Einige Beobachtungen über das Eindringen der Pollenschläuche ins Leitgewebe.

 ∇ on

Dr. Peter Rittinghaus.

Hierzu Doppeltafel III.

Eine passende Ergänzung zu den Arbeiten von Behrens (2) und Capus (3) über die Anatomie der Narbe, des Griffels und des Leitgewebes der Angiospermen deten die Untersuchungen Dalmers über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen (4). Obschon nun hiermit ein gewisser Abschluss nach dieser Richtung hin erreicht schien, kamen im Verlauf weiterer Untersuchungen über Befruchtung noch verschiedene hierhergehörige Thatsachen an's Licht, die bisher ganz übersehen worden waren; so die von Strasburger (1) gemachte Beobachtung, dass bei einigen Angiospermen, deren Narben Papillen tragen, die Pollenschläuche nicht, wie dies der gewöhnliche und längst bekannte Fall ist, an der Papille, mehr oder weniger dicht angeschmiegt, bis zu deren Basis hinab - und dann intercellular im Leitgewebe weiterwachsen, sondern dass in diesen abnormen Fällen der Schlauch bei der Berührung mit der Papille deren Wandung durchbricht und in dieselbe hineinwächst.

Von Herrn Hofrath Strasburger wurde mir die

dankenswerthe Anregung zu Theil, diese Erscheinung auf ihre Allgemeinheit hin zu prüfen, und in diesem Sinne angestellte Versuche machen den Inhalt vorliegender Zeilen aus. Von einer ganz erschöpfenden Behandlung kann naturgemäss keine Rede sein, immerhin aber glaube ich, einiges zur weiteren Kenntniss und womöglich zur Erklärung dieser Thatsache anführen zu können. Zu dem Zwecke muss ich mir jedoch gestatten, etwas weiter auszuholen.

Sehen wir ab von den Blüthen mit offenem Griffelkanal, wie sie vorzugsweise den Monocotyledonen eigen sind, so ist fast überall das Eindringen des Pollenschlauchs in das Leitgewebe mit der Ueberwindung eines gewissen Widerstandes verbunden: die Schlauchspitze muss die Cuticula der Narben-Epidermis durchbrechen, die Zellen auseinanderdrängen und sich einen Weg zwischen ihnen bahnen. Nur in relativ wenigen Fällen fehlen derartige mechanische Hindernisse, die Narbe stellt dann eine je nach den Umständen verschieden gestaltete Anhäufung gelockerter, oft in Schleim gebetteter Zellen dar¹). Als Beispiel seien hier angeführt:

Chimonanthus fragrans (und ebenso Calycanthus floridus). Die weissen, sehr zarten Griffel kann man ganz als Narbe auffassen, sie besitzen keine Cuticula, zeigen aber in jungen Stadien, mehrere Tage vor dem Oeffnen der Blüthe, noch einen mehr oder weniger festen Zusammenhang ihrer Elemente, so dass sie einem Druck unter dem Deckglase elastisch entgegenwirken. Gegen die Zeit der Anthese beginnen jedoch die Zellen sich derart zu lockern, dass jetzt ein ganz geringer Druck genügt, um die Gestalt des Griffels ganz zu zerstören. Die Folge hiervon ist, dass die Griffel auf der ganzen Oberfläche empfängnissfähig sind, und dass das Pollenkorn, wo es gerade haften bleibt, ungehindert einen Schlauch zwischen die Zellen treibt.

Bei Camellia japonica besteht das Narbengewebe in den empfängnissfähigen (jungen!) Blüthen aus den ge-

¹⁾ Der Satz: "Die äusserste Hautlamelle der Epidermiszellen ist immer cuticularisirt" erleidet hier eine Ausnahme. Vgl. Sachs, Lehrbuch, Seite 99 unten.

lockerten und fächerförmig auseinanderstrahlenden Enden der Griffelzellzüge. Bei behutsamster Anfertigung von Längsschnitten werden stets die peripherischen Zellen aus ihrem Verbande gelöst. Auch hier tritt die Lockerung früh ein, schon in noch völlig geschlossenen Knospen, und benimmt den Pollenschläuchen jede Schwierigkeit des Eindringens.

Lythrum virgatum besitzt mit Primula gemeinsam nicht nur die Heterostylie, sondern makroskopisch auch die Form der Narbe. Anatomisch ist die Narbe von Lythrum vor jener aber ausgezeichnet durch das lockere Gefüge ihres Gewebes. Die dicht büschelförmig auseinander strahlenden Zellreihen tragen an ihren peripheren Enden plump keulige Papillen 1), die alle etwas Chlorophyll enthalten, und hängen hier so lose zusammen, dass in einem Längsschnitt die Zellen wirr durcheinander zu liegen kommen; eine zusammenhängende Cuticula fehlt. Ein aus langprismatischen Zellen bestehendes Leitgewebe nimmt die Schläuche, denen also auch hier so gut wie gar kein Widerstand geboten ist, im Griffel auf.

Diese Beispiele mögen genügen, obschon noch manches ähnliche angeführt werden könnte; ich will nur hinweisen auf Veronica (z. B. Buxbaumii), Rhipsalis, die kleine, vielfach als Zierpflanze anzutreffende Cactee, Sparmannia africana, eine Tiliacee vom Cap, Eschscholtzia californica, Oxalis stricta, Linum flavum, Rubus fruticosus, Clivia nobilis (Amaryllidacee).

Von jenen Fällen eines offenen, freien Narbengewebes vermitteln nun zahlreiche andere, unter diesen sehon Rhipsalis, Linum, ferner Dictamnus fraxinella, Salix caprea, ganz typisch aber Eschscholtzia den Uebergang zu den in überwiegender Mehrzahl auftretenden, mit fester Cuticula umschlossenen Narben, und zwar in der Weise, dass die jungen Narben eine continuirliche, zarte cutinisirte Membran aufweisen, die später durch Resorption ganz oder zum Theil eingeht. Eschscholtzia calif. nämlich trägt auf

¹⁾ Vergl. Behrens, Seite 34, Lythrum Salicaria und Taf. II Fig. 22.

ihrem Griffel zwei längere und zwei kürzere Narbenfäden, welche rings mit Papillen besetzt sind. Der anatomische Bau derselben weicht von dem anderer, äusserlich ähnlicher Narben, wie Convolvulus, ab. Hier sind nämlich die lang-conischen Papillen mit ihrem verjüngten Ende wie eingekeilt in ein parenchymatisches Grundgewebe aus prismatischen Zellen, und zwar in jüngeren Stadien ziemlich fest, später aber ganz locker. In ihrer Jugend sind diese Papillen auch von der der ganzen Narbe gemeinsamen feinen Cuticula überzogen, die indessen bald spontan, d. h. ohne Einwirkung des männlichen Elements lückenhaft wird und unter Quellungserscheinung zum grössten Theil schwindet. Uebrigens kommt ähnliches noch bei manchen anderen Pflanzen vor.

Allen diesen Fällen ist das gemeinsam und muss hervorgehoben werden, dass die Narbe kein Mittel hat, um den Pollenschlauch an seiner Unterlage zu befestigen, dass letzterer vielmehr sich stets ziemlich genau so verhält, wie in einem Griffelkanal, insofern er nämlich frei und ohne festen Halt fortwächst, immer im Besitz einer eigenen derben oder dünneren Cellulosemembran. Häufig sind aber derartige Fälle, wo offenbar für die Sieherheit des jungen Pollenschlauches nur unvollkommen gesorgt ist, wie bereits bemerkt, nicht, und beschränken sich zum Theil auf solche Pflanzen, bei denen die Bestäubung in der noch geschlossenen Blüthe erfolgt (Camellia, Calycanthus, Chimonanthus).

Etwas anderes ist es, wenn tiefer im Griffel das Leitgewebe hochgradig gelockert erscheint: hier sorgt der periphere Griffelcylinder für den nöthigen Schutz des Leitgewebes und des Schlauches, und diesem ist das Vordringen möglichst erleichtert. Wir finden deshalb ein solches Leitgewebe auch ziemlich verbreitet.

Immerhin aber ist ein solides, festes Gefüge des ganzen Leitgewebes das häufigste. Dies scheint mir auch der normale Fall zu sein, denn neben dem Schutz des Pollenschlauches wird hierdurch gleichzeitig auch eine Ersparniss an Cellulose erzielt. In diesen Fällen nämlich ist eine schlaucheigene Membran durchgängig nicht nachzu-

weisen, vielmehr benutzt das Schlauchplasma die vorhan-denen Celluloselamellen, um sich hineinzuhüllen; und wenn auch ein geringer Verbrauch an Cellulose seitens des auch ein geringer verbrauch an Cellulose seitens des Schlauchinhaltes selbst zu decken ist, jedenfalls lässt sich nicht angeben, was an seiner Umhüllung von den Zellen des Leitgewebes und was von ihm herstammt. Wir müssen hier der Schlauchspitze die Fähigkeit einer erweichenden und umgestaltenden Einwirkung auf die fertigen Cellulosewände zusprechen. — Es tritt uns dieses Princip der Sparsamkeit vielleicht häufiger entgegen, als man bisher angenommen zu haben scheint. Auch Strasburger erwähnt, dass selbst in dem lockeren Leitgewebe von Cereus speciosissimus "die entleerten Schlauchtheile so zartwandig sind, dass sie sich nur schwer unterscheiden lassen" (1; Seite 37, 39). Macht man einen Querschnitt durch einen bestäubten Griffel von *Ipomoea purpurea* mit einem ganz typischen Leitgewebscylinder (die Zellwände sind stark gequollen, aber nicht verschleimt, bei schwacher Vergrösserung erscheinen die engen Zelllumina als Punkte in einer glänzenden, stark lichtbrechenden Masse, Fig. 1), so sieht man, wie die voluminösen Pollenschläuche sich in den gequollenen Membranen einen Weg gebahnt und die umgebenden Zellen ganz platt gedrückt haben, und dabei ist ihre Cellulosehülle oft linienfein geworden. Augenscheinlich braucht hier die Fovilla keine Cellulose zu produciren. Um noch ein Beispiel mit typischem Leitgewebe aber ohne verquollene Zellwände anzuführen, wähle ich Cucurbita Pepo. Sieht man sich einen Theil des Leit-aber beim Durchwachsen des Leitgewebes dennoch ein besonderer Celluloseverbrauch stattfinden, so lehrt ein Blick ins umgebende Grundgewebe, dass die grossen Kerne der parenchymatischen Zellen mit grossen Leucoplasten be-haftet sind, und so scheint für etwaigen Verbrauch von Kohlehydraten seitens des wachsenden Schlauches hinlänglich gesorgt 1).

Der Verbrauch an cellulosebildenden Kohlehydraten seitens des Pollenschlauches wird somit stets auf ein Minimum beschränkt, und die Hauptnahrung, deren der Schlauch zum Wachsthum bedarf, sind plasmatische, eiweissartige Stoffe. Diese sind aber auch im Leitgewebe meist in bedeutender Menge angehäuft, und auch Dalmer bemerkt (6; Seite 32): "Jedenfalls lässt sich das Leitgewebe meist schon durch diesen ("metaplasmatischen") Inhalt von den übrigen, ringsumliegenden Gewebeelementen leicht unterscheiden."

Wenden wir uns nach dieser kleinen Abschweifung wieder zu unserem eigentlichen Thema, dem Verhalten der Pollenschläuche auf der Narbe, so sei zunächst bemerkt, dass eine eingehende anatomische Schilderung aller jener Fälle, wo die Narben stets eine mehr oder minder derbe Cuticula tragen, uns hier um so weniger beschäftigen kann, als das Wesentliche hiervon bereits anderswo in Wort und Bild geboten ist (Behrens, Capus). — Uns interessiren des weiteren nur papillentragende Narben mit bleibender Cuticula.

Bei ihnen muss der Pollenschlauch stets die Cuticula durchbrechen, um in's Leitgewebe zu gelangen, und es liegt die Frage sehr nahe, wie der Pollenschlauch mit seiner zarten Spitze dieses anfange und wie der Vorgang verlaufe. Es ist leicht zu constatiren, und auch von vorn herein zu erwarten, dass von einem mechanischen Einstülpen und gewaltsamen Durchbrechen nicht die Rede sein kann, denn dazu fehlt dem Pollenschlauche die nötige Steifigkeit und dem Pollenkorne der erforderliche Halt. Vielmehr ist es eine Lösung, eine Resorption, die hier im Spiele ist; eine andere Frage aber ist die, von wem das lösende Agens ausgeht, ob vom Schlauch oder von der

¹⁾ Im Hinblick hierauf ist die von Fischer (5; Seite 82) aufgeworfene Frage unschwer zu lösen: "ob die Pollenschläuche (von Cuc. nämlich) auch Kohlehydrate von aussen aufnehmen und woher sie dieselben beziehen."

hetreffenden Narbenzelle. Bei Eschscholtzia wurde oben bereits erwähnt, dass den Narben das Vermögen, eutinisirte Membranschichten wieder zu resorbiren, nicht abgeht, und es ist keineswegs ausgeschlossen, dass auf einen vom Pollenschlauch ausgeübten Reiz hin das lebende Gewebe einem eindringenden Schlauche gegenüber eine locale Lösung oder Erweichung der Cuticula bewirken könne, indess zeigt der Augenschein, dass durchweg dem Schlauche, wenn nicht ausschliesslich, so doch wesentlich die lösende Eigenschaft innewohnt. Denn wenn man eine passende, mit Cuticula überzogene und von mehreren Schläuchen durchsetzte Narbe mit concentrirter Schwefelsäure behandelt, so ist es ein Leichtes, in der Cuticula die betreffenden scharf umschriebenen runden Stellen zu erkennen, wo die Schläuche eingedrungen waren. Würde vom darunter liegenden Gewebe eine erweichende und lösende Wirkung auf diese Stelle ausgeübt worden sein, könnte dieselbe sicherlich nicht immer so scharf umschrieben sein, sondern würde auch in der Umgebung eine Quellung und Resorption zeigen. Zudem gelingt es sogar nicht selten, an geeigneten Objecten den Schlauch sammt der Cuticula von der Epidermis abzuzerren, was auf einer engen Verwachsung von Pollenschlauch und Cuticula beruht. In Fig. 11 ist ein solcher Fall von Lychnis dioica skizzirt. Die Verschmelzung zwischen der Cuticula der Papille und der Cellulosemembran des Schlauches ist ganz deutlich zu erkennen, und es leuchtet ein, dass die Lücke in der Cuticula ihre Entstehung nur einer unmittelbaren Einwirkung der Pollenschlauchspitze verdankt. Das lösende Agens ist somit nur im Plasma des Pollenschlauches zu suchen. Ueber die Natur desselben ist einstweilen leider nichts zu eruiren, zumal das einzige uns bekannte Cuticula-lösende Reagens kochende Kalilauge ist. Vielleicht wird man später die Erscheinung durch die Gegenwart eines besonderen Enzyms aufklären können.

Die Durchbrechung der Cuticula geschieht entweder an der Papille selbst, oder an deren Grunde. Ist letzteres der Fall, wächst der Schlauch also frei zwischen den Papillen herab bis zur Basis derselben (ähnlich bei den papillentragenden Lilieen) und durchsetzt hier die Cuticula, so stösst er unmittelbar auf eine Scheidewand zweier Epidermiszellen und wächst in derselben in der bereits geschilderten Weise weiter.

Ist dies jedoch nicht der Fall, löst der Schlauch womöglich schon bei der ersten Berührung mit einer Papille die Cuticula derselben, so tritt eine Reihe von Complicationen ein, die unsere genauere Beachtung verdienen.

Den Uebergang zwischen beiden Kategorien haben wir in solchen Beispielen gegeben, wo der Schlauch an einer Papille oder auch wohl an mehreren zugleich fest anwächst, sozusagen anklebt, ohne die Wandung der Papille irgendwie zu verändern. Erst an der Basis der Papille, auf gradem Wege oder in irgend welchen Krümmungen, angelangt, durchbricht dann der Schlauch die Cuticula, um intercellular weiter zu wachsen. Solche Fälle sind recht zahlreich, als Beispiele seien angeführt: Verschiedene Helleborus-Arten, viele Sileneen, wie Lychnis Chalcedonica, Lychnis coronaria, Stellaria holostea, Silene inflata, S. montana, ferner Gilia tricolor, Clematis integrifolia u. a. m.

Aber die genannten und andere Pflanzen lassen es in vielen Fällen bei manchen Exemplaren mehr oder weniger deutlich erkennen, dass schon an der verwachsenen Strecke der Schlauch eine lösende Wirkung auf die Cuticula ausübt, und bei einer Reihe anderer Pflanzen stellt es sich, wenn man eine grosse Anzahl ihrer Blüthen untersucht, als vorwiegende Regel heraus, dass der Schlauch schon bei der ersten Berührung mit der Papille die Cuticula thatsächlich auflöst und dann sich an die Cellulosemembran eng anschmiegt, auf die bestimmte Strecke sozusagen an die Stelle der Cuticula tritt. Es findet dann allemal eine innige Verwachsung von Schlauch und Papille statt. Hierher gehören beispielsweise die Helleborus-Arten, manche Caryophylleen, Salix caprea u. a. Vergl. Fig. 15 a u. b.

Die Pollenschläuche noch wieder anderer Pflanzen resorbiren die Cuticula auch bei der ersten Berührung mit der Papille, jedoch kaum in grösserem Umfange, als ihr

eigener Durchmesser beträgt. Man hat alsdann das eigenthimliche Bild vor Augen, dass die Spitze des Schlauches sich einen Weg bahnt zwischen der Cellulosemembran der Papille und der Cuticula, wobei letztere natürlich etwas abgehoben wird, auch wenn sich der Schlauch, dem Drucke nachgebend, abflacht. Wie ein solches Object dann aussieht. veranschaulichen die Fig. 6b, 8, 9, 10, 13. Nochmals muss aber hervorgehoben werden, dass allen hier in Rede stehenden Pflanzen, von denen wir noch einige Beispiele genauer erörtern werden, eine gewisse Variabilität hinsichtlich des Wachsthumsmodus der Pollenschläuche zukommt, die in verschiedentlichen Grenzen schwankt, und wodurch oft Erscheinungen hervorgebracht werden, die ganz abnorm zu sein und unvermittelt neben den normalen dazustehen scheinen. Nur das Studium einer hinlänglich grossen Anzahl von Narben giebt in diesen Fällen die richtige Auffassungsweise an die Hand.

Vor allem werden wir zu beachten haben, dass hier fast ausnahmslos eine innige Verschmelzung 1) von Schlauch

¹⁾ Interessant ist es, den Act der Verschmelzung am lebenden Object zu studiren. An einer künstlich bestäubten und nach etwa 1/2 Stunde im Wassertropfen untersuchten Narbe von Silene gallica wollte es der Zufall, dass gerade ein eben getriebener Schlauch auf die Spitze einer Papille stiess und hier mit ihr verschmolz, Fig. 19 a. Nach 10 Min. schon bot sich ein Bild wie 19b; das Lumen des Schlauches hat sich innerhalb der Papille etwas verjüngt. zu bedauern, dass Papille und Schlauch nicht im Profil erschienen und so das gegenseitige Verhalten der Membranen nicht scharf zu erkennen ist. An der nach weiteren 10 Min. sichtbaren Biegung des Schlauches dem Beschauer zu, 19 c, ist indess wohl zu ersehen, dass der Schlauch seinen Weg an der diesseitigen Papillenwand nimmt. Es sei hierbei noch darauf aufmerksam gemacht, dass während der Beobachtungsdauer der Abstand zwischen Kern und Papille derselbe blieb. Wenn Behrens (l. c. Seite 36) dem Schlauch an seiner Basis eine nachträgliche Streckung zuschreibt resp. dieselbe für möglich hält, so muss ich das nach dieser und mehreren anderen Beobachtungen bestreiten; in Behrens' Präparat war jedenfalls das Korn aus seiner natürlichen Lage herausgekommen, von der aus es schon einen längeren Schlauch getrieben hatte, bevor es in's Leitgewebe eindrang. Solche Bilder sieht man unzählig oft. Ein intercalares Wachsthum an der Basis des Schlauches ist unwahrscheinlich und offenbar zwecklos.

und Papille in dem Sinne eintritt, dass eine Grenze zwischen den Membranen der Papille und des Pollenschlauches nicht wahrzunehmen ist. Es macht sich eben hier dasselbe Princip geltend, welches wir schon einmal abstrahiren konnten, nämlich an plastischem Material auf die einfachste Art zu sparen unter gleichzeitiger Festigung und Sicherung des Pollenschlauches.

Ich glaube, einige concrete Beispiele werden am besten zum Verständniss jener Erscheinungen führen, und zwar wird die Anschauung mehr lehren wie viele Worte, weshalb ich besonders auf die beigegebenen Zeichnungen verweise, eine Auswahl aus einer Reihe ähnlicher Beobachtungen.

Convolvulus tricolor L. Der Griffel trägt hier nicht, wie die verwandten Conv. sepium und Ipomoea eine knopfige, wulstige Narbe, läuft vielmehr in zwei rings mit kurzen Papillen besetzte fadenförmige Narbenschenkel aus, von der Länge des Griffels. Die Papillen bilden die Ausstülpungen der Epidermiszellen und sind wie diese mit einer sehr deutlichen Cuticula überzogen; auch ihre Cellulosewand ist relativ dick.

Der Pollenschlauch stösst auf eine Papille, legt sich dieser etwas an, resorbirt die Cuticula und dringt dann, wie man dies an günstigen Objecten unter dem Mikroskop verfolgen kann, zwischen Cuticula und Cellulosewand abwärts. Die Resorption der verhältnissmässig derben Cuticula an der anfänglichen Berührungsstelle vollzieht sich in etwa 3—5 Minuten. Die Folgen dieses Vorgangs sind verschiedene. Bald sieht man den einen Rand der Cuticula wie glatt abgeschnitten, während der andere unkenntlich verschwunden ist und wie die ganze Cuticula dieser Seite als Wand des Pollenschlauches functionirt, Fig. 4. Ein anderesmal sieht man beide Ränder frei abgehoben und den Schlauch nur mit einer kleinen Fläche angewachsen, Fig. 5; oder aber es geht die Cuticula ganz und gar unmerklich in die Pollenschlauchwandung über. Hin und wieder bekommt man die eigenthümliche Erscheinung zu Gesicht, dass der cutinisirte Theil der Papillenwand den Schlauch manschettenförmig umgiebt, Fig. 3.

Alisma Plantago L. Die Papillen der einfachen, einer Gramineennarbe nicht unähnlichen Narbe sind mit einer deutlichen Cuticula bedeckt, haben aber eine ziemlich dünne Cellulosewand. Auch hier bieten sich im Wesentlichen dieselben Bilder wie vorhin, nur scheint hier häufiger die Cuticula vor der Cellulosehaut sich abzuheben; man sieht zuweilen einen Pollenschlauch in dem schleimgefüllten Raum zwischen beiden Membranen an der Basis der Papillen eine Strecke weit fortwachsen, bevor er ins Narbengewebe eindringt. Vor Convolvulus tricolor zeichnet sich Alisma auch durch eine besonders grosse Mannigfaltigkeit der in Rede stehenden Erscheinung aus, ja, hier kommt es oft genug nicht einmal zur Durchbrechung der Cuticula seitens des Pollenschlauchs. Bringt man nämlich die je 15 Griffel oder Narben einiger vorher künstlich bestäubter Blüthen unter das Mikroskop, so ist man ungewiss, ob mehr Schläuche unter die Cuticula gewachsen sind oder ausserhalb sich angeheftet haben. Von den beiden Figuren zeigt 6a einen Fall, wo es fast zweifelhaft ist, ob die Cuticula an der Seite des Schlauches erhalten ist oder nicht, sie ist auf dem optischen Längsschnitt nicht zu erkennen, also jedenfalls gänzlich resorbirt. 6 b zeigt einen Schlauch deutlich zwischen Cuticula und Cellulosewand im optischen Querschnitt. Bemerkenswerth ist hierbei, dass an den beiden schärferen Kanten des abgeflachten Schlauches eine eigene Membran gar nicht zu erkennen ist; die Cuticula ist auf der ganzen Oberfläche der Papille, wie so häufig in völlig reifen Blüthen, abgehoben.

Wie Alisma so zeigen auch manche Sileneen, dass man sich mit der Untersuchung nur weniger Objecte hinsichtlich des Verhaltens der Pollenschläuche auf der Narbe nicht begnügen darf, denn oft zeigt eine Anzahl von Präparaten nichts weiter als einfach angewachsene Schläuche, bis man auf einmal einen typischen Fall des Hineinwachsens unter die Cuticula vor sich hat und dann bei weiterer Untersuchung diese Bilder in verschiedenen Modificationen sich wiederholen sieht.

Während es mir bei den meisten Sileneen nun nicht gelang, das fragliche Verhalten des Pollenschlauchs aufzu-

finden, mit Ausnahme allein eines einzigen Falles bei Silene inflata, zeigte sieh dasselbe recht häufig und ausgeprägt bei Silene muscipula, S. gallica L., S. Armeria L., S. nocturna, Lychnis dioica, Tunica saxifraga und Agrostemma Githago, desgleichen bei Saponaria officinalis L. Der äussere Habitus des Gynaeceums der Sileneen ist als bekannt vorauszusetzen; die fadenförmigen Narben tragen lange, nahezu cylindrische Papillen mit deutlicher Cuticula. Bei genügend reichlichem Material kann man alle Stadien der Verwachsung zwischen Cellulosemembran und Cuticula einerseits und dem Pollenschlauch andrerseits beobachten, man vergleiche Figg. 8, 9, 10, 12—14, 21. Diejenigen Schläuche, welche wirklich die Cuticula durchsetzen, zeigen häufig den Wachsthumsmodus, wie die bisher besprochenen Fälle, Convolvulus und Alisma, und wie sie in Fig. 8 und 9 für Lychnis dioica und Silene gallica dargestellt sind.

Bei den Sileneen tritt uns aber eine neue beachtenswerthe Erscheinung entgegen, die man bei den früheren Objecten nicht oder doch nur sehr undeutlich beobachten kann; sie besteht darin, dass die Cellulosewand der Papille, sobald der Schlauch mit ihr eine Verschmelzung eingeht, weich und nachgiebig wird, und, da der Schlauch unter dem Druck der elastischen Cuticula steht, nach dem Lumen der Papille zu sich einwölbt, Fig. 10. Diese Einwölbung ist in den verschiedensten Stadien zu verfolgen und tritt besonders auf optischen Querschnitten prägnant hervor, Fig. 16. Was aber das Wichtigste ist: sie geht oft so weit, dass die Cuticula wie über eine unverletzte Papille mit gradem Contour über den Schlauch hinweg-läuft und der Pollenschlauch sich somit ganz im ursprünglichen Lumen der Papille befindet. Recht instructiv zeigt dies Fig. 14 von Silene muscipula, da hier derselbe Schlauch zweimal auf verschiedenem Niveau im optischen Querschnitt sichtbar wird, und im unteren Theile ganz in der Papille zu verlaufen scheint.

Verschmilzt ein Pollenschlauch mit einer durch Quellung der Mittellamelle abgehobenen Cuticula, so mag es leicht geschehen, dass infolge der Präparation Bilder entstehen wie Fig. 11.

Bei den Alsineen und anderen Caryophylleen, mit Ausnahme von Saponaria off. scheint es nicht vorzukommen. dass der Pollenschlauch unter die Cuticula der Papillen dringt, wenigstens konnte ich, trotzdem eine möglichst grosse Anzahl von Objecten durchmustert wurde, nur sehr zweifelhafte Fälle zu Gesicht bekommen. Bei Saponaria allein ist die Erscheinung gar nicht selten zu beobachten, weicht aber von den bereits für die Sileneen beschriebenen Typen so wenig ab, dass sie nicht eingehender behandelt zu werden braucht.

Eine besondere Erwähnung scheint mir nur noch Agrostemma Githago unter den Sileneen zu verdienen; ist es doch dasjenige Object, an welchem Strasburger das Eindringen des Pollenschlauchs in die Papille zuerst beobachtete¹). Auch bei dieser Silenee pflegen die Pollenschläuche die Cuticula der Papillen zu durchbohren, welche hier im Verhältniss zu anderen Verwandten ziemlich dünn ist, Fig. 7, 12. Aber auch die Membran aus Cellulose, der die Cuticula gewöhnlich ganz dicht anliegt, ist nur zart im Vergleich mit denen etwa von Alisma und Convolvulus. Auf diesem Umstande mag es auch beruhen, dass die Erweichung der Cellulose ausnahmsweise häufig so weit geht, dass der Pollenschlauch seinen Weg Lumen der Zelle nehmen muss. Strasburger bemerkt, 1. c. Seite 43, dass die Schläuche von Agrostemma Githago nur ausnahmsweise äusserlich an den Narbenpapillen abwärts wachsen, und dies trifft im Allgemeinen auch Trotzdem aber findet man nicht selten Pflanzen, die man vorher künstlich mit dem Pollen andrer Exemplare betäubt haben mag oder auch nicht, wo gerade das Gegentheil der Fall zu sein scheint, dass nämlich die meisten Schläuche ausserhalb der Cuticula bleiben. diese Variabilität der Pflanzen ihren Grund hat, kann ich allerdings nicht angeben, vermuthe aber, dass eine rein individuelle Eigenschaft der betreffenden Pflanzen resp. deren Pollen massgebend ist, denn Versuche entschieden

¹⁾ Neue Untersuchungen, Seite 41 ff.

nichts. Ob ich von den verschiedensten Standorten Pflanzen in reichlicher Zahl entnahm, ob bei trockener Hitze oder einige Zeit nach starkem Gewitterregen, ob ich abgeschnittenes oder ausgerissenes Material in trockener Zimmerluft oder in feuchter Atmosphäre cultivirte und bestäubte: auf das Durchschnittsverhalten der Pollenschläuche auf den Narben schien es von keinem Einfluss zu sein, abgesehen davon, dass im letzten Fall nicht einmal normale Verhältnisse vorlagen; meist sah man die Schläuche mehr oder weniger im ursprünglichen Lumen der Papille, aber was ihr Hineinwachsen erleichtert oder erschwert, blieb ungewiss.

Andere Pflanzen, an denen noch ein Hineinwachsen der Pollenschläuche in die Papillen im angegebenen Sinne beobachtet wurde, sind

die als Zierpflanze bekannte *Polemoniacee Phlox* speciosa, Fig. 18. Die Schläuche sind im Verhältniss zu den Papillen recht voluminös; ferner

Begonia boliviensis und B. discolor, deren Cuticula sehr dünn ist;

Laegante floribunda;

Saxifraga serrata, zeigte die Erscheinung öfter, darunter einen interessanten Fall, den ich dem Leser unter Fig. 20 vorführe. Der Schlauch ist bei a unter die Cuticula gedrungen und dann in neun vollständigen, mehr oder weniger regelmässigen Windungen um das Lumen der Papille herumgewachsen, um dann erst im Narbengewebe zu verschwinden. —

Werfen wir nun zum Schluss einen zusammenfassenden Blick auf die über das Verhalten der Pollenschläuche gegenüber den Narbenpapillen gemachten Beobachtungen, so erkennen wir unschwer eine stufenweise Complication in der Verwachsung beider Elemente; von einem blossen Ankleben des Pollenschlauches an die Papillenwand führen alle Uebergänge durch ein mehr oder minder inniges Verschmelzen der Membranen, mit oder ohne Lösung der Cuticula, hinüber zu der Erscheinung, wo der Schlauch seinen Weg nimmt zwischen Cuticula und Cellulosewandung der Papille und sozusagen keine eigene Wand mehr besitzt.

Diese Thatsache in Verbindung damit, dass die Erscheinungen an den verschiedensten Punkten des Systems sich wiederholen (Alisma-Sileneen-Saxifraga-Convolvulus), und die grosse Variabilität des Vorgangs, wie sie uns bei derselben Species entgegentritt, drängt uns zu der Annahme, dass wir hier eine graduell erworbene Einrichtung vor uns haben, die den Schutz des Pollenschlauches und zugleich Ersparniss an Cellulose, vielleicht auch eine leichtere Ernährung derselben bezweckt¹).

Es ist hiernach jedenfalls nicht richtig, unter dem Hineinwachsen des Pollenschlauchs in eine Papille ein Eindringen zu verstehen, etwa ähnlich dem einer parasitischen Pilzhyphe, so dass man eine cylindrische Zelle in der anderen hätte, ich habe wenigstens keinen derartigen Fall beobachten können. Das einzige Mal, dass ich doch eine Ausnahme constatiren zu müssen glaubte, hatte ich wohl nur einen pathologischen Fall vor mir (Fig. 17), dafür spricht schon der blosse Anblick. In eine Papille von Silene museipula schienen wirklich zwei Schläuche frei und lose eingedrungen und nicht mit der Wand verwachsen zu sein; sie hatten sich unregelmässig erweitert und in mannigfache Windungen gelegt. Allein der Inhalt der Papille war desorganisirt und fast ganz geschwunden, und ich glaube, ein derartiges Eindringen eines Pollenschlauchs in eine Epidermiszelle würde wohl stets deren Tod zur Folge haben.

¹⁾ Dies wird um so wahrscheinlicher, als wir ganz in der Nähe, im Leitgewebe des Griffels, eine analoge Erscheinung: vollständiges Verschmelzen der männlichen Zelle mit denen des weiblichen Empfängnissapparates, mit demselben Zwecke erkennen können.

Literatur.

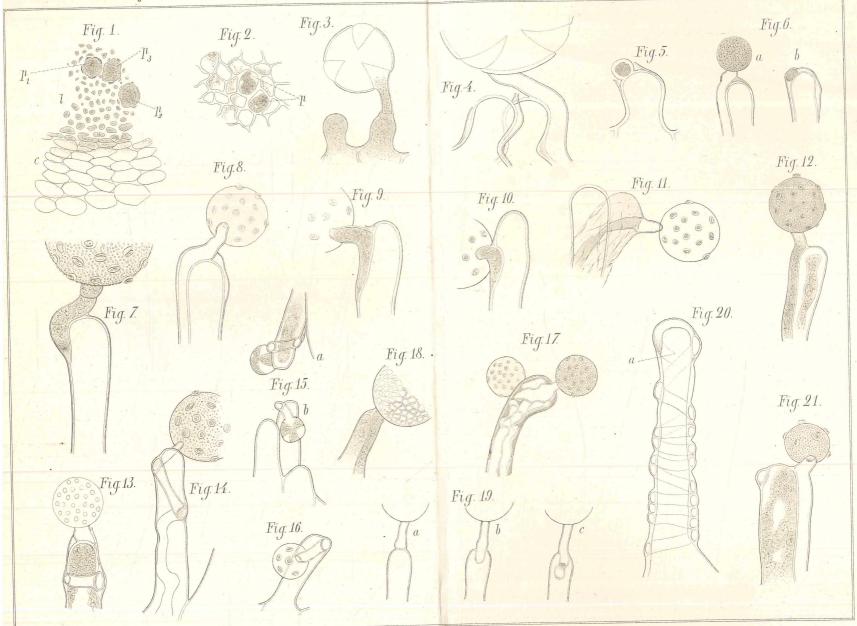
- 1. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen.
- 2. Behrens, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels u. d. Narbe einiger Pflanzenarten. Göttinger Dissert. 1875.
- 3. Capus, Anatomie du tissu conducteur. Ann. scienc. nat. Botanique. 6. Série. VII. 1878.
- 4. Dalmer, Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschrift. Bd. XIV. N. F. VII.
- 5. A. Fischer, Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Berlin 1884.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1 und 2 nach Alkoholmaterial, die übrigen Figg. nach frischen, meist lebenden Objecten gezeichnet. Tingirt wurde nur hin und wieder mit Chlorzinkjod behufs scharfer Darstellung der Cuticula. Die Zeichnungen sind zum grössten Theil mit Immersion entworfen und später verjüngt worden. Der Inhalt in den Papillen und Pollenschläuchen ist der Deutlichkeit halber meist weggelassen.
- Fig. 1. Querschnitt durch den Griffel von Ipomoea purpurea. Deutlich geschieden ist der grosszellige periphere Griffelcylinder c von dem sehr englumigen Leitgewebe 1; p₁, p₂, p₃ sind die Querschnitte dreier Pollenschläuche, p₁, nahe der Spitze getroffen, rund und straff, p₂ etwas höher, p₃ beginnt sich zu entleeren und fällt unter dem Druck der elastischen Umgebung zusammen. Vergr. 410.
- Fig. 2. Stück eines Querschnitts durch das Leitgewebe eines befruchteten Griffels von *Cucurbita Pepo*; p zwei Pollenschläuche im Entleeren begriffen. Vergr. ca. 300.
- Fig. 3. Convolvulus tricolor L. Das Pollenkorn hat einen Schlauch getrieben, der an einer Papille unter die Cuticula dringt und von dieser manschettenförmig umfasst wird. Vergr. 320.
- Fig. 4. Convolvulus tricolor. Der Pollenschlauch hat an der einen Seite die Cuticula der Papille resorbirt und ist an ihrer Stelle mit der Cellulosewand verschmolzen. Auch die Cuticula der anderen Papille ist abgehoben und zum Theil gelöst, vielleicht durch den Einfluss desselben Schlauches.

- Fig. 5. Convolvulus tricolor. Papille im opt. Längsschnitt; ein dickwandiger Schlauch, der im Querschnitt erscheint, hat die Cuticula gelöst und ist mit der Cellulosemembran verschmolzen.
- Fig. 6. Alisma Plantago L. a: Pollenschlauch an Stelle der Cuticula mit der Cellulosewand der Papille verschmolzen, auch
 mit dem freien Rande der Cuticula verwachsen; b: ein
 scheinbar ganz wandungsloser Pollenschlauch wächst zwischen der Cellulosewand der Papille und der abgehobenen
 Cuticula.
- Fig. 7. Agrostemma Githago L. Ein noch ganz kurzer Schlauch dringt zwischen Cuticula und Cellulosemembran abwärts. Die Cuticula, deren Contour und Grenzen gut zu erkennen sind, verschmilzt ganz mit der Wand des Schlauches, ersetzt diese an der einen Seite sogar. Vergr. 390.
- Fig. 8. Lychnis dioica. Ein Pollenschlauch zwischen Cellulosehaut und Cuticula, dieselben als Wandung benutzend. Vergr. 390.
- Fig. 9. Silene gallicα L. Pollenschlauch sich einen Weg bahnend zwischen Cellulosewand und Cuticula der Papille. Die Cuticula an der einen Seite innig mit der Wand des Schlauches verschmolzen, das andere Ende derselhen frei.
- Fig. 10. Silene muscipula. Ein ganz kurzer Pollenschlauch bahnt sich den Weg zwischen Cuticula und Cellulosewandung, mit beiden aufs engste verschmelzend und letztere ins Lumen der Zelle hinein vorwölbend.
- Fig. 11. Lychnis dioica. Ein Pollenschlauch hat seinen Weg zwischen der Cellulosewand und der Cuticula der Papille genommen, ist mit letzterer fest verwachsen (wie am Grunde des Schlauches zu erkennen) und hat sie von der Papille abgestreift.
- Fig. 12. Agrostemma Githago. Ein Pollenschlauch hat die Cuticula der Papille durchbrochen und ist zwischen ihr und der Cellulosemembran abwärts gewachsen, beide als Wandung benutzend. Vergr. 320.
- Fig. 13. Silene muscipula. Ein Pollenschlauch dringt an der Spitze einer Papille unter deren Cuticula und erscheint, die Papille in einer Windung umwachsend, zweimal im opt. Querschnitt, jedesmal die Cuticula von der Cellulosehaut abhebend. Vergr. 320.
- Fig. 14. Silene muscipula. Aehnliche Verhältnisse wie vorhin; der Schlauch, Cellulosewand und Cuticula als Wandung verwendend, drängt erstere stark ins Lumen der Zelle hinein.
- Fig. 15. Salix caprea L. Die Papillen haben nur eine sehr zarte cutinisirte Oberflächenschicht; wo der Schlauch mit der Papillenwand verwächst, resorbirt er sie.

- Fig, 16. Silene Armeria L. Pollenschlauch zeigt sich auf dem optischen Querschnitt stark ins Lumen der Zelle vorgewölbt. Vergr. 320.
- Fig. 17. Silene muscipula. Zwei Pollenschläuche, wie es scheint, im Lumen einer abgestorbenen Papille ihre verschlungenen Wege nehmend. Vergr. 320.
- Fig. 18. Phlox speciosa. Papille und Schlauch im optischen Längsschnitt. Letzterer ist zwischen der Cellulose- und cutinisirten Membran, mit beiden eng verschmolzen. Vergr. 320. ca.
- Fig. 19. Silene gallica L, 3 Skizzen nach einem lebenden Object gezeichnet. Vergl. den Text Seite 113.
- Fig. 20. Saxifraya serrata Han. Papille von einem Pollenschlauch umwachsen.
- Fig. 21. Tunica Saxifraga. Ein Schlauch im opt. Längsschnitt und einer im opt. Querschnitt, beide eng mit der Papillenwand verwachsen.



N. d. Natur gez von P. Rittinghaus.

Lith. Just. v. A. Henry, Bonn.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Verhandlungen des naturhistorischen</u> <u>Vereines der preussischen Rheinlande</u>

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: 43

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

Artikel/Article: Einige Beobachtungen über das Eindringen der Pollenschläuche ins Leitgewebe 105-122