbeit eines meiner Schüler bringen.

[2] Ein Hexenbesen auf *Juniperus communis* L., verursacht durch *Arceuthobium Oxycedri* (DC.) M. Bieb. (Naturwiss. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft, 1914, p. 36).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

war. Zu solchen Bildungen führt die Vegetation dieses Schmarotzers nur ausnahmsweise und unter besonderen Bedingungen. Zumeist scheint Zugrundegehen des Gipfels eines Haupttriebes der Nährpflanze dazu Veranlassung zu geben. Der Parasit bewirkt eine Vermehrung der zum Austriebe kommenden *Juniperus*-Sprosse, dringt in sie ein und führt zu ihrer Hypertrophie. Die hypertrophierten Basalteile der Sprosse richten sich negativ geotropisch auf und ihre Häufung führt zu einer mehr oder minder ausgeprägten Besenbildung. Eine derartige Bildung hat auch Dr. Marchesetti beobachtet und photographiert. Das mir freundlichst überlassene Bild in Fig. 4, Taf. I, bringe ich um so lieber zur Veröffentlichung, als man auf demselben ungewöhnlich viel vom Parasiten zu sehen bekommt, während meist nur Teilstücke seiner Triebe zwischen solchen des *Juniperus* sichtbar werden.

Der anatomische Bau der Beere und des »Samens«.[1]

Als ich daranging, die dieser Abhandlung folgende über die Keimung und Entwicklung von *Arceuthobium* zu schreiben, hatte ich nicht die Absicht, auf die Anatomie der Beere und des Samens einzugehen, und wollte mich mit dem Hinweis auf den Explosionsmechanismus, den die Beere vorstellt, begnügen. Zunächst nur zu eigener Belehrung angestellte Untersuchungen, begleitet von dem Studium der ziemlich reichen Literatur im Gegenstande, führten aber dazu, daß ich in mancher Hinsicht beträchtliche Abweichungen zwischen meinen Ergebnissen und denen der anderen Forscher fand und daß zwischen den Angaben dieser selbst mehrfach Übereinstimmung fehlte. So entschloß ich mich, auch diese meine Beobachtungen zu veröffentlichen, die dadurch wohl etwas an Wert gewinnen, daß sie von einer Anzahl mikrophotographischer Bilder begleitet sind. Ich verhehle mir aber nicht, daß auch so noch manche Lücke verbleibt, dadurch ver-

[1] Daß die Bezeichnung »Same« hier wie bei der Mistel konventionell verwendet wird und daß keine völlige Homologie zwischen den »Samen« der Loranthaceen und denen anderer Pflanzen besteht, braucht hier wohl nicht weiter ausgeführt zu werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ursacht, daß mir nur konserviertes Alkoholmaterial reifer Beeren zur Verfügung stand. Manches würde auch Beobachtung an lebendem Material erfordern, vor allem aber verlangen einzelne Punkte entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Da, wie gesagt, ursprünglich meine Absicht, auf diesen Gegenstand einzugehen, nicht bestand, unterblieb auch die Beschaffung des entsprechenden Materials. Immerhin wird das Mitgeteilte eine Förderung der bisherigen Kenntnisse bringen.

Wenn wir die im Gegenstande vorliegenden Veröffentlichungen überblicken, so sind zunächst die schon zitierten Arbeiten von Mac Dougal und Peirce zu nennen. Beide betreffen andere Arten von *Arceuthobium*.[1] Über den anatomischen Bau der Beere von *Razoumofskya (Arceuthobium) robusta* berichtet Mac Dougal etwas flüchtig, ohne Hinzufügung von Abbildungen. Etwas eingehender bespricht Peirce die Beere von *A. occidentale*. Er gibt auch zwei »Diagramme« vom Längsschnitt und Querschnitt der Frucht. Es genügt seine Beschreibung, um den Eindruck zu machen, daß im Bau der Beeren der verschiedenen *Arceuthobium*-Arten wesentlich Übereinstimmung herrscht. Differenzen, die sich zwischen den Angaben über diese *Arceuthobium*-Arten und meinen Beobachtungen an *A. Oxycedri* ergeben, lassen sich aber nicht sicher als unrichtige Beobachtungen oder Deutungen erklären, da ja doch immer die Möglichkeit verschiedenen Baues bei den verschiedenen Arten vorliegt.

Speziell die Beere von *Arceuthobium Oxycedri* behandeln zwei ziemlich gleichzeitig erschienene Abhandlungen. Die eine von T. Johnson:[2] »*Arceuthobium Oxycedri*«, widmet ihr den ganzen vierten Abschnitt und bringt auf einer Tafel auch einige Übersichts- und Detailbilder, die zweite, von W. Skrobischewsky,[3] ist in russischer Sprache abgefaßt und blieb

---

[1] Schmarotzer auf *Pinus*-Arten.

[2] *Arceuthobium Oxycedri*. By T. Johnson, B. Sc. (London) University Scholar in Botany, Demonstrator of Botany in Normal School of Science, Kensington (Annals of Botany, Vol. II, 1888—1889; With Plate X. A.)

[3] Skrobischewsky, W., »Morphologische und embryologische Untersuchungen der Schmarotzerpflanze *Arceuthobium Oxycedri* DC. (*Razou-*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mir unzugänglich, was ich besonders deshalb bedaure, da mir so auch die Einsicht in die zwei beigegebenen Tafeln entging. Über den wesentlichen Inhalt der Arbeit wird man aber durch ein eingehendes Referat unterrichtet, das Famintzin in der von ihm herausgegebenen »Übersicht der Leistungen auf dem Gebiete der Botanik in Rußland während des Jahres 1890«[1] gibt.

Auch ich will mich bei Besprechung des Baues der Frucht an eine schematische, aber im ganzen recht genau entworfene Abbildung eines medianen Längsschnittes durch die Beere halten, die in Fig. 1, Taf. III, vorliegt und einer zirka 28maligen Vergrößerung entspricht. Ein Vergleich dieser Figur mit dem von Peirce, l. c., in Fig. 3 gegebenen »Diagramm« und mit der Fig. 9 bei Johnson wird unmittelbar einige wesentliche Unterschiede erkennen lassen.

Die Epidermis. Die ganze Beere ist von einer Epidermis bekleidet. Sie ist nicht überall von gleicher Beschaffenheit. Auf zwei verschiedene Zonen, die sich unterscheiden lassen, hat Peirce hingewiesen. In der kleineren, oberen Hälfte ist die Epidermis durch beträchtliche cuticulare Verdickungen ausgezeichnet und führt auch nur in dieser Spaltöffnungen, was damit zusammenhängt, daß nur in dieser das unterliegende Parenchym Chlorophyll führt. Noch immer kräftig ist die Cuticula in der unteren Partie, die über dem mit Co bezeichneten, in der Skizze weiß gelassenen Gewebe liegt. Hingegen wird sie und überhaupt die Außenwand der Epidermis sehr zart an der konvexen Ausbuchtung, an der mit *TrM* bezeichneten Stelle. Davon finde ich auch bei Peirce nichts erwähnt.

Schwer verständlich ist mir die bei Skrobischewsky befindliche Angabe. Er unterscheidet in der Fruchthüllenwand fünf Gewebeschichten, und zwar 1. »Die Epidermis, welche im unteren Fruchtteile zwei bis drei Zellenschichten zeigt.« Die Epidermis ist aber durchaus einschichtig.

---

mowskia Hoffm.).« So der Titel in der von Famintzin gegebenen Übersetzung.

[1] St. Petersburg 1892, p. 74—78.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Angabe, daß sie im »unteren Teile« mehrschichtig sei, scheint mir darauf hinzuweisen, daß Skrobischewsky Zellen des an der früher bezeichneten konvex und respektive ringförmig vorspringenden Region befindlichen Trennungsmeristems für zur Epidermis gehörig angesehen hat. Querschnitte in jener Region gemacht, konnten zu solcher Täuschung führen.

Das verkorkte Collenchym. Im unteren Teile der Frucht findet sich unter der Epidermis ein recht interessantes Gewebe von 4 bis 5 Zellagen vor. Die Bezeichnung, die ihm Peirce und Skrobischewsky geben, indem letzterer es »collenchymatisch« nennt, ersterer von »gelatinous[1] collenchyma« spricht, trifft jedenfalls zu. Bei Skrobischewsky wird auch ganz richtig seine Ausdehnung nach unten »bis in die Nähe des ringförmigen, an der Grenze der Frucht und des Fruchtstieles gelegenen Wulstes« angegeben, allerdings, wenigstens im Referat, sein Fehlen im oberen Teile nicht erwähnt. In dem »Diagramm« von Peirce reicht es aber zu weit nach innen, bis an die Schleimschicht (*Schl Sch* unserer Fig. 1, Taf. III). Die Gefäßbündel und die innere, in Fig. 1 grau gehaltene Schichte großzelligen Parenchyms sind bei Peirce nicht angedeutet, sondern die ganze Partie als Collenchym bezeichnet. Es ist unwahrscheinlich, daß der Fruchtbau von *A. occidentale* in dieser Weise von dem des *A. Oxycedri* abweicht.

Unzutreffend ist die Bezeichnung, die Johnson für dieses Collenchym, das in Fig. 11 seiner Tafel auch abgebildet ist, anwendet. In der Tafelerklärung nennt er dieses Gewebe »the sclerotic cells of mesokarp«, auch im Text heißt es »this sclerotic tissue«. Ebenso stimmt nicht die Angabe, daß die Wandungen dieses Gewebes verholzt seien. Die spezifischen Reaktionen mit schwefelsaurem Anilin und mit Phloroglucin+HC sind absolut erfolglos.

In der Tat zeigt aber dieses, dem Aussehen nach recht typische Collenchym (an Längsschnitten durch die Frucht er-

[1] Diese adjektivische Bezeichnung nicht, wie das Folgende ergibt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

innert es an Plattencollenchym) ganz besondere Eigenheiten, die nur zum Teil gekannt, Johnson zu seiner Bezeichnung und zur Ansicht, daß es sich um verholzte Wandungen handle, verführt haben mögen. In Chlorzinkjod werden die Wandungen tief holzbraun und bei Behandlung mit basischem Fuchsin und alkoholischer, konzentrierter Pikrinsäurelösung bleibt die Wandung der Collenchymzellen mehr oder minder intensiv rot gefärbt. Diese Reaktionen (obwohl von solchen bei Johnson nicht berichtet wird) könnten dazu verleiten, an Verholzung zu denken.

In Wirklichkeit liegt aber der seltene und mir bisher nicht bekannte Fall eines leicht verkorkten Collenchyms vor. Die Verkorkung ist aber doch so weitgehend, daß dieses Collenchym, ohne zu quellen, in konzentrierter H_2SO_4 erhalten bleibt, während die umliegenden Gewebe aufgelöst werden. Auch gelingen einige spezifische Tinktionsreaktionen auf Verkorkung. So färben sich die Wandungen rot mit Alkannatinktur und schön grün in einer konzentrierteren Chlorophyllösung, nach dem Übertragen in Wasser ein prächtiges Bild gewährend. Sehr gut gelingt die Färbung mit Sudan III.

Für einen geringen Grad der Verkorkung spricht das Verhalten des Collenchyms bei Behandlung mit 50prozentiger Kalilauge. Wird diese kalt angewendet, so tritt Quellung ein, die weiße Farbe mit dem charakteristischen Collenchymglanz bleibt erhalten. Kocht man aber die Schnitte, so geht der Glanz verloren und die Verdickungen erscheinen an Substanz ärmer geworden. Nach dem Auswaschen gelingt an solchen Schnitten die Reaktion auf Verkorkung nicht mehr. In Chlorzinkjod gebracht, bleiben die Verdickungen weiß, nur die an das Lumen der Zelle angrenzende Lamelle gibt Cellulosereaktion. Auf diesem Gehalt von Cellulose wie auch schleimiger Membranstoffe beruht es wohl auch, daß frische Schnitte in wässerige, stark mit Alkohol versetzte Kongorotlösung gelegt, die collenchymatischen Verdickungen rot gefärbt zeigen.[1]

[1] Vgl. E. Heinricher, Ist das Kongorot als Reagenz auf Cellulose brauchbar? Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie, Bd. V, 1888.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Auf dieser nachgewiesenen Verkorkung des Collenchyms beruht offenbar seine große Resistenz. Wenn die Beeren explodieren und der Same als Geschoß[1] ausgeschleudert wird, wird auch der Rest der umhüllenden Beerengewebe (die mit *Cu, P, Co, Gf B, GP* bezeichneten Gewebe in Fig. 1, Taf. III), vergleichbar der Hülse einer abgeschossenen Patrone, zur Seite geworfen. Im Spinngewebe, das die arceuthobiumtragenden *Juniperus*-Sträucher durchzieht, finden sich dann massenhaft diese »Patronenhülsen« verfangen. Sie sind bei $2^1/_2$facher Vergrößerung in Fig. 5*b*, Taf. I, in der Ansicht von der Seite, in Fig. 5*a* von vorn, mit der sichtbaren Mündung, dargestellt.

Durchschneidet man solche braune, vielleicht Jahre alte Hülsen, so findet man das Collenchymgewebe vollständig erhalten, wie die mikrophotographische Aufnahme in Fig. 3, Taf. II, zeigt. Bei schwacher Vergrößerung ist dasselbe an dem Längsschnitte in Fig. 2, Taf. III, erkennbar (reife, in Alkohol konservierte Beere).

Diesem Collenchym ist offenbar eine wesentliche Rolle im Explosionsmechanismus, den die Beere vorstellt, zugeteilt. Der in der Beere zur Zeit der Reife eintretende Druck wird eine starke Spannung des festen, aber offenbar dehnsamen und elastischen Collenchyms bewirken. Wenn dann der Druck zur Ablösung in der Trennungsschichte und somit zur Explosion führt, dürfte die Kraft, mit welcher der Same ausgeschleudert wird, in erster Linie durch die plötzlich eintretende Kontraktion des Collenchyms bewirkt werden. Auf diese spezielle Rolle des Collenchyms finde ich in keiner der Arbeiten einen Hinweis, wenn auch Peirce ganz allgemein die Mitwirkung des Seitendruckes beim Ausschleudern des Samens erwähnt, indem er sagt: »the sides compressing and indirectly propelling it«.

Das übrige Parenchym. Das beschriebene Collenchym und alles Parenchym samt den in ihm verlaufenden Leit-

[1] Der Vergleich des Samens mit einem Geschoß und der Konstruktion der Beere mit der eines Mörsers findet sich bei Mac Dougal, l. c., p. 171.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

strängen bis an die Schleimschicht (*Schl Sch*) wird zum Mesokarp der Frucht gerechnet. Dieses Parenchym ist in Fig. 1, Taf. III, grau gehalten und man bemerkt, daß die Tönung in der unteren Hälfte intensiver ist. Damit wollte ich den hohen Gerbstoffgehalt andeuten, der selbst am Alkoholmaterial noch hervortritt und der im Parenchym der unteren Beerenhälfte noch bedeutender ist. In Eisenchlorid wird dieses Parenchym grünlichschwarz. Übrigens ist von dem der Schleimschichte angrenzenden Parenchym in der reifen Beere stets ein größerer oder geringerer Teil der Zellen schon aufgelöst. Stellenweise verläuft dieser Prozeß stärker, so daß größere Lücken entstehen. So ist in Fig. 2, Taf. III, oben links eine solche bei *l* sichtbar. Auch am Scheitel oberhalb der Schleimkappe ist auf die gleiche Weise oft eine Lücke entstanden. Überhaupt scheint eine solche Auflösung von Parenchym von Fall zu Fall ungleich weit vorzuschreiten. Während in Fig. 2, Taf. III, das dem Collenchym anschließende großzellige Parenchym noch weitgehend erhalten ist (Präparat nach Alkoholmaterial, Beere der Reife jedenfalls sehr nahe), sehe ich es an einem Längsschnitt, der seinerzeit durch frisches Material vom Assistenten Dr. Seeger angefertigt und in Glyceringelatine aufbewahrt wurde, schon nahezu völlig desorganisiert. Im unteren Teil der Beere ist das Parenchym großzellig und blasig. Man sieht etwas davon auf dem Querschnitt in Fig. 1, Taf. II (*gr Z P*) und darunter die anhaftende, von aufgelösten Zellen übriggebliebene Masse. Besser orientiert über dieses großzellige Parenchym der Längsschnitt in Fig. 2, Taf. III. Man sieht, daß es von unten nach oben an Mächtigkeit zunimmt und endlich 4 bis 5 Zellagen umfaßt. Es erstreckt sich so weit, als außen die Collenchymschichten reichen und geht dann allmählich in das kleinzelligere Parenchym der oberen Beerenhälfte über.

Die peripheren Parenchymlagen der oberen Beerenhälfte, deren Epidermis starke Cuticularschichten aufweist und Spaltöffnungen führt, enthalten Chlorophyll. An Längsschnitten[1] sieht

[1] Auch Mac Dougal erwähnt für *Razoumofskya robusta* das Vorkommen von chlorophyllhaltigen Zellen, die »slightly palisaded« sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

man, daß gegen den Scheitel der Frucht die Assimilationszellen palissadenartig gestreckt sind, bald mehr, bald weniger; da sie aber stark schief gestellt sind, erkennt man an Querschnitten nicht den wahren Sachverhalt. Diese Teile der Frucht gehen aus den beiden Perianthblättern der Blüte hervor.

An Alkoholmaterial findet man in allen Parenchymzellen eine Substanz, die entweder als vakuolig geronnener Belag an der Zellwand, oder in Form von Tropfen, vorragender Zapfen und das Zellinnere durchsetzender Balken erscheint und gummiartiges Aussehen hat (vgl. Fig. 6, Taf. III). Sie ist gegenüber Reagentien außerordentlich widerstandsfähig, quillt weder in kaltem noch in bis zum Sieden erhitztem Wasser, löst sich weder in kalter noch bis zum Sieden gebrachter 50prozentiger Kalilauge. Ebenso widerstandsfähig erweist sich die Substanz gegenüber Säuren. Weder 40prozentige Salzsäure noch konzentrierte Schwefelsäure, weder konzentrierte Essigsäure noch konzentrierte Salpetersäure, diese kalt und erhitzt angewendet, schien sie anzugreifen. Ebenso war das Verhalten dem Millon'schen Reagenz gegenüber, nur trat bei Behandlung mit diesem eine starke Schwarzfärbung des Wandbelages ein, ähnlich wie bei Verwendung von Eisenchlorid, wohl als Reaktion auf den im Wandbelag gebundenen Gerbstoff hinweisend. Auch sind die Zellkerne in diesen Geweben durch Färbemittel, wie durch das sonst so schnell wirkende Hämatoxylin nach Corazzini, oder durch Pikrokarmin (nach Cuccati, Schnitte 48 Stunden behandelt) nicht nachzuweisen, wohl weil sie von der in Rede stehenden Substanz umflossen sind.

Eine langsame Lösung erfolgt in Javelle'scher Lauge. Unter Deckglas ist nach einstündiger Wirkung die Substanz anscheinend ziemlich unverändert vorhanden, wenn aber Schnitte 3 bis 4 Stunden in der Lauge im Uhrglas gelegen waren, fand sie sich nicht mehr vor. Ähnlich ist die Wirkung einer 10prozentigen Chromsäure. Nach zweistündigem Liegen der Schnitte in solcher unter Deckglas schien Quellung der gummösen Massen eingetreten zu sein, weiterer zweistündiger Aufenthalt des gleichen Schnittes in der Säure im Uhrglas hat zu ihrem Verschwinden geführt. Dasselbe Ergebnis erzielt nach längerer Dauer schon 5% Chromsäure.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es ist wohl nahezu sicher, daß diese Massen aus im Zellsafte gelösten Substanzen bei der Konservierung in Alkohol niedergeschlagen werden. Leider stand zur Zeit der Untersuchung kein lebendes Beerenmaterial zur Verfügung. Sehr wahrscheinlich handelt es sich um ein Kohlehydrat und den Reaktionen nach steht die Substanz dem sogenannten Wundgummi nahe,[1] weicht aber darin ab, daß mit Phloroglucin und Salzsäure keine Rotfärbung derselben eintritt. Darin unterscheidet sie sich auch von einer Substanz, die ich in den Haustorien von *Lathraea Clandestina* und besonders *L. Squamaria* gefunden, beschrieben und ebenfalls als Kohlehydrat angesprochen habe, während sie in den übrigen Reaktionen mit derselben übereinstimmt.[2] Mac Dougal gibt für das innere Parenchym der oberen Beerenhälfte von *Razoumofskya robusta* nur an »rich in carbohydrates«, ohne näher darauf einzugehen, was für Kohlehydrate vorhanden sind und auf Grund welcher Reaktionen er zu ihrer Feststellung gelangt ist.[3] Den in dem Beerenparenchym gelöst vorhandenen Kohlehydraten kommt durch ihr Vermögen, Wasser anzuziehen und festzuhalten, wohl einige Bedeutung zu.

Die Gefäßbündel. Innerhalb des Parenchyms verlaufen die Gefäßstränge. Zwei solche treten um 180° entfernt durch den Beerenstiel ein und verlaufen in der unteren Beerenhälfte unverzweigt durch diese (vgl. die schematische Fig. 1, Taf. III, *Gf B*). Ihre Lage gibt auch Fig. 5 *a*, Taf. III, an, die schematisch den Querschnitt an der Basis der Beere skizziert (*G B*). Diese Bündel haben einen geringen Querschnitt und

[1] Vgl. z. B. Molisch, Mikrochemie der Pflanze (Jena 1913, p. 315).

[2] E. Heinricher, Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurzarten (*Lathraea Clandestina* Lam. und *L. Squamaria* L.), Breslau 1895, p. 34 und 40.

[3] Mac Dougal, l. c., p. 171. In den Arbeiten der vorausgegangenen Untersucher der *Arceuthobium*-Beeren sind Angaben über Inhaltsstoffe außerordentlich spärlich, ja fehlen zumeist ganz. Nur Mac Dougal führt einiges an; das unter dem chlorophyllführenden Parenchym liegende soll »Stärke und Zucker« enthalten. An dem Alkoholmaterial der reifen Beeren von *A. Oxycedri* konnte ich, vom Samen abgesehen, Stärke nur im Beerenstiel, unterhalb des Trennungsmeristems, nachweisen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bestehen aus langgestreckten, engen Gefäßen. Oberhalb der Region, in der die subepidermalen Collenchymplatten endigen, verzweigen sich aber die Bündel reichlicher und nimmt ihr Querschnitt beträchtlich zu. Dies ist die Folge dessen, daß hier die Bündel durch Anlagerung großer Mengen von Speichertracheiden verstärkt werden (vgl. die mikrophotographische Aufnahme in Fig. 3, Taf. III).

Die Beere von *Arceuthobium* verlangt an sich als eine saftige Schleuderfrucht einer entsprechend gesicherten Wasserzufuhr. Der obere Teil der Beere, der aus den beiden Perianthblättern hervorgeht und Assimilationsgewebe führt, muß überdies schon zur Sicherung des Funktionierens der Assimilation die Wasserversorgung sorgfältig ausgestalten, denn die klimatischen Verhältnisse an den Örtlichkeiten, wo *Arceuthobium* vorkommt, weisen trockenen Standort und hohe Insolation auf; wenn auch zumeist bedeutendere Luftfeuchtigkeit Gefahren übermäßiger Transpiration mindert, zeitweilig stellen sich solche zweifelsohne ein.

Die Speichertracheiden und die Verhältnisse, welche die Gefäßbündel in der oberen Beerenhälfte weisen, scheinen bisher nicht richtig aufgefaßt worden zu sein. Peirce gibt für *A. occidentale* in der oberen Beerenhälfte eine glockenförmige, aus 2 bis 3 Zellagen bestehende Schichte an, welche die Parenchymmasse in eine äußere und innere scheidet (vgl. seine Fig. 3, Taf. III). Sie soll bestehen aus: »some what elongated cells with lignified walls more ore less spirally thikened. This conical layer is continuous nearly or quite to the top.« Diese Schichte entspricht den Gefäßbündeln und ihren Verzweigungen, die sich ja allerdings in einer ringförmigen Zone, entsprechend ihrer Lage im Mesophyll der beiden Perianthblätter, die diesen Teil der Beere aufbauen, finden. Aber eine kontinuierliche Schichte bilden dieselben nicht. In einer geschlossenen Kreislinie treten ihre Zellen nie auf, wenn auch an manchen Querschnitten ein beträchtlicher Teil eines Kreises von ihnen eingenommen sein kann, was darauf zurückzuführen ist, daß dann eine Veräste-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lung eines Bündels im horizontalen Verlauf getroffen ist. Die Speichertracheiden sind netzförmig verdickt und sehr wenig verholzt. An mit Javelle'scher Lauge behandelten Schnitten, die dann in Chlorzinkjod übertragen wurden, geben die Verdickungen Zellulosereaktion, wenn nach der Behandlung mit Lauge Auswaschen der Schnitte in mit HCl angesäuertem Wasser erfolgte. Nach solcher Behandlung in Chlorzinkjod liegend, wurde der in Fig. 3, Taf. III, abgebildete Schnitt aufgenommen.

Calciumoxalatkrystalle in Cellulosetaschen. Dieses Bild gibt uns Anlaß, kurz noch auf einen in den extramatrikalen Teilen von *Arceuthobium* sehr verbreiteten und auffallenden Inhaltsstoff hinzuweisen, nämlich auf Krystalle von Calciumoxalat. Die Krystalle sind schön ausgebildet und gehören dem monoklinen System an. Sie treten besonders in der Nähe der Leitstränge auf und stehen hier oft in größeren Gruppen beisammen. An Schnitten ohne weitere Behandlung war es schwer zu entscheiden, ob mehrere Krystalle in derselben Zelle vorkommen, oder ob sie als Solitäre einzeln in den Zellen liegen. Volle Klarheit brachte erst ein mit Javelle'scher Lauge behandelter, mit salzsäurehaltigem Wasser ausgewaschener und in Chlorzinkjod übertragener Schnitt. Es zeigte sich dabei, daß jeder Krystall einzeln in einer meist kleinen Parenchymzelle liegt, überdies aber in einer eigenen Membranhülle eingeschlossen ist, die dem Krystall so fest anliegt, daß nach dem Auflösen desselben seine Umrisse erhalten bleiben. Die Umhüllung ist eine Cellulosemembran, die nur einseitig, wo die betreffende Zelle an Tracheiden oder Gefäße anstoßt, teilweise verholzt sein kann. Zwei solche Krystallkammern (nach einem in der beschriebenen Weise gewonnenen Präparat) sind in Fig. 3, Taf. III, links neben den Tracheiden leicht zu erkennen.

Dieselbe Region stärker vergrößert, bringt das Bild Fig. 4, Taf. III, wo man drei der kleinen Zellen, die Krystalle führten, leicht herausfinden wird und in denen man auch die besondere Hülle, die die Form des ausgelösten Krystalles umgrenzt, unterscheiden kann.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Das Endokarp. Ich gelange jetzt zu den Schichten, die zum Endokarp gerechnet werden und die in dem Schema eines Längsschnittes (Fig. 1, Taf. III) als Schleimschicht (*Schl Sch*) und Endokarp (als dickere Linie eingetragen) bezeichnet sind. Aus Gründen, die später erhellen werden, beginne ich mit der letzteren. Diese Schichte ist es, die in den Arbeiten von Johnson und Peirce keineswegs eine richtige Darstellung und Deutung erfahren hat, während sie Skrobischewsky wenigstens ihrem Inhalte nach gut charakterisiert. In dem Referat Famintzin's heißt es: »Die Zellen dieser Schichte, die sich durch bedeutenden Gehalt an Gerbstoffen auszeichnet, sind in zwei bis drei dem Endospermgewebe dicht anliegenden Reihen angeordnet.« Tatsächlich geben diese Zellagen, die einen am Alkoholmaterial gelbbraunen Inhalt führen, auf Eisenchlorid eine deutliche Gerbstoffreaktion, färben sich tintig grünschwarz. Bei stärkerer Vergrößerung findet man sie in Fig. 1, Taf. II (*Endok*) abgebildet, bei schwächerer Vergrößerung sind sie als sackartige Umhüllung in Fig. 2, Taf. III, nur im unteren Teil, ferner in Fig. 4, Taf. II, zu finden.

Johnson und Peirce schreiben dieser Schichte unberechtigt mechanische Schutzfunktionen zu. Ersterer sagt: »Owing to the absence of the integument of the ovule, and consequently of the testa of the seed, the protective funktion of the testa is assumed by the endocarp, which forms a complete envelope to the seed when the latter is forcibly ejected from the dehisced fruit. The endocarp consists of some five layers of cells. All the layers except one, and this the outermost, consist of simple thick-walled cells without contents,[1] parenchymatous at the apex and base, prosenchymatous laterally.« Und Peirce schreibt: »The seed is covered all around with a sclerotic coat from one to three cell-layers thick.« Für *Arceuthobium robustum* macht Mac Dougal die Angabe: »Immediately coating the seed is a layer of globoid cells with thick mucilaginous contents.«

[1] Letztere Bemerkung ist mir rein unverständlich.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Von einem mechanischen Schutz des Samens durch diese Zellschichten kann keine Rede sein, sie als sklerotisch zu bezeichnen noch weniger. Allerdings erscheinen sie ziemlich dickwandig, aber diese Wandungen verquellen sehr leicht im Wasser, es bleibt dann nur eine dünne Membranlamelle um den geronnenen Plasmabelag zurück und leichter Druck genügt, um den Zerfall der Schichte in einzelne Zellen herbeizuführen. Infolgedessen sieht man auch in den ersten Keimungsstadien, daß diese Schichte durch das anschwellende und ergrünende Endosperm gesprengt wird und jenes da und dort durchschimmert.

Als mechanischer Schutz des Samens ist viel wirksamer die äußerste Schichte des Endosperms, die das Aussehen einer Epidermis hat und deren vorgewölbte Außenwandungen stark cuticularisiert sind (vgl. Fig. 1, Taf. II, bei der mit *Cu* bezeichneten Stelle). Wohl werden aber die Zellen des Endokarps einen Schutz gegen Wasserverlust des Embryos bedeuten, schon infolge des Membranschleims ihrer Wandungen, noch mehr aber als Unterlage der eigentlichen Schleimschicht, von der ihnen geringere Reste allseits, in besonderer Mächtigkeit am radikularen Pol, beim Ausschleudern des Samens aus der Beere anhaften bleiben.

Die Form der Endokarpzellen wechselt etwas, entsprechend den Angaben von Johnson, indem sie an den Polen des Sackes, den die Schichte bildet, mehr isodiametrisch erscheinen, in den längsverlaufenden Partien aber mehr längsgestreckt sind, ohne aber die Bezeichnung »prosenchymatous« zu verdienen. Im allgemeinen ließen sich die Zellen hier als plattenförmig, bei vorwiegender Längserstreckung bezeichnen.

Nicht nur in der Form, sondern auch in der Membranbeschaffenheit stellen sich in dieser Schichte Unterschiede ein. Während nämlich der Großteil die besprochenen, zur Verschleimung neigenden Zellwandungen besitzt, ist die Partie, welche dem Grund der Beere genähert ist, durch anderes Verhalten der Zellwand ausgezeichnet. Körperlich hat diese Region die Form einer Uhrschale, sie beginnt da, wo in der Skizze Fig. 1, Taf. III, die mit *Tr M*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bezeichnete Lamelle an das Endokarp, respektive in der Skizze an die vorgelagerten Gefäßbündel, anstößt. Hier würde die von Mac Dougal angewendete Bezeichnung »globoid cells« stimmen. Die Zellen sind hier isodiametrisch, dickwandig, netzförmig verdickt und verholzt. Eine Gruppe solcher Zellen, die wir als Speichertracheiden bezeichnen können, ist in Fig. 5 *b*, Taf. III, nach Zeichnung mit der Camera dargestellt. In Fig. 5 *a* hingegen ist ein Querschnitt in der Höhe der Bezeichnung *Tr M* in Skizze Fig. 1, Taf. III, geführt, veranschaulicht. Die aus Speichertracheiden aufgebaute ringförmige Zone ist grau gehalten (war am Präparat infolge Reaktion auf Verholzung mit basischem Fuchsin und Pikrinsäure rot); in direktem Zusammenhang mit dieser Tracheidenzone stehen die beiden Gefäßbündel (*GB*), die durch den Stiel in die Beere eintreten. Mit *H* ist in der Figur die Höhlung angedeutet, die im Schnitte durch das Ausfallen des ebenfalls angeschnittenen Endosperms entstand. Ich muß noch bemerken, daß diese verholzten Zellen denselben gelbbraunen Inhalt führen wie die übrigen Partien des Endokarps, deren Zellen aus verschleimender Membransubstanz aufgebaute Zellwände besitzen. Wahrscheinlich rührt dies von Resten des Plasmaschlauches her, in denen Gerbstoff gebunden ist.

Zellenkappe über dem Hypokotylende. Anschließend an das Endokarp ist einer Zellbildung zu gedenken, die nur Johnson beachtet hat, bei den übrigen erwähnten Autoren aber weder im Text noch in den Abbildungen angedeutet erscheint. Der Embryo ragt aus dem Endosperm mit dem verdickten radikularen Pol ziemlich weit vor und wird auch hier von den beschriebenen Endokarpzellen mit zur Verschleimung neigenden Wandungen gedeckt. So entsteht eine von den braunen Zellen des Endokarps bekleidete, in die Schleimschichte vorspringende Papille (vgl. Fig. 1 und besonders Fig. 2, Taf. III). Hier findet sich nun, den braunen Endokarpzellen untergelagert, noch eine distinkte Zellengruppe vor, die kapuzenartig den vorspringenden Pol des Embryo (den Scheitel des Hypokotyls) deckt. Diese eigentümliche Bildung ist leicht zu übersehen, selbst dann, wenn die Schnitte gut median

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

geführt sind. Johnson gibt in Fig. 10 einen Längsschnitt durch einen ausgeworfenen Samen wieder, an dem diese Zellenkappe sichtbar ist. Selbe zeigt auch Fig. 5 unserer Taf. II; sie wurde aber erst sichtbar, als aus bestimmten Gründen bei dem vorliegenden Schnitt durch die reife Beere die braune Endokarpschichte wegpräpariert worden war. Johnson hält diese Zellenkappe für einen Rest der Placenta, »ovarian papilla«. Er sagt: »In the ripe fruit, the apical part of the papilla forms a sort of calyptra to the radicle« und an späterer Stelle: »The protective function of the root-cap is apparently assumed by the apical part of the ovarian papilla which forms a conical cap of empty cells cowering the radicle much as the calyptra of the Moss covers the tip of the developing sporogonium.«

Es handelt sich in der Tat um Zellen, die jeden Inhalts entbehren und mehr oder minder zerknitterte Wandungen besitzen. Da diese in konzentrierter Schwefelsäure erhalten bleiben, also verkorkt sein dürften, vermag die Zellenkappe trotz der dünnen Zellwände in der Tat dem Hypokotylende im Samen einigen Schutz zu gewähren. Bei der Keimung wird sie aber mit vorgeschoben und offenbar abgeworfen. Daß die Bezeichnung »Wurzel«, die Johnson für das Hypokotylende gebraucht, obwohl er den Mangel einer Haube hervorhebt, unberechtigt ist, darauf wird an anderem Orte zurückzukommen sein.

Die in Rede stehende Zellenkappe deutet Johnson als einen Rest des Placentarhöckers, seiner »ovarian papilla«. Es ist ohne einen entwicklungsgeschichtlichen Verfolg nicht möglich zu entscheiden, ob diese Deutung richtig oder unrichtig ist. Vergleicht man allerdings die Figur, in der die »ovarian papilla« von Johnson zu der Zeit dargestellt ist, als in ihr die beiden auf die Embryosäcke reduzierten Samenanlagen ihre Eiapparate fertiggebildet haben, so erwächst bei der Kleinheit und Zartheit des Placentarhöckers einiger Zweifel. Man möchte meinen, daß derselbe durch den (oder die) wachsenden Embryosack in ähnlicher Weise bald aufgelöst oder zerstört würde, wie dies bei normalen Samenknospen so häufig mit dem Samenknospenkern, dem Nucellus, erfolgt. Die in Rede

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stehende Zellenkappe könnte wohl auch ein Differenzierungsprodukt gewisser Zellen des Endokarps sein, ein Gegenstück zu den Zellen, die sich am entgegengesetzten Pol zu den geschilderten Speichertracheiden ausgestalten. Allerdings ist im letzteren Falle die Homologie mit den übrigen Endokarpzellen viel deutlicher hervortretend.[1]

Die Schleimschichte des Endokarps. Dem Endokarp gehört auch die Schleimschichte an, welche den Samen, abgesehen vom unteren Pol, ringsum bekleidet. Sie fehlt in jener Region, wo an Stelle der Zellen mit verschleimender Wandung solche von der Art der Speichertracheiden, mit verholzten Membranen, stehen. Von hier ausgehend, nimmt die Mächtigkeit der Schleimschichte nach oben zu und erreicht am oberen Pol die massigste Ausbildung (vgl. Fig. 1 und besonders Fig. 2, Taf. III). Wenn ich hier von der »Schleimschichte« spreche, möchte ich aber damit nicht entschieden haben, daß die Schichte Schleim, die in der reifen Beere tatsächlich vorhanden ist, auch einer gesonderten Zellschichte entspricht. Zwar wird diese Auffassung in allen Arbeiten, welche die Anatomie der *Arceuthobium*-Beeren behandeln, vertreten, doch vermochte ich an den reifen Beeren die volle Überzeugung von der Richtigkeit dieser Anschauung nicht zu gewinnen. Ich gelangte mit einiger Sicherheit zu der Auffassung, daß die Schleimfäden der Schleimschichte ein Bildungsprodukt der daruntergelegenen Zellen des Endokarps sind, also jener Zellen, die Skrobischewsky als »Gerbstoffschichte«,

[1] Der schrittweise entwicklungsgeschichtliche Verfolg des Placentarhöckers, nach der Fertigstellung der Eiapparate in den beiden zur Bildung gelangenden reduzierten Samenanlagen, ist eine der wichtigsten Aufgaben, die bei *Arceuthobium* noch zu lösen bleibt. Möglich erscheint es ja immerhin, daß von ihm auch die Ausbildung des Endokarps erfolgt. Nach Skrobischewsky geht allerdings auch das Endokarp »aus den Wänden des Fruchtknotens« hervor. Dabei bliebe noch immer zu entscheiden, ob es ein Bildungsprodukt der Karpelle ist oder, wie die übrigen Schichten des Perikarps, von der Achsenkupula und den beiden Perianthblättern abstammt. Letzteres erscheint aber unwahrscheinlich.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Johnson als »thick-walled cells without contents« und Peirce als »a sclerotic coat from one to three cell-layers« beschrieben haben, von denen ich aber nachwies, daß sie durch stark quellbare Membranen ausgezeichnet sind und auf Druck leicht auseinanderweichen.

Mit voller Bestimmtheit will ich diese Anschauung übrigens noch nicht vertreten, denn es wäre sehr wünschenswert, sie durch eine entwicklungsgeschichtliche Studie zu stützen, zu der mir vorläufig leider jedes Material fehlt.

Zweifelsohne ist die Schleimschicht gewissermaßen die Seele des Mechanismus der *Arceuthobium*-Beere und verdient schon deshalb eine genauere Erforschung. Ihrer Enträtselung stellen sich aber, wenigstens bei Mangel entwicklungsgeschichtlich verwendbaren Materials, große Schwierigkeiten entgegen. Die Figuren, welche die Arbeiten von Johnson und Peirce enthalten, stellen nur Teilstücke der Schleimfäden dar und können keineswegs als Beweise gelten, daß die letzteren selbständige Zellen sind. Die zwei Tafeln Skrobischewsky's konnte ich, wie erwähnt, leider nicht einsehen. Bei ihm ließe es sich am ehesten vermuten, daß er den Gegenstand auch entwicklungsgeschichtlich verfolgt hat. Dies deshalb, weil selbst in dem Referat Famintzin's die Schleimschichte etwas breiter behandelt erscheint und einiges auf entwicklungsgeschichtlichen Verfolg hinweist. Sie wird als vierte der von außen nach innen von Skrobischewsky unterschiedenen Schichten angeführt und heißt es von ihr: »4. Die Schicht biscuitartiger, stark in die Länge gezogener und fächerartig die letzte Schicht der Fruchthülle umringender Zellen. »»Die Zellen dieser Schicht erleiden die beträchtlichsten Veränderungen bei der Umbildung des Fruchtknotens in die Fruchthülle. Sie unterliegen bald dem Verschleimungsprozeß, infolgedessen sich die Zellen voneinander trennen, ihre Membranen sich lösen und manche Zellen zu langen Fäden heranwachsen. Der Verschleimungsprozeß bemächtigt sich aber nur gewisser Schichten der Zellwand. In jeder Zelle verbleibt die innere Schicht unverändert und zerfällt mit der Zeit, ohne zu

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

verschleimen, in spirale Streifen, welche zarten Spiralfedern gleichen.

Endlich bilden sich die Zellen der vierten Schicht in eine Viscinmasse um, welche eine Menge spiralfederartiger, schlangenförmig gewundener Fäden enthält. Die äußeren Enden dieser Fäden sind frei, d. i. getrennt von den Zellen der angrenzenden äußeren Schicht; die inneren dagegen sind den Zellen der inneren Schicht der Fruchthülle fest angeschmiegt.«[1]

Insbesondere den Ausdruck »biscuitartige Zellen« kann ich mit meinen Beobachtungen in keinen Einklang bringen. Man möchte auf ein Jugendstadium der Zellen schließen, merkwürdigerweise findet sich aber bei Johnson ein Hinweis auf derartige Ausbildung gerade da, wo er von den völlig ausgewachsenen Zellen spricht. Er sagt: »When fully developed the cavities of the cells have each a very thin layer of parietal protoplasma enclosing a large quantity of cell-sap. At each end the cavities of the cells are dilated.« Nun ist freilich ersichtlich, daß Johnson seine Angaben keineswegs auf die Wagschale legt. Er schreibt den Zellen (Schleimfäden) einen beträchtlichen Gehalt an Zellsaft zu, hat aber nie lebendes Material untersucht; er erwähnt eingangs ausdrücklich, daß ihm nur Herbarmaterial und in Alkohol eingelegtes zur Verfügung stand.

Sehr flüchtig streifen die Schleimschichte Mac Dougal und Peirce. Ersterer nennt sie »the expulsory layer« und sagt: »consisting of very long thin-walled cylindrical tubes with their axes parallel to the long axis of the berry at the apex of the seed or variously inclined from this position according to the location, but all so arranged that their longitudinal expansion would tend to force the seed out of the mouth of the sac formed by the berry.« Und weiter, indem er auf die Art, wie der Same ausgeworfen wird, zu sprechen kommt: »During the ripening period the contents of the expulsory layer undergo such chemical changes as to give the contents a very high isotonic coefficient. The consequent

[1] Das unter »» «« Gegebene ist, wie man aus dem Referat Famintzin's entnimmt, eine wörtliche Übersetzung aus dem Original.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

osmotic attraction of water into this layer sets up a turgescence which could not be measured, but which probably amounted to many atmospheres. The steady increase of the turgidity of the expulsory layer brings the tension to the breaking strain of the scission layer, and its sudden and complete rupture permits the full force of the pressure to act upon the seed, sending it to a distance of two or three meters.«

Daß nicht die Turgeszenz der Schleimfäden die Kraft für die Ausschleuderung des Samens liefert, wie Mac Dougal für *A. robustum* annimmt, hat Peirce richtig erkannt. Er sagt: »In *A. occidentale* we see that it is the imbibition of water by the material of cell-walls rather then the osmotic activity of the cell-contents which brings in water; that the water is taken up and held by the swelling gelatine of the walls.« Im übrigen sagt er vorausgehend über »the gelatinous ‚seeds' coat«, wie er die Schleimschicht nennt, nur: »This coat extends nearly around the ‚seed', is absent on the end which is to be forward, when it is thrown out, and is thikest at the top, which will be the bakend in flight.«

Immerhin ist klar, daß sowohl Mac Dougal als Peirce die Schleimschichte als eine besondere Zellschichte auffassen.

Ehe ich nun darangehe, meine Ansicht zu vertreten, daß nämlich die Schleimschichte nicht aus eigenen Zellen besteht, sondern aus haarartigen, aus dem Endokarp hervortretenden Schleimfäden, ist es nötig, auf die Reaktionen dieser Fäden und die Veränderungen, die sie unter Anwendung der Reagentien zeigen, einzugehen.

Fertigt man durch in Alkohol konservierte reife oder der Reife jedenfalls sehr nahe Beeren dünne Querschnitte an, etwa in der Höhe der Bezeichnung *Schl Sch* in Fig. 1, Taf. III, und bringt sie unter völliger Entwässerung in Canadabalsam, so erhält man das in Fig. 1 *a*, Taf. IV, wiedergegebene Bild (Zeiß Oc. II, Obj. *E*, ohne Camera gezeichnet). Die Querschnitte der Schleimfäden erscheinen fest aneinandergefügt und ebenso den Zellen des Endokarps angeschmiegt. Man sieht ein enges, tangential gestrecktes, strichförmiges Lumen, umgeben von einer einigermaßen dicken Wandung. Betrachtet man einen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

solchen Schnitt, den man aus Alkohol in 3prozentige Kalilauge übertragen und dem langsam Wasser zugeführt wird, so bleiben die Zellen ebenfalls dicht aneinander, die Wandung läßt aber unter geringer Quellung zwei Schichten unterscheiden. Eine breitere, weniger dichte Außen- und eine stärker lichtbrechende Innenschicht. Fig. 1 *b*, Taf. IV, gibt das Querschnittsbild eines solchen Schleimfadens. Dicht aneinanderliegend erinnern die Querschnitte durch die Schleimfäden sehr an den Querschnitt eines Bastbündels von *Nerium Oleander*. Bringt man nun solche Schnitte in Wasser, so erhält man das Bild Fig. 1 *c*, Taf. IV. Die äußere Schichte quillt offenbar besonders stark, löst sich auf und die früheren Grenzen zwischen den einzelnen Schleimfäden verschwinden.[1] Auch die innere Schichte quillt, jedoch erfolgt die Quellung nicht in die Dicke, sondern in der Fläche, wodurch das Lumen der Schleimfäden beträchtlich erweitert wird.

An den besonders massig entwickelten Schleimfäden am Scheitelpol des Samens ist das Verhalten etwas anders, hier quillt die Außenschichte stark, ihre Grenze bleibt aber länger erhalten. Die Substanz der Schleimfäden ist hier in einen weniger quellungsfähigen Zustand übergeführt, womit auch zusammenhängt, daß an dem ausgeschleuderten Samen hier eine kompakte Masse erhalten geblieben ist, die wie ein aus dem braunen Samen hervorgetretenes Würzelchen aussieht. Überhaupt ist die Metamorphose der Wandung der Schleimfäden innerhalb der Frucht nach dem Entwicklungszustand und nach den verschiedenen Regionen verschieden weit gediehen, ja sie kann innerhalb des gleichen Schleimfadens lokal Verschiedenheiten aufweisen. Insbesondere kann dies die basale, dem Ursprungsorte des Fadens nahe Partie betreffen, die oft an Quellungsfähigkeit zurücksteht.

Diese Umstände erschweren naturgemäß sehr das Studium der Schleimschichte.

Um die Quellungsgröße einigermaßen zu kennzeichnen, führe ich an, daß an einem dünnen Längsschnitte, in 96pro-

---

[1] Dem in Fig. 1 *a* und *b* Dargestellten entsprechen Bilder, die Peirce auf Taf. III, Fig. 9 und Fig. 10 bringt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zentigem Alkohol liegend, die braunen Zellen des Endokarps und der Schleimschichte eine kaum verschiedene Breite besaßen (5 : 5); nach Zufuhr von Wasser stieg die Breite der Schleimschichte auf das Sechsfache, die des Endokarps hingegen wenig (5·5 : 30). In Wasser quillt die Außenschichte oder löst sich völlig auf; die Innenschichte bleibt, außer wo sie verletzt wurde, noch wenig gequollen und stark lichtbrechend. Diese Innenschichte gibt, so wie die verschleimenden Wandungen der Endokarpzellen, Cellulosereaktion. Ersetzt man nun an dem gleichen Schnitte das Wasser durch Chlorzinkjod, so tritt eine neuerliche Ausbreitung des Schnittes ein. Diese trifft auch die Endokarpschichte und weiters die Schleimschichte; ihre Breiten verhalten sich nun wie 8 : 40. Die Erweiterung der Schleimschichte beruht auf der Quellung der stark lichtbrechenden Innenschichte. Dieser im Wasser noch scharf begrenzte Teil des Schleimfadens nimmt nach Chlorzinkjodbehandlung das Doppelte bis Vierfache an Breite ein. Die früheren Fäden erscheinen nun mehr bandartig[1] und besonders infolge der Cellulosereaktion scharf begrenzt. Von den gelösten Außenschichten ist nichts zu unterscheiden.[2] Doch ist die Substanz der Innenschichte nicht überall auf gleicher Stufe. Die basalen Partien mancher Fäden quellen nicht oder kaum merklich, auch ist die Cellulosereaktion dieser Teile schwach. Auf einem dünneren Stiel befindet sich dann aufsitzend der bandartig verbreiterte Teil.

Die Veränderungen in den Schleimfäden spielen sich nun offenbar während des Reifens der Beeren allmählich ab, speziell die Steigerung des Quellungsvermögens der Außenschichte bis zu ihrer völligen Lösung. Auch sprechen Anzeichen dafür, daß diese Prozesse von unten nach oben fortschreiten. Man findet z. B. in Längsschnitten unten die Schleimfäden schon

---

[1] Tatsächlich sind es zylindrische Schläuche von erweitertem Radius.

[2] An Schnitten, die aus Alkohol unmittelbar in Chlorzinkjod übertragen werden, verquillt die Außenschicht der Schleimfäden zwar auch so, daß die Grenzen der einzelnen Fäden sich verlieren, aber nach außen hin ist an dem Schnitte eine Abgrenzung der durch die Lösung entstandenen Schleimmasse, in der die blauen Fäden der ebenfalls gequollenen Innenmembranen liegen, durch eine leichte Abtönung unterscheidbar.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

isoliert, etwa wie die in Fig. 2, Taf. IV, dargestellten, während sie nach oben noch dicht gedrängt dem Endokarp anliegen. Die Fäden in Fig. 2 sind nach einem aus Alkohol in konzentrierte Kalilauge übertragenen Schnitt gezeichnet. Auf das Bild wird in anderer Beziehung noch später zurückzukommen sein. Ich hege die Auffassung, daß die Außenschichten dieser Fäden schon in der Frucht verquollen, respektive in Lösung gegangen waren und daß durch diese die Isolierung der Fäden bewirkt wurde. Die stark lichtbrechenden, aus Cellulose bestehenden Innenschichten quellen in konzentrierter Kalilauge wenig und behalten ihre scharfe Umgrenzung. Auch in Kalilauge von 3% quellen sie nicht übermäßig, doch wechselt das Verhalten einigermaßen, was wieder von einem jeweils bestimmten Entwicklungsgrad der Substanz abhängig sein wird.

Dort, wo die Innenschichte beim Schneiden verletzt wurde, tritt Quellung ein. Die Fig. 3, Taf. IV, ist nach einem Präparat gezeichnet, dem nach Absaugen des Alkohols, in dem es zunächst lag, 3% Kalilauge zugesetzt wurde und dem endlich seitlich Glycerin zufloß. Der oberste Faden zeigt plötzlich eine Verbreiterung und in dieser Region tritt jene zarte Spiralstruktur auf, die an den Schleimfäden nach Anwendung verschiedener Reagentien sichtbar wird.

Ähnlich wie einer 3% Kalilauge gegenüber verhält sich die innere Schichte der Schleimfäden in Javelle'scher Lauge. Sie quillt wenig und zunächst nur an Stellen stärker, wo Verletzung des Schleimfadens eingetreten war. So skizziert Fig. 4, Taf. IV, einen durchschnittenen Faden aus einem Schnitte, der zunächst in Alkohol lag, dann nach Absaugen dieses mit Javelle'scher Lauge behandelt wurde und endlich in ein nicht ganz konzentriertes Glycerin kam. An der Abbruchstelle trat Quellung ein und dieser Teil zeigte zart angedeutet Spiralstruktur.

An Präparaten, die ursprünglich mit Javelle'scher Lauge behandelt wurden, werden, nach längerem Liegen in Glycerin ohne Abschluß, durch die Wasseraufnahme auch die früher ungequollenen Schleimfäden in den gequollenen Zustand übergeführt. Fig. 5 und 6, Taf. IV, zeigen zwei solche kürzere

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fäden, wie derartige am untersten Ende der Schleimschichte sich finden, dort, wo sich der Übergang zu den tracheidenartigen Endokarpzellen vollzieht.

Die Bilder sind einem Präparat entnommen, das durch einen tangentalen Anschnitt der Endokarpschicht gewonnen war. Der Schnitt wurde mit Javelle'scher Lauge behandelt, der braune Inhalt der Endokarpzellen zerstört; darauf wurde die Lauge durch Glycerin ersetzt. Scharf treten nur die Innenhäutchen der Endokarpzellen hervor. Anscheinend aus der Zwischensubstanz entspringen die Schleimfäden, die in dem größten Teil ihres Verlaufes gequollen sind. Stellenweise ist aber diese Quellung unterblieben, was auf lokale Verschiedenheiten des Zustandes der Substanz hinweist. Die Quellung betrifft, wie nochmals hervorgehoben sei, nur die Innenschichte, die Außenschichte muß schon vorher in Lösung gegangen sein.

An dem Schleimfaden in Fig. 6 fällt die Bildung seitlicher Aussackungen auf; eine rechts neben der Ansatzstelle, eine am Ende des ersten Viertels seiner Länge. Ausnahmsweise sah ich gabelartige Teilung auch an der Spitze eines Schleimfadens, ähnlich etwa einer heterozerken Schwanzflosse eines Fisches.

An den gequollenen Strecken tritt die zarte Spiralstruktur hervor, die nur als Ausdruck der mycellaren Struktur aufgefaßt werden darf, vergleichbar der Streifung, keineswegs als Verdickung, wie Johnson[1] schreibt. Noch viel weniger ist die diesen Spiralen von Peirce[2] zugeschriebene mechanische Bedeutung gerechtfertigt. Interessant war mir die Beobachtung, daß an einem

---

[1] »The wall presents thickening in the form of a spiral«.

[2] Peirce sagt p. 103 von den ausgeschleuderten Samen: »With the slow loss of water which takes place as the air dries, these long cells (die Schleimfäden), attached at their tips to whatever the »seed« has struck, and at their bases to the firm sclerotic coat, contract, shorten. Owing to the spiral thickening of the inner cellulose wall, the shortening of these cells pulls the »seed« closer and closer, and attaches it more and more firmly to whatever it has struck.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Querschnitt durch die reife Beere, der zunächst (wegen Prüfung der Collenchymschichte) mit 50% Kalilauge gekocht worden war und nach dem Auswaschen in Chlorzinkjod übertragen wurde, die ebenfalls durchschnittenen Schleimfäden in zarte, ringartige Scheibchen zerfielen. Es handelte sich um kurze Fadenstücke von der Dicke des gemachten Querschnittes. Erhalten war natürlich nur die aus Cellulose bestehende Innenschichte. Diese zerfiel nun in Ringelchen, die geldrollenartig aneinandergereiht waren, beim Lüften des Deckglases aber auch isoliert werden konnten. Auch kurze, spiralige Streifchen wurden gesehen.[1]

Nunmehr will ich zu den Beobachtungen übergehen, die mir dafür zu sprechen scheinen, daß die Schleimfäden keine selbständigen Zellen sind, sondern nur Ausstülpungen der äußersten Lage von Endokarpzellen.

Zunächst sei erwähnt, daß es mir nie gelang, in den Schläuchen auch nur die geringste Spur eines Plasmarestes nachzuweisen, was besonders an den mit Chlorzinkjod behandelten Präparaten zu erwarten gewesen wäre. Ich kann also die vorliegende Angabe Johnson's nicht bestätigen, der sagt: »When fully developed the cavities of the cells have each a very thin layer of parietal protoplasm enclosing a large quantity of cell-sap.« Was den Zellsaft betrifft, habe ich schon früher festgestellt, daß Johnson nur mit Herbar- und Alkoholmaterial gearbeitet hat, sich also von der »large quantity of cell-sap« kaum überzeugen konnte.

An guten Schnitten, die allerdings schwer zu erhalten sind, glaube ich ferner wiederholt und sicher das Ausgehen der Schleimfäden von den Endokarpzellen gesehen zu haben. Der photographischen Reproduktion solcher Präparate stellten sich allerdings große Schwierigkeiten entgegen. Sie liegen einmal in dem Gewirre, das die Schläuche bilden und ferner in ihrer großen Labilität, die schon bei einer schwachen Verschiebung des Deckglases zur Zerstörung

[1] Man vergleiche das p. 201 gegebene Zitat Skrobischewsky's; die Angaben über die Spiralstruktur sind bei diesem viel besser mit dem Tatsächlichen im Einklang.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des Bildes führen kann. Ein Übertragen in ein festeres Medium vertragen die Präparate schon gar nicht.

Eine photographische Aufnahme von bescheidenem Wert ist nur die in Fig. 6, Taf. II, vorliegende. Das Präparat, ein in Chlorzinkjod liegender Schnitt, war aber besser als das Bild, insofern letzteres die einzelnen Endokarpzellen nicht differenziert. Die Zellen der äußersten Lage des Endokarps (an den Längsseiten des Sackes, den das Endokarp bildet) schieben ihre Enden etwas schnabelartig vor, wie es an den Fig. 2, 3 und 7, Taf. IV, besser ersichtlich wird. Inmitten der Fig. 6, Taf. II, ist nun hakenartig die direkte Fortsetzung einer Endokarpzelle zu sehen, die offenbar einem Schleimfaden entspricht. Aus irgendeinem Grunde ist seine normale Entwicklung unterblieben, die allen Schleimfäden in seiner Nachbarschaft beschieden war. Diese erschienen durch Quellung der Innenschichte als breite, blaue Bänder.

Auch Fig. 7, Taf. II, ist nach einem in Chlorzinkjod liegenden Schnitte aufgenommen. Es handelt sich um eine Gruppe von Endokarpzellen, die am oberen Pol des Samens, wo die mächtige, schopfartige Häufung der Schleimfäden auftritt, lag. Die in der Mitte befindlichen Endokarpzellen schienen sich nun unmittelbar in die Schleimfäden fortzusetzen. Leider erscheinen im Bilde die Endokarpzellen zu wenig differenziert.

Das Ausgehen der Schleimfäden von den Endokarpzellen ist noch an einer Reihe guter Schnitte beobachtet worden; von einigen solchen wurden Skizzen angefertigt. So war in dem Präparat, dem Fig. 3, Taf. IV, entstammt, für die links liegende Zelle die Sache wohl sicher. Der betreffende Schnitt war aus Alkohol in 3% Kalilauge übertragen und wurde später seitlich Glycerin zugeführt. Der fragliche Faden blieb im basalen Teil ungequollen, erst in einiger Entfernung davon erscheint er verbreitert und zeigt die zarte Spiralstreifung (die Fäden entsprechen nur der resistenteren Innenschichte, die Außenschichten sind ohne sichtbare Grenze verquollen). Sehr wahrscheinlich ist der Ursprung auch der beiden anderen gezeichneten Fäden ein gleicher.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ein ähnliches Bild ist in Fig. 2, Taf. IV, gegeben, von einem Schnitte, der aus Alkohol in konzentrierte Kalilauge übertragen war und wo wieder seitlich Glycerin beigefügt wurde. Hier ist bei der obersten Zelle der Übergang der Endokarpzelle in den Schleimfaden deutlich. Der Austritt der Schleimfäden erfolgt stets am akralen Ende der Endokarpzellen, das nach dem den Embryo enthaltenden Pol des Samens gewendet ist. Doch ist es wahrscheinlich, daß aus der gleichen Zelle auch mehrere Schleimfäden den Ursprung nehmen können, und zwar dürfte dies bei den den oberen Samenpol deckenden Endokarpzellen vorkommen. Dort sind die Zellen mehr isodiametrisch und unregelmäßig in mehrere buckelartige Vorsprünge ausgezogen. Von diesen dürften die Schleimfäden ausgehen. Wenigstens in einem Falle glaube ich sicher zwei solche, von derselben Zelle abgehend, gesehen zu haben. Noch sei auf Fig. 7, Taf. IV, hingewiesen. Von dem schnabelartig vorspringenden Ende einer Endokarpzelle geht ein Fadenstück ab, das in einen zarteren, cilienartigen Teil ausläuft. Offenbar handelt es sich um einen durch den Schnitt abgetrennten Teil eines Schleimfadens.

Noch ein Punkt scheint mir im Sinne meiner Deutung zu sprechen. Während nämlich die peripheren Enden der Schleimfäden mit Leichtigkeit freiliegend und isoliert zu finden sind, so ist das nicht der Fall mit den basalen Enden. Und doch möchte man erwarten, daß dies öfter vorkommen müßte, wenn die Schleimfäden wirklich eigenen Zellen entsprächen; dies umsomehr, als die Zellen des Endokarps, wie ich zeigte, sich durch Druck leicht isolieren lassen. Schon Skrobischewsky betont (vgl. das früher Zitierte) den festen Zusammenhang der basalen Teile der Schleimfäden (nach ihm Zellen) mit dem Endokarp. Dieser feste Zusammenhang wird verständlich, wenn die Schleimfäden nur Ausstülpungen der Endokarpzellen sind.

Wie schon früher gesagt, bedarf die hier vorgetragene Ansicht über das Zustandekommen der Schleimschichte noch der Stütze durch eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Es ist ja kein Zweifel, daß die anatomische und entwicklungsgeschichtliche Klarlegung des Zustandekommens

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Schleimschichte ungewöhnliche Schwierigkeiten bietet und ein besonders kritisches Arbeiten fordert.

Eine in gewisser Beziehung der meinen verwandte Auffassung scheint Baillon in einer Schrift vertreten zu haben, die mir leider nicht zugänglich war. Sie findet sich bei Johnson zitiert[1] und eine Anzahl Sätze scheint dieser wörtlich übersetzt zu haben, da er sie unter Anführungszeichen bringt. So: »The most external cells of the ovule grow rapidly an produce projecting papillae on the originally naked surface of the nucellus. These cells soon become long viscid hairs which fill the cavity of the pericarp and have a double spiral on their walls.« Es ist ja kein Zweifel, daß Baillon irrt, wenn er diese Bildungen dem Ovulum zuschreibt, denn die beiden Ovula sind ja bei *Arceuthobium* auf die Embryosäcke reduziert, lassen keinen Nucellus unterscheiden. Doch macht es den Eindruck, als ob seiner Mitteilung gesehene, entwicklungsgeschichtliche Stadien zugrunde lägen. Wenn dem so ist, so möchte man schließen, daß das Endokarp samt der Schleimschichte aus dem Placentarhöcker hervorgeht, den ja Baillon als einziges Ovulum der weiblichen Blüte ansah. Es bleibt ja eben, worauf schon hingewiesen wurde, die entwicklungsgeschichtliche Herkunft des Endokarps noch klarzulegen. Auf Grund des Gesehenen möchte ich wenigstens soweit schließen, daß dieses sicher ein Produkt der Fruchtblätter ist, während das übrige Perikarp in der Hauptsache aus der Achse und den beiden Perianthblättern aufgebaut wird. Ich komme darauf noch bei Besprechung der Parthenokarpie zurück.

Das Trennungsmeristem. Ausgenommen Skrobischewsky, der auf die mechanischen Einrichtungen im Aufbau der Beere, die zum Ausschleudern des Samens führen, überhaupt nicht eingeht, findet sich bei allen übrigen Autoren das Vorhandensein einer Trennungsschichte am Grunde der Beere erwähnt. Es sind aber einige Differenzen in den An-

[1] Baillon, Fleur femelle de l'Arceuthobium. in Assoc. Franc. Clerm., 1876, p. 495, t. 6.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gaben vorhanden und bedürfen diese wie die gegebenen Bilder besonders in einer Hinsicht der Richtigstellung.

Sehr kurz gefaßt sind die Angaben Mac Dougal's:[1] »The base of the berry is joined to the stalk by a scission layer several cells in thickness.« Und etwas später sagt er: »The scission layer appears to cut into the mucilaginous layer or at least very nearly so in the mature berry.«

Kaum mehr sagt über die Trennungschichte Peirce.[2] In Beziehung auf sein in Fig. 3 gegebenes Schema eines Längsschnittes durch die Beere heißt es: »At the line *c—d* is the so called abscission layer, a single row of very thin-walled cells (Fig. 6) laying between masses, above and below, of thick gelatinous-walled cells.«

Etwas eingehender behandelt Johnson den Gegenstand. Nach diesem besteht die Trennungsschichte aus einer horizontalen Platte von sehr dünnwandigen Zellen, 8 bis 10 Reihen der Höhe nach umfassend. Seine Vermutung, daß sie »very probably by the meristematic activity of a single layer of cells« hervorgeht, wird wohl zutreffen und dürfte die Angabe bei Peirce, die Trennungsschichte bestehe nur aus einer Zellage, darauf zurückzuführen sein, daß er eben ein von der Reife noch ferner liegendes Objekt untersucht hat. Klar äußert sich Johnson auch dahin, daß das Gewebe oberhalb des Trennungsmeristems stark verschieden ist von dem unterhalb, was richtig ist und von Peirce abweicht, der ober- und unterhalb »thick gelatinous-walled cells« als vorhanden angibt. So nennt Peirce das eigenartige Collenchymgewebe (vgl. unsere Fig. 1, Taf. III), das aber nach oben und unten in der Beere scharf begrenzt auftritt.

In dieser Hinsicht und in bezug auf den meristematischen Charakter des Trennungsgewebes stimme ich mit Johnson überein. Als Meristem ist es durch die Kleinheit und Zartwandigkeit seiner Zellen und durch die auffallend großen Zellkerne gekennzeichnet, die, nach einem Tinktionspräparate (Hämatoxylin nach Corazzini), in Fig. 2, Taf. II, in der mit *r*

[1] A. a. O., p. 171.
[2] A. a. O., p. 102.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bezeichneten Region sichtbar werden. Zellagen sind hier etwas weniger vorhanden als Johnson angibt, sie hätten sich bis zur vollen Reife der Beere aber noch vermehren können. In einer anderen Hinsicht sind aber die Angaben Johnson's irrig und ebenso seine beigegebenen Bilder. Er sagt nämlich, daß die Gliederung zwischen Stiel und Beere an der Oberfläche der Frucht durch eine Rinne (by a circular horizontal groove) angezeigt werde, in die er auch das Trennungsmeristem verlaufen läßt. Nicht nur in seiner schematischen Fig. 9 eines Beerenlängsschnittes, sondern auch im Detailbilde Fig. 11, in dem an einem Längsschnitte das Meristem und die nach oben (Collenchym) und unten (gewöhnliches Parenchym) anschließenden Gewebe gezeichnet sind, ist das so dargestellt. Den gleichen Fehler zeigt auch die schematische Fig. 3 bei Peirce.

Tatsächlich ist das Verhalten gerade gegensätzlich. Die Lage der Meristemzone ist nach außen durch einen konvex vortretenden Ring gekennzeichnet, der auch an Alkoholmaterial deutlich erkennbar ist und der in den Bildern Fig. 2, Taf. III, Fig. 4 und Fig. 2, Taf. II, als hervorgewölbter Bogen deutlich erkennbar ist.[1] Die irrigen Angaben Johnson's beruhen wohl darauf, daß er die Sache an Herbarmaterial untersucht hat; beim Trocknen werden die zarten Zellen des Meristems und die ebenso zarte, dasselbe deckende Epidermis schrumpfen und wird an Stelle des Ringes eine einspringende Rinne zustande kommen.

Nicht nur in der Dünnheit der Membranen, die relativ auch die Außenwandung und ihre Cuticula zeigt, schließen sich die Epidermiszellen an der Ringoberfläche dem meristematischen Charakter der Gewebelamelle, welche sie decken, an, sondern auch durch ihre ebenfalls großen Zellkerne. In radialer Richtung erscheinen sie gestreckt und fällt ihnen so der wesentliche Anteil an der Bildung des Ringwulstes zu. Entfernt erinnert derselbe an

[1] Das Trennungsgewebe erwähnt Skrobischewsky zwar nicht, aber bei Besprechung des collenchymatischen Gewebes sagt er richtig: »welches bis zum unteren Teile der Fruchthülle, in der Nähe des ringförmigen, an der Grenze der Frucht und des Fruchtstieles gelegenen Wulstes reicht.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den Annulus der Kapseln mancher Laubmoose, bei denen dieser auch etwas vorspringt, wie bei *Grimmia* und *Pothia*.[1] Eine Schleimbildung scheint aber in den Epidermiszellen des Ringwulstes nicht zu erfolgen.

Noch in anderer Hinsicht scheint Johnson über das Trennungsmeristem im Unklaren geblieben zu sein. Seiner Beschreibung nach möchte man vermuten, daß die »horizontal plate of extremly thin-walled cells« durch den ganzen Querschnitt des Beerengrundes hindurchgeht. In Wirklichkeit hat aber dieses Meristem die Form eines Hohlringes, es zieht sich nur durch das Mesokarp unter der Collenchymschichte und trifft dann auf die meist schon desorganisierten Parenchymlagen des Mesokarps. Dieser Verlauf ist besonders gut in Fig. 4, Taf. II, zu verfolgen. Man sieht die Meristemplatte rechts und links gewissermaßen den Grund der Schleimschichte erreichen, was auch Mac Dougal offenbar meint, wenn er sagt: »The scission layer appears to cut into the mucilaginous layer or at least very nearly so in the mature berry.«

Die durch das Meristem gebildete Trennungsschichte erhält aber dadurch gewissermaßen eine Fortsetzung, daß sie an zerknitterte Zellen anschließt, die, in der Form einer flachen Uhrglasschale, dem hier unten aus Speichertracheiden aufgebauten Endokarp unterlagert sind. Sie erscheinen als eine zartfaserige Schichte und kommen als an die Meristemschichte anschließende Zone auch in dem relativ schwach vergrößerten Längsschnitte, Fig. 2, Taf. III, zur Geltung.

Die Mechanik der explosiven Beeren. Mit den mechanischen Einrichtungen der Beere von *Arceuthobium* befassen sich außer Skrobischewsky alle im Vorhergehenden genannten Autoren. In groben Zügen ist ja der Mechanismus sofort verständlich. Man erkennt ohneweiters die Bedeutung der am Grunde der Beere befindlichen Tren-

[1] Dihm, Untersuchungen über den Annulus der Laubmoose. Flora, 1894, 79. Bd., p. 286; vgl. die Fig. 20 und 22, Taf. VIII.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nungsschichte und wird sich klar, daß in ihrem Innern eine kräftige Spannung erreicht werden muß, die endlich zum Zerreißen der Trennungsschichte und im selben Moment zur Ausschleuderung des Samens aus der so entstandenen Öffnung führt.

Sowohl aus den Ausführungen Mac Dougal's über die Beobachtungen an *Arceuthobium robustum* als aus jenen Peirce's an *A. occidentale* geht es ferner hervor, daß die Explosion ohne äußeren Anstoß erfolgen, aber durch Erschütterung beschleunigt und außerordentlich gefördert werden kann. Nach Mac Dougal ist die Explosion von einem gut hörbaren, scharfen Knacken (sharp click) begleitet und beide Autoren, und besonders Peirce schildern anschaulich, wie auf Erschütterung eines Astes, der mit reifen Beeren behangene *Arceuthobium*-Pflanzen trägt, eine förmliche Fusillade momentan einsetzt, da nahezu alle Beeren sofort platzen und ihre Geschosse, die Samen, nach allen Richtungen verschießen.

Über die Art des Zustandekommens der Spannung in den Beeren gehen jedoch die Ansichten auseinander; Mac Dougal und Peirce stimmen nur darin überein, daß sie von der Schleimschichte ihren Ausgang nimmt und daß diese eine besondere Zellschichte ist. Aber Mac Dougal ist, wie die schon p. 202 zitierte, maßgebende Stelle erweist, der Ansicht, daß die Turgeszenz in den Zellen der Schleimschichte die spannende Kraft darstellt, während Peirce sie in die Quellung ihrer Wandungen verlegt (vgl. das Zitat p. 203).

Abweichend wieder sucht Johnson das Zustandekommen der Spannung zu erklären. In erster Linie sieht er eine solche durch das rasche Wachsen des Samens und ein nicht ebenbürtiges des Perikarps gegeben. »...the developing seed, which is also causing considerable pressure on the pericarp« und weiter: »The seed comes to have a relation to the pericarp similar to that of the protoplasma to a cell-wall in a turgid cell.« Diese Spannung werde dann wesentlich erhöht durch die mächtige Schichte der Schleimzellen, führe endlich zum Durchbruch an der schwächsten Stelle, in der Trennungsschichte (the meristematic zone) und zum Aus-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schleudern des Samens. Dabei sollen die Schleimzellen am peripherischen Ende durchrissen werden und: »The cell-sap of these cells escapes and gives to the viscid walls a more sticky consistency, by which the seed is enabled to adhere to the host-branche on which it may fall.«

Man wird aus dieser Darstellung nicht recht klar, ob sich Johnson die Verstärkung der Spannung durch die Quellung der Wandungen oder durch Turgeszenz[1] der Schleimzellen entstehend denkt. Übrigens ist daran zu erinnern, daß Johnson kein lebendes Material benützt und gesehen hat und er nur bemüht ist, auf Grund seiner Untersuchung sich eine Vorstellung über den Mechanismus der Beere zu bilden. Da ist nun die Ansicht, daß die Schleimfäden durchrissen werden und ihr Zellsaft den Schleim verdicke, jedenfalls irrig. Mir stehen Präparate spontan ausgeschleuderter Samen zur Verfügung. An diesen sieht man in der den Samen umgebenden Schleimhülle neben durchrissenen Schläuchen zahlreiche intakte, die so wie der in Fig. 6, Taf. IV, abgebildete aussehen. Das scheinbar weite Lumen solcher Schläuche kommt, wie wir im Vorausgehenden gesehen haben, nur durch Quellung der Membranen zustande, von denen übrigens nur die innerste Lamelle erhalten blieb. Daß die sehr labilen Schleimfäden beim Auswerfen teilweise durchrissen werden und besonders dann zerreißen, wenn man die Samen von einem Objekte, dem sie anhaften, ablösen will, ist verständlich.

Meine eigenen Untersuchungen führen zu dem Ergebnis, daß die Quellung der Wandungen der Schleimfäden der maßgebende, die hohe Spannung in der Beere erzielende Faktor ist, wobei es zunächst belanglos ist, ob die Schleimfäden eine besondere Zellschichte sind oder ob sie, was ich bis zu einem gewissen Grad der Wahrscheinlichkeit vielleicht dargelegt habe, nur Auswüchse der äußersten Zellage des Endokarps sind. Ich stimme also

---

[1] Auf letztere scheint deutlicher wohl der Satz (l. c., p. 158) der Zusammenfassung hinzuweisen, der lautet: »The seed is covered by the endocarp, the most external layer of which consists of viscid cells, which are severed at their peripheral (distal) ends at ejection of the seed.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

im wesentlichsten mit Peirce überein und kann zudem diese Auffassung experimentell stützen. Es gelingt nämlich auch an Alkoholmaterial von reifen Beeren die Ausstoßung der Samen zu erzielen, wobei natürlich von einer Mitwirkung turgeszierender Zellen keine Rede sein kann und die wirkende Kraft nur in der Quellung der Schleimschichte liegt.

Nimmt man reife, in Alkohol gelegene Beeren und macht einen Querschnitt in der Höhe des Wulstes, der die Lage des Trennungsmeristems anzeigt, legt dann die nun stiellose Beere in eine Schale mit Wasser, so wird man nach Verlauf einer Viertelstunde etwa den Samen aus der Beere ausgestoßen finden. Der Schnitt hat dem Wasser den Zutritt zur Schleimschichte und so ihre Quellung ermöglicht.

Auch ich war anfänglich der Ansicht, daß außer der Quellung der Schleimfäden auch Turgeszenz von Zellen an der Spannung in der Beere Anteil hat. Verdächtig war mir in dieser Hinsicht das großzellige Parenchym unter der eigenartigen Collenchymschichte. Seine voluminösen Zellen sind gewissermaßen papillös nach innen vorgewölbt und man hat selbst bei Alkoholmaterial noch den Eindruck, daß sie unter starker Turgorspannung standen (vgl. Fig. 2, Taf. III). Daß ihr Turgor aber für den Endeffekt nicht maßgebend ist, erhellt daraus, daß sie in manchen Beeren, und zwar meist, schon ehe der Same ausgeworfen wurde, weitgehend desorganisiert und zusammengefallen erscheinen. Dies kann auf scheinbar gleichen Stadien recht verschieden weit gediehen sein. In der Beere, von der Fig. 2, Taf. III, einen Längsschnitt wiedergibt, war das großzellige Parenchym noch ungewöhnlich vollständig erhalten, während in jener, von der Fig. 8, Taf. IV, gewonnen wurde, nur die dem Collenchym unmittelbar anliegende Schichte einigermaßen erhalten war. In einer dritten Beere war in der unteren Beerenhälfte schon gar nichts mehr von diesem Parenchym zu sehen.[1]

[1] In solchem Falle, insbesondere wenn der Schnitt in Wasser liegend oder nach längerem Liegen in Glycerin betrachtet wird und die Schleimschichte quellen konnte, scheint diese allerdings unmittelbar bis an das Coll-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Und doch scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß dem in Rede stehenden Parenchym eine nicht unwichtige Rolle zugewiesen ist. Ich vermute, daß ihm die Rolle der Wasserspeicherung zufällt; das hier gespeicherte Wasser reißen die quellenden Schleimfäden an sich, sei es, daß sie durch ihre beginnende Quellung die Parenchymzellen erdrücken, oder daß ihre verschleimte Außenmembran osmotisch den Zellsaft der Parenchymzellen, zunächst dieselben gewissermaßen plasmolysierend, an sich zieht und die fortschreitende Quellung endlich die Zellen zusammenpreßt. In der Tat findet sich nicht nur unterhalb des Samens eine schon früher erwähnte (vgl. p. 214), fädig-filzig aussehende Lage, die aus zusammengefallenen Zellen hervorgegangen ist, sondern auch seitlich, dem Collenchym anlagernd, sind ähnliche Zellenreste häufig zu sehen.

Es ist auch verständlich, daß in der Beere, deren Mechanismus genügenden Wasservorrat fordert, Einrichtungen getroffen sind, die einen solchen zu geeigneter Zeit sichern. Dies um so mehr, als durch die zwei zarten Gefäßbündel, welche in die Beere eintreten (vgl. Fig. 1 und 5 *a*, Taf. III), die Zufuhr von Wasser nur allmählich erfolgen kann. Wir haben ja auch schon andere Einrichtungen, die mit der Wasserspeicherung im Zusammenhang stehen, kennen gelernt. Ich erinnere an die große Menge von Speichertracheiden, welche die Bündelendigungen und Auszweigungen in der oberen Beerenhälfte begleiten (Fig. 3, Taf. III) und an jenen Teil des Endokarps, der aus Speichertracheiden aufgebaut wird (Fig. 5, Taf. III).

Die Schleimschichte stellt also gewissermaßen das Pulver unseres Explosionsmechanismus dar.[1] Sie liefert aber nicht nur die zu erzielende nötige Span-

---

enchym zu reichen. So erklärt sich vielleicht die Angabe Peirce's für *A. occidentale*, daß die Collenchymschichte unmittelbar an die Schleimschichte grenzt (l. c., p. 102); das großzellige Parenchym wird von ihm gar nicht erwähnt.

[1] Der Vergleich mit dem Pulver einer Patrone stimmt nur zum Teil; in einer Hinsicht ist eine Beschränkung nötig, auf die später zurückzukommen sein wird.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nung, sondern ist gleichzeitig auch ein geeignetes Schmiermittel, damit das Geschoß, der auszuwerfende Same, ohne Reibungswiderstand entlassen wird.

Auf die einem Geschoß ähnliche Form des Samens hat insbesondere Mac Dougal hingewiesen: »The seed has the form of a modern rifle bullet, conical at the basal end and truncate at the apical end, with a general cylindrical outline.« Das stimmt, nur ist zu bemerken, daß dieses Geschoß umgekehrt gelagert die Beere verläßt, im Gegensatz zu einer Kugel, die aus einer Büchse verschossen wird.

Der Vergleich des Beerenmechanismus mit einer Patrone liegt nahe. Wir haben insbesondere die zurückbleibende Beerenwandung mit einer ausgeschossenen Patronenhülse verglichen (vgl. p. 190 und Fig. 5 *a* und *b*, Taf. I). Mac Dougal sagt: »The entire arrangement is that of a mortar cannon«, zieht also den Vergleich mit einem Geschütz. Diese Vergleiche sind bildlich zulässig, dem Wesen des Mechanismus werden sie aber nicht gerecht. Ein Geschützrohr, eine Patrone, haben eine starre Wandung, eine Deformation derselben darf nicht stattfinden. Die Beere von *Arceuthobium* hat eine elastische Wandung und ihre Form und ihre Dimensionen werden vor dem Schuss und während desselben geändert. Und gerade diese Dehnbarkeit und Elastizität der Wandung stellt einen wesentlichen und wichtigen Konstruktionsteil des Mechanismus vor. Als solcher funktioniert offenbar das eigenartige, schwach verkorkte Collenchym. Es erfährt und verträgt, wie der Augenschein lehrt, eine beträchtliche Dehnung; eine solche erfolgt sowohl in der Längs- als in der Querrichtung. Das Bestreben, letztere zu überwinden, führt zur Sprengung der Trennungsschichte,[1] löst aber gleichzeitig den plötzlich ermöglichten Ausgleich der Längsdehnung aus; dieser Ausgleich der

[1] Die zwei zarten Leitbündelchen, welche dieselbe durchsetzen, werden wohl mit Leichtigkeit durchreißen. Dafür, daß sie atrophieren, wie Johnson sagt, ist kein Anhaltspunkt gegeben.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Spannungen stellt auch das eigentliche Treibmittel dar, das die Ausschleuderung des Samens besorgt. Der Schleim wird dabei keinen oder verschwindenden Anteil haben, hauptsächlich nur als Schmiermittel von Bedeutung sein; seine Aufgabe war in erster Linie die, den nötigen Spannungszustand herzustellen.

Die Rolle des Collenchyms kann mit der der elastischen Zugbänder einer Schleuder verglichen werden und der ganze Mechanismus ist als eine eigenartig konstruierte Schleuder zu bezeichnen.

Hier wird die Beschränkung ersichtlich, die nötig ist, wenn man die Schleimschichte der Beere mit dem Pulver (Explosivstoff) eines Geschützes oder einer Patrone vergleicht. Das Pulver erzeugt durch die Vergasung sowohl die nötige Spannung als den Trieb für das Geschoß. In der *Arceuthobium*-Beere sind Spannung und Treibkraft verschiedenen Elementen zugewiesen; für die Herstellung der ersteren dient die Schleimschichte, das Treibmittel liefert das elastische, gespannte Collenchym.

Die wichtige Aufgabe, die dem Collenchym zufällt, ist in den früheren Arbeiten kaum gestreift[1] und in keiner das Collenchym speziell hervorgehoben.

Das Vorkommen von Parthenokarpie bei Arceuthobium Oxycedri.

Unter den zur Untersuchung gelangten Beeren meines Materials fand sich eine, die äußerlich normal aussah, die sich aber bei Zerlegung in Längsschnitte als keinen Samen führend erwies. Die Gewebe, die sonst am Aufbau der Beere teilhaben, waren normal vorhanden, nur fehlte alles, was bei *Arceuthobium* den Samen darstellt; außer dem Embryo und dem Endosperm, somit das Endokarp, differenziert in die Zellen mit

[1] Am deutlichsten ist dies bei Johnson der Fall, wo es heißt »This zone (Trennungsschichte) is torn in two horizontally, the elasticity of the stretched pericarp comes in to play, the »seed« is forcibly ejected.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ziemlich dicker, schleimiger Wandung und die eigentliche Schleimschichte. Beim Schneiden löste sich der Stiel in der Trennungsschichte ab, in der Mediane klaffte eine Längsspalte, die sich nach oben zu, wo etwa in Fig. 8, Taf. IV, der massige Schopf der Schleimfäden liegt, zu einer größeren Lücke erweiterte. Sehr stark entwickelt zeigte sich das großzellige, dem Collenchym unterlagerte Parenchym (mächtiger noch als in Fig. 2, Taf. III) und ihm anschließend fanden sich zarte Parenchymmassen, teilweise desorganisiert, ihrem Charakter nach jenen gleichend, die in Fig. 8, Taf. IV, unter dem Narbenteil sichtbar sind und auch in der parthenokarpen Beere in diesen übergingen. Hier lagen offenbar Reste der Karpelle vor, die in der reifen Beere im unteren Teile bereits desorganisiert zu sein pflegen.

Auch Johnson beschreibt einige Beeren, die parthenokarp zu nennen wären, verwendet aber erklärlicherweise diesen Ausdruck nicht.[1] Ihn interessiert die Sache auch aus einem ganz anderen Grund und er benützt sie, um gegen die von Baillon vertretene Anschauung, daß das Endokarp samt der Schleimschichte ein Bildungsprodukt des Nucellus sei (als solchen faßte er den Placentarhöcker, Johnson's »ovarian papilla« auf), zu polemisieren.

Die von Johnson beschriebenen Beeren zeichneten sich durch auffallende Schmalheit aus, es fehlte Embryo und Endosperm, das Endokarp samt der Schleimschichte (the viscid cells were comparatively well-developed) war aber entwickelt. »It was of interest to find all the spezialised accessory modifications in the fruit, while the essential parts, embryo and endosperm, were quite absent.«

In diesem Falle wären also parthenokarpe Beeren mit taubem Samen vorgelegen und es könnten also parthenokarpe Beeren von zweierlei Art bei *Arceuthobium* unterschieden werden: samenlose und tauben Samen enthaltende.

---

[1] Der Terminus »Parthenokarpie« ist von Noll erst 1902 eingeführt worden, Johnson's Abhandlung erschien aber 1888/89.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tatsächlich kommen auch parthenokarpe Früchte beiderlei Art vor, freilich ob bei einer und derselben Pflanzenart in häufigem Wechsel, ist mir nicht bekannt. Noll[1] hat bei seinen parthenokarp gezogenen Gurken nur in einer »eine völlig taube und leere Samenhülle«, die aber »wohlgestaltet« war, gefunden, alle übrigen enthielten keinen einzigen Kern. Daraus würde man schließen, daß innerhalb der Art doch große Neigung besteht, nur einerlei parthenokarpe Früchte zu erzeugen.[2]

Ich hege aber etwas Zweifel, ob in den von Johnson beschriebenen Beeren tatsächlich Parthenokarpie vorlag. Ich selbst fand nämlich eine ähnliche Beere mit etwas schwächlich entwickeltem Endokarp samt Schleimschichte, aber auch einem leicht übersehbaren Rest des Endosperms, der aus einem der Längsschnitte herausfiel. Solches könnte nun auch Johnson geschehen und ihm dieser Rest entgangen sein. In derartigen Fällen wäre es aber möglich, daß die Samenanlage Resultat einer Befruchtung ist und erst nachträglich Verkümmerung des Embryos und Endosperms erfolgte.[3] Kurz, als sicherer Fall einer Parthenokarpie erscheint vorläufig nur die von mir beschriebene samenlose Beere.[4] Ob es sich dabei um vegetative oder stimulative Parthenokarpie handelt, ist natürlich vorläufig nicht zu entscheiden.[5]

---

[1] Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenokarpie) bei der Gurke (Sitzungsber. der Niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1902. p. 9).

[2] Auch die Ergebnisse, die G. Tischler's Abhandlung: »Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten« (Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. LII) bringt, scheinen im gleichen Sinne zu sprechen: bei *Ficus Carica*, *Ananassa sativa* (bestimmte Rassen) Bildung tauber Samen, bei *Musa sapientum*, *Mühlenbeckia platyclados* Degeneration der Samenanlagen, ohne zur Bildung einer Samenschale zu schreiten.

[3] Allerdings kann trotz vorhandener Endospermbildung auch Parthenokarpie gegeben sein, wie das aus der zitierten Abhandlung Tischler's für *Ficus Carica* und *Ananassa sativa* hervorgeht.

[4] Auf das Vorkommen von Parthenogenese bei *Arceuthobium* zu schließen, liegt zur Zeit kein Anlaß vor.

[5] Vgl. Hans Winkler, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche (Progressus rei botanicae, Bd. II. Jena 1908, p. 393).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die widersprechenden Angaben über die Blütezeit des *Arceuthobium Oxycedri* (einerseits August, September, andrerseits Februar bis April) erklären sich durch den Mangel einer streng eingeengten Blüteperiode. Einzelne Blüten können zu recht wechselnder Zeit auftreten, der Höhepunkt des Blühens fällt aber entschieden in den September und Oktober.

Ein Abwurf der Sprosse nach dem Blühen und Fruchten erfolgt bei *Arceuthobium Oxycedri* weder bei den männlichen noch bei den weiblichen Büschen; sicherlich ist es wenigstens keine normale Erscheinung. Die Sprosse können offenbar lange leben und zeigen ein deutliches, wenn auch langsam erfolgendes Dickenwachstum des Holzkörpers.

Es wird eine eingehende Darstellung des histologischen Aufbaues der explosiven Beeren gegeben, da die bisherigen Untersuchungen sich nur als beiläufige Darlegung der anatomischen Verhältnisse erwiesen und manche Gewebe verkannt worden sind.

Von Interesse ist der Nachweis einer leichten, aber durch alle spezifischen Reaktionen bestätigten Verkorkung eines Collenchyms, dem im Mechanismus der Beere größere Bedeutung zukommt.

Mehrfach ist in der Beere Vorsorge zur Wasserspeicherung getroffen. In ihrem oberen Teil verzweigen sich die beiden in dieselbe eintretenden Gefäßbündel und zeigen reichlich Speichertracheiden angelagert. Auch die Zellen des Endokarps sind im untersten Teil als Speichertracheiden ausgestaltet. In den Parenchymen der Beere scheint ein gummiartiger Stoff gelöst zu sein, der wasserhaltend wirken dürfte und das großzellige Parenchym innerhalb der Collenchymschichte ist wohl spezifisch als Wassergewebe zu betrachten, das zur Zeit der Reife das Quellwasser für die Schleimschichte abgibt.

Die Parenchymgewebe von *Arceuthobium* sind in der Beere, wie überhaupt, reichlich oxalsauren Kalk führend. Die schönen Krystalle gehören dem monoklinen System an, treten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einzeln in kleineren Parenchymzellen, diese häufig in Gruppen auf. Jeder Krystall ist von einer aus Cellulose bestehenden Wandung taschenartig umhüllt.

Das Endokarp besteht aus einer mehrschichtigen Lage von Zellen mit dickeren, zur Verschleimung neigenden Wandungen, die sich auf Druck leicht voneinander trennen, und der aufgelagerten eigentlichen Schleimschichte. Mechanische Schutzfunktion und Sklerotisierung der Wandung sind ersteren Zellen fälschlich zugeschrieben worden.

Die Schleimschichte wird von allen Autoren, die sich bisher mit der Anatomie der Beere befaßten, als eine besondere Zellschichte angesehen. Hier wird die abweichende Ansicht vertreten, daß die Schleimfäden nur haarartige Auswüchse der untergelagerten Endokarpzellen seien. Diese Auffassung wird durch Anführung von Beobachtungen weitgehend gestützt, aber immerhin zugegeben, daß zur vollen Sicherstellung noch ein entwicklungsgeschichtlicher Nachweis wünschenswert bleibt.

Es wird gezeigt, daß das Trennungsmeristem zwischen Beere und Stiel, seiner Lage nach mit einem nach außen konvex vorspringenden Ringwulst zusammenfällt. Es entspricht einer Ringschichte und reicht unter dem Collenchym bis an die Schleimschichte, erhält dann gewissermaßen eine Fortsetzung in zerknitterten Zellen, die dem Endokarp untergelagert sind. So durchzieht eine Platte wenig widerstandsfähiger Elemente den Querschnitt am Grunde der Beere.

Die Spannung in der Beere wird durch das Quellen der Wandungen der Schleimfäden bewirkt; daß Turgor dabei nicht in Betracht kommt, wird dadurch bewiesen, daß auch in Alkohol aufbewahrte Beeren ihren Samen auswerfen, wenn sie, nach Anfertigung eines Querschnittes in der Höhe des Trennungsmeristems, in Wasser gelegt werden.

Die Mechanik der explosiven Beere ist folgende: Die Schleimschichte liefert die Spannung und zugleich ein geeignetes Schmiermittel, damit das Geschoß (der Same) ohne Reibungswiderstand austritt. Ein anderer, wichtiger Konstruktionsteil liegt in der Dehnbarkeit und Elastizität der Wandung und ist offenbar in dem eigenartigen Collenchym gegeben.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die beträchtliche Dehnung, die dieses in der Längs- und Querrichtung erfährt, führt zunächst zur Sprengung der Trennungsschichte, löst aber gleichzeitig den plötzlich ermöglichten Ausgleich der Spannung aus. Dieser Ausgleich stellt auch das eigentliche Treibmittel dar, das die Ausschleuderung des Samens besorgt.

Wie man sieht, klappt der gezogene Vergleich des Beerenmechanismus mit einem zur Entladung kommenden Geschütz oder einer Patrone nicht. In diesen Fällen erzeugt der Explosivstoff durch die Vergasung sowohl die nötige Spannung, als auch den Trieb für das Geschoß; in der *Arceuthobium*-Beere sind Spannung und Treibkraft verschiedenen Elementen zugewiesen.

Die Rolle des Collenchyms kann mit der der elastischen Zugbänder einer Schleuder verglichen werden und der ganze Mechanismus ist als eine eigenartig konstruierte Schleuder zu bezeichnen.

Zur Beobachtung gelangte auch eine samenlose, parthenokarpe Beere von *Arceuthobium*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Eine weibliche Pflanze mit reifen Beeren auf einem Zweigstück des *Juniperus communis*. Basal ist die Hypertrophie des tragenden Astes erkennbar. Vergr. $1^1/_2$.

Fig. 2. Einige beerentragende Sprosse, aufsitzend einem Aststücke von *Juniperus communis*. Nat. Gr.

Fig. 3. Trieb einer männlichen Pflanze mit offener Blüte (↙) auf dem Stamme von *Juniperus communis*. Etwas vergr.

Fig. 4. Hexenbesenartige Bildung, hervorgerufen durch das auf dem *Juniperus* schmarotzende *Arceuthobium*. In der Mitte unten ist der Parasit gut sichtbar.

Fig. 5. Eingetrocknete Reste von Beeren, aus denen der Same zur Zeit der Reife ausgeschleudert worden war. Solche finden sich massenhaft im Spinnengewebe, das die von *Arceuthobium* befallenen *Juniperus*-Sträucher durchzieht. *a* von vorn gesehen, *b* von der Seite. Vergr. $2^1/_2$.

Tafel II.

Fig. 1. Partie aus einem Querschnitte durch die reife Beere, etwa in der Höhe von *Schl Sch* in dem Übersichtsbilde Fig. 1, Taf. III. *Ep* = Epidermis, *gr z P* = großzelliges Parenchym, *Schl* = Schleimschichte, *Endok* = Endokarp, *Cu* = Äußerste Zellage des Endosperms, von Epidermischarakter, mit stark cuticularisierten Außenwänden. *E* = Endosperm. Vergr. 180 (Schnitt aus Alkohol in Glyceringelatine).

Fig. 2. Teil eines Längsschnittes durch die reife Beere, die nach außen bei *r* ringförmig vorspringende Trennungsschichte zeigend, in der die mit Hämatoxylin gefärbten Zellkerne hervortreten. Oberhalb derselben das eigenartige Collenchym (*Co*), unterhalb Gewebe des Beerenstieles. Die klecksigen schwarzen Partien entsprechen teils dem Endokarp, teils zerfallenem, großzelligen Parenchym (links). Vergr. 180.

Fig. 3. Teil eines Querschnittes durch einen alten Beerenrest; solche Reste sind in Fig. 5, Taf. I, abgebildet. Man sieht die Epidermis und das gut erhaltene Collenchym. Vergr. 180.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 4. Längsschnitt durch die untere Partie der Beere, das ringförmige Vorspringen der Zone, in der das Trennungsmeristem sich entwickelt, zeigend, und die Lage dieses gegenüber dem in U-förmiger Umgrenzung erscheinenden Endokarp. Die Schleimschichte kommt auf dem Bilde nicht zur Geltung. Vergr. 60.

Fig. 5. Aus einem Längsschnitte durch die reife Beere herauspräpariert; der obere Teil des Endosperms mit dem Embryo. Dieser zeigt die reduzierten Keimblätter und das aus dem Endosperm hervorragende Ende seines Hypokotyls. Letzteres ist von einer eigentümlichen Zellenkappe bedeckt, die in der Regel unter dem Endokarp versteckt bleibt. Vergr. 84.

Fig. 6. Teil eines Längsschnittes durch das Endokarp, der in Chlorzinkjod lag, mit anhaftender Schleimschichte. Das Endokarp läßt die einzelnen Zellen nicht erkennen, tritt als dunkelgraue Masse unten hervor. Die Innenschichten der Schleimfäden, die in Chlorzinkjod blau werden, sind erhalten geblieben, die Außenschichten waren schon früher verquollen.

Aufgenommen wurde das Präparat wegen des gewissermaßen unentwickelt gebliebenen Schleimfadens, der in der Mitte des Bildes liegt und ersichtlich von einer Endokarpzelle ausgeht. Es stützt dieses Bild die in der Abhandlung vertretene Auffassung, daß die Schleimfäden dem Endokarp entspringen und nicht besondere Zellen sind. Vergr. 320.

Fig. 7. Partie eines Längsschnittes durch das Endokarp in der Region, wo es das Hypokotyl des Embryos deckt (vgl. Fig. 1 und Fig. 2, Taf. III). Aufgenommen in Chlorzinkjod liegend. Das Präparat macht stark den Eindruck, als ob die Schleimfäden die unmittelbare Fortsetzung von Endokarpzellen wären (in der Mitte), allerdings ohne absolut entscheidend zu sein. Vergr. 230.

Tafel III.

Fig. 1. Schematische Darstellung eines Längsschnittes durch die reife Beere. Oben ist der Rest der Narbenpapille angedeutet. *Cu* = die stark cuticularisierte Epidermis jenes Beerenteiles, der aus den Perianthblättern hervorgeht. *P* = Parenchym, *Co* = Collenchym, *Gf B* = Gefäßbündel, *Schl Sch* = Schleimschichte, *gr P* = großzelliges Parenchym, *Tr M* = Trennungsmeristem. Vergr. zirka 20.

Fig. 2. Ein der Fig. 1 entsprechender Längsschnitt durch die Beere, nur der oberste Teil fehlend. Man wird leicht die in Fig. 1 bezeichneten Gewebe unterscheiden, nur fehlen die zwei Gefäßbündel, da der Schnitt nicht in der Ebene derselben geführt war. Das Endosperm hat sich links vom Endokarp zurückgezogen. Bei *l* eine Lücke zwischen dem Komplex der Schleimfäden und dem Parenchym, durch Auflösung von solchem entstanden. Präparat aus Alkohol in Glyceringelatine übertragen. Vergr. 37.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 3. Ein Tangentalschnitt durch die obere Partie der Beere, nach Zerstörung des Zellinhaltes durch Javelle'sche Lauge, Auswaschen des Schnittes im Wasser mit HCl-Zusatz, in Chlorzinkjod liegend, aufgenommen. Er zeigt die Speichertracheiden, die als reicher Belag die Gefäßbündel begleiten und in seitlich abzweigenden Gruppen stehen. Links wird man auch die Umrisse ausgelöster Calciumoxalatkrystalle erkennen, die von besonderen Zellulosetaschen umscheidet werden. Vergr. 105.

Fig. 4. Eine Partie des gleichen Schnittes stärker vergrößert, Speichertracheiden und die »Krystalltaschen« zeigend. Vergr. 210.

Fig. 5. *a* Schematische Darstellung eines Querschnittes durch die Beere in der Zone des Trennungsmeristems (*Tr M* in Fig. 1). *H* = Höhlung entstanden durch Wegfall des angeschnittenen Endosperms; *Sp Tr* = die in einer Ringschichte getroffenen Speichertracheiden, zu welchen sich die Zellen des Endokarps in dieser Region ausgestalten; *G B* = Gefäßbündel. Die beiden in die Beere tretenden Gefäßbündel legen sich den Speichertracheiden unmittelbar an. — *b* Einige Speichertracheiden aus *a*. Vergr. 220.

Fig. 6. Eine Zellengruppe aus dem Parenchym im oberen Kapselteil. Schnitt durch Alkoholmaterial in Glyceringelatine. Der eigentümliche gummiartige in Tropfen- und Balkenform oder als vakuoliger Wandbelag erscheinende Inhalt. Vergr. 164.

Tafel IV.

Fig. 1. *a* Stück eines Querschnittes durch das Endokarp und die Schleimschichte eines reifen Samens. Alkoholmaterial, Schnitt in Canadabalsam liegend. Auf die Darstellung der Endokarpzellen wurde weniger geachtet als auf genaue Darstellung der durchschnittenen Schleimfäden. Man sieht sie dicht aneinanderschließend; die entwässerten Membranen nicht übermäßig dick, strichförmig ein Lumen angedeutet (Zeiß Oc. II, S. E., ohne Camera gezeichnet).
b Ein Schleimfaden im Querschnitte. Schnitt aus Alkohol in 3% KHO übertragen, dann langsam Wasser zugeführt. Die Wandung des Schleimfadens läßt zwei Schichten unterscheiden, eine mächtigere äußere, eine innere, stärker lichtbrechende (Zeiß Oc. II, S. D.).
c Bild der Schleimfäden eines Schnittes wie in Fig. 1 *a*; dem in Alkohol liegenden Schnitte wurde Wasser zugeführt. Die äußeren Schichten der Schleimfäden verquellen ohne Grenze, die inneren quellen in der Fläche. Die einzelnen Schleimfäden erscheinen voneinander abgerückt (Zeiß Oc. II, S. D.).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 2. Aus einem Längsschnitte durch eine reife Beere (Alkoholmaterial). Zwei Endokarpzellen und abgehende Schleimfäden. Schnitt aus Alkohol in konzentrierte KHO übertragen. Der oberste Schleimfaden scheint sicher unmittelbar aus einer Endokarpzelle zu entspringen. Die Isolierung der Schleimfäden war schon im Alkohol vorhanden, da schon in der Beere die äußere Schichte vermutlich in Lösung gegangen war. Erhalten ist die innere Schichte, die in konzentrierter KHO kaum quillt (Zeiß Oc. II, S. D.).

Fig. 3. Ein ähnliches Bild wie in Fig. 2. Schnitt ursprünglich in Alkohol, dann wurde 3% KHO zugesetzt und endlich seitlich ein Tropfen Glycerin. Auch hier war der Ursprung eines Schleimfadens aus der Endokarpzelle (links) völlig sicher gegeben. Der Schleimfaden (nur die innere Schichte vorhanden) ist im oberen Teile gequollen und zeigt Spiralstruktur (diese hier und auch in den Fig. 5 und 6 zu derb wiedergegeben; Zeiß Oc. IV, S. D.).

Fig. 4. Stück eines einzelnen Schleimfadens. Schnitt aus Alkohol in Javelle'sche Lauge, diese nachher durch Glycerin ersetzt. An der Abrißstelle stärkere Verquellung der Membran (Innenschichte des Schleimfadens). Zeiß Oc. IV, S. D.

Fig. 5 und Fig. 6. Flächenbild aus einem tangentalen Anschnitt des Endokarps in seiner basalen Region. Der Schnitt kam aus Alkohol in Javelle'sche Lauge, durch welche der Inhalt der Endokarpzellen gelöst wurde. Die Lauge wurde dann durch Glycerin ersetzt, in dem nach und nach Quellung der Fäden eintrat. Erhalten ist nur die Innenschichte, in der die zarte Spiralstruktur auftritt. An einzelnen Stellen ist die Quellung nicht, oder nur mäßig eingetreten. Der Schleimfaden in Fig. 6 zeigt im ersten Viertel des Verlaufes eine seitliche Aussackung. Beide Schleimfäden scheinen aus der Zwischensubstanz der Endokarpzellen, von deren Wänden nur die Innenhäutchen scharf sichtbar sind, zu entspringen. Dies wird leicht verständlich, wenn man die Längsschnittsbilder in den Fig. 2, 3 und 7 vergleicht. An der Basis des Schleimfadens in Fig. 6 war ein Ringelchen mit hellem Punkt in der Mitte erkennbar, vermutlich entsprechend der Austrittsstelle des Schleimfadens (Zeiß Oc. IV, S. D.).

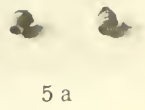
Fig. 7. Einige periphere Endokarpzellen aus einem Längsschnitte. Dieser zuerst in Alkohol gelegen, später mit 3% KHO behandelt, schließlich Glycerin zugesetzt. Am Ende einer Endokarpzelle ein Fortsatz, der schließlich geißelförmig ausläuft. Gedeutet als Rest eines Schleimfadenanschnittes. Der Schleimfaden hat wohl in ähnlicher Weise wie in Fig. 2 und Fig. 3 zu sehen ist, seinen Ausgang aus der betreffenden Endokarpzelle genommen (Zeiß Oc. II, S. D.).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 8. Längsschnitt durch eine reife Beere; Alkoholmaterial, Schnitt in Xylol-Canadabalsam liegend. Das Bild ergänzt jenes von Fig. 2, Taf. III, das aber von einem in Gyceringelatine konservierten Schnitte gewonnen ist. In Fig. 8 ist die obere Hälfte des medianen Längsschnittes ganz zu übersehen. Ein Stück des Endosperms, darin der Embryo. Die Schichten des braunen Endokarps (schwarz), die mächtige Kappe, die am oberen Pol die Schleimfäden zusammensetzen. Gut tritt der Anteil hervor, den die beiden Perianthblätter am Aufbau der Beere haben. Zwischen ihnen die beiden Narbenlappen, unter denen sich einigermaßen das noch erhaltene, den Karpiden angehörige Parenchym verfolgen läßt. Vergr. 44.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

1



5 a

3

4

5 b

2

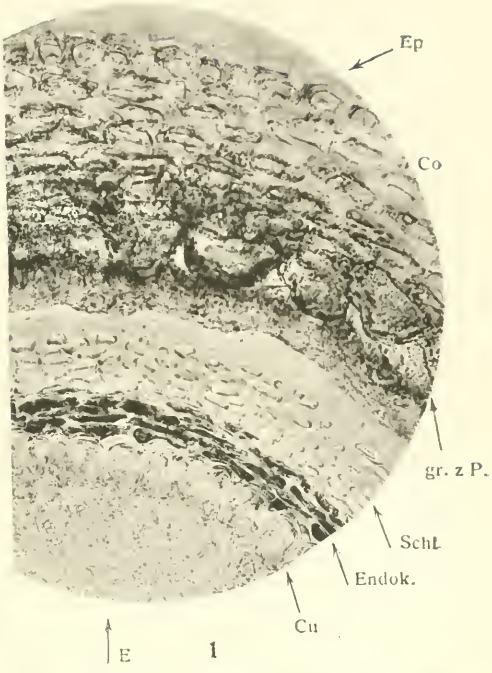
Dr. Marchesetti et Dr. Seeger phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

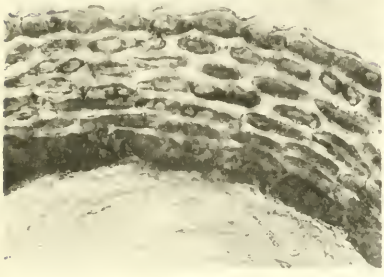
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

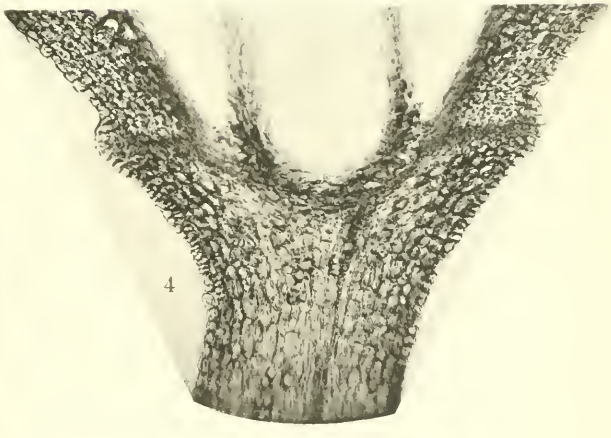
2



1



3



4

5

6

7

Prof. A. Wagner phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

8

3

4

2

6

5

7

Prof. A. Wagner phot., P. Würtele gez. Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 124

Autor(en)/Author(s): Heinricher Emil

Artikel/Article: Beiträge zur Biologie der Zwergmistel Arceuthobium Oxycedri, besonders zur Kenntnis des anatomischen Baues und der Mechanik ihrer explosiven Beeren 181-230