

Zur Biologie des Pollens

Lidforss, Bengt

Published in: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

1896

Link to publication

Citation for published version (APA): Lidforss, B. (1896). Zur Biologie des Pollens. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 29, 1-33.

Total number of authors:

General rights
Unless other specific re-use rights are stated the following general rights apply:
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
 • You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
 • You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Read more about Creative commons licenses: https://creativecommons.org/licenses/

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Zur Biologie des Pollens.

Von

Bengt Lidforss aus Lund.

I. Einleitung.

Auf Grund der Untersuchungen von Kerner wird gewöhnlich angenommen, dass der Pollen der meisten Samenpflanzen durch besondere Einrichtungen gegen den schädlichen Einfluss der atmosphärischen Niederschläge geschützt wird. Das bekannte Platzen der Pollenkörner bei Berührung mit Wasser erscheint ja auch als ein sehr triftiger Grund für das Vorhandensein solcher Schutzeinrichtungen. Freilich ist es den Blüthenbiologen nicht entgangen, dass in vielen Fällen ein Platzen des Pollens im Wasser nicht stattfindet; aber auch für solche Fälle gilt es als festgestellte Thatsache, dass Benetzung einen tödtenden oder wenigstens sehr schädlichen Einfluss auf den Pollen ausübt.

Besonders scharf ist diese Auffassung von Kerner formulirt worden, der sich über diese Verhältnisse folgendermassen äussert¹):

"Es ist also Thatsache, dass, abgesehen von beiläufig 50 Arten, als deren Vorbild der Wasserriemen gelten kann, die Phanerogamen einen Pollen entwickeln, für welchen der Transport und das längere Verweilen unter Wasser schädlich ist. — Auch dann, wenn die Intine nicht platzt, wird doch der Pollen durch die rapide Wasseraufnahme so verändert, dass sein Protoplasma die Befruchtungsfähigkeit einbüsst. Es scheint, dass beim längeren Verweilen der Pollenzellen unter Wasser die darin eingeschlossenen Protoplasten förmlich ersäuft werden.

¹⁾ Kerner von Marilaun, Pflanzenleben II, p. 106.

Soviel ist gewiss, dass die ungeheure Mehrzahl der Pollenzellen unter Wasser verdirbt, und dass schon die Benetzung mit Wasser eine grosse Gefahr mit sich bringt".

Pflanzen, für deren Pollen ein Schutz gegen Regen überflüssig ist, kommen nach Kerner nur in solchen Gegenden vor,
in denen Regenzeiten mit regenlosen Perioden abwechseln, wie
in den Llanos von Venezuela, in den brasilianischen Campos und
vor Allem in dem südlich des Wendekreises gelegenen Theile
von Australien¹). Hier, wo das Aufblühen vieler Pflanzen erst
dann stattfindet, wenn die Regenperiode vorüber ist, finden sich
auch keine besonderen Schutzmittel gegen den Regen: die
Staubfäden der zahlreichen Myrtaceen, Proteaceen und Mimoseen
ragen mit ihren Antheren vollkommen ungeschützt aus den
Blüthen hervor.

Es ist nun aber eine leicht zu constatirende Thatsache, dass Pflanzen mit ungeschützten Sexualorganen auch in den temperirten Zonen vorkommen. In welchem Maassstabe aber derartige Formen sich an der Zusammensetzung der mitteleuropäischen Flora betheiligen, ob sie häufig vorkommen oder seltene Ausnahmen darstellen, ist noch nicht untersucht worden. Die Frage hat doch gewiss ihre Bedeutung; denn wenn es sich herausstellt, dass Pflanzen mit exponirten Narben resp. Staubfäden auch in unserem Klima eine weite Verbreitung besitzen, erhebt sich von selbst eine andere Frage, ob nämlich auch diese Formen einen ebenso empfindlichen Pollen besitzen wie diejenigen, deren Sexualorgane der Einwirkung der atmosphärischen Niederschläge entzogen sind.

Mit diesen Verhältnissen beschäftigt sich die vorliegende Arbeit. Zuerst soll gezeigt werden, dass der Pollen zahlreicher Pflanzen von Wasser gar nicht beschädigt wird, und dann, dass solche gegen Wasser widerstandsfähige Pollenkörner hauptsächlich bei denjenigen Formen vorkommen, deren Staubbeutel und Narben den atmosphärischen Niederschlägen exponirt sind.

¹⁾ Pflanzenleben, Bd. II, p. 107.

II. Literatur.

Der alten, von Bernhard de Jussieu und Needham begründeten Ansicht über die absolute Schädlichkeit der Benetzung für den Pollen ist schon van Tieghem entgegengetreten 1). Der genannte Forscher wies darauf hin, dass es eine grosse Anzahl Pflanzen ("un très-grand nombre de plantes") giebt, deren Pollenkörner in sauerstoffhaltigem Wasser nicht platzen, sondern ganz normale Schläuche treiben. Indessen sind die Angaben von van Tieghem so allgemein und unbestimmt gehalten - von den offenbar ziemlich vielen Pflanzen, auf welche sich seine Arbeit bezieht, werden nur sieben genannt²) -, dass man sich kaum darüber wundern kann, dass seine diesbezüglichen Angaben keine weitere Berücksichtigung gefunden. Uebrigens meint van Tieghem, dass diejenigen Pflanzen, deren Pollen im Wasser keimt, ebenso schutzbedürftig sind wie diejenigen mit platzendem Pollen³), und zwar um eine vorzeitige Keimung des Pollens zu vermeiden4).

Die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äussere Einflüsse ist dann später von Rittinghaus⁵) zum Gegenstand einer ausführlichen Untersuchung gemacht worden. Der genannte Forscher untersuchte die Widerstandsfähigkeit des Pollens theils gegen höhere Temperaturen, theils gegen Antiseptica, Anaestetica, Bromdampf u. s. w., wobei es sich als allgemeines Resultat herausstellte, dass die Pollenkörner in dieser Hinsicht empfindlicher sind wie die Mikroorganismen. Derartige Untersuchungen mögen ja für die Physiologie ein gewisses, obgleich nicht allzu grosses Interesse haben, für die Biologie sind sie jedenfalls be-

Recherches physiologiques sur la végétation libre du pollen et de l'ovule.
 Annales d. scienc. nat. Bot., 5e série, t. XII, 1872.

²⁾ Diese Pflanzen sind: Narcissus Pseudonarcissus, Fritillaria imperialis, Salix caprea, Primula sinensis, Viola odorata, Cannabis sativa, Ricinus communis, Nymphaea alba. Für die drei letztgenannten kann ich die Keimung in destillirtem Wasser bestätigen.

³⁾ I. c., p. 317.

⁴⁾ Auf diesen Punkt komme ich im Folgenden zurück.

Ueber die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äussere Einflüsse.
 Inaugural - Dissertation , Bonn 1887.

langlos, da wohl in der freien Natur noch nie ein Pollenkorn durch Chloroformirung zu Grunde gegangen ist.

Das Agens, das in der Natur allein in Betracht kommt — das Wasser —, ist aber von Rittinghaus fast gar nicht berücksichtigt worden. In dieser Hinsicht wird nur über einige Versuche berichtet¹), in welchen der Pollen von drei auf's Gerathewohl genommenen Pflanzen erst mit Wasser befeuchtet, dann der Austrocknung überlassen wurde. Eine Resistenzfähigkeit in diesem Sinne hat vielleicht auch eine gewisse biologische Bedeutung, tritt aber sicher in den Hintergrund im Vergleich mit der Widerstandsfähigkeit gegen Benetzung als solche. Gerade über diesen Punkt liegen aber — ausser den oben erwähnten Angaben von Kerner²) — nur die ebenso unbestimmten wie lückenhaften Mittheilungen von van Tieghem vor.

III. Methodisches.

Gewöhnlich wurden die Versuche in der Art ausgeführt, dass der betreffende Pollen in einen auf den Objectträger befindlichen Wassertropfen gebracht wurde. Nachdem sofortiges Platzen oder sonstige sichtbare Veränderungen constatirt worden, wurde der mit Pollen beschickte Objectträger in einen dampfgesättigten Raum gebracht und dann von Zeit zu Zeit untersucht. Kulturen in Hängetropfen wurden nur ausnahmsweise gemacht und auf Lichtabschluss nicht geachtet.

Der Beweis, dass ein Pollenkorn im Wasser unbeschädigt bleibt, ist natürlich geliefert, wenn es gelingt das Korn zur normalen Schlauchbildung zu veranlassen. In der That giebt es auch, wie später gezeigt wird, eine sehr grosse Anzahl Pollenkörner, die in destillirtem Wasser ganz normale Schläuche treiben. Wo dies aber nicht der Fall ist, kann man nicht selten durch

¹⁾ l. c., p. 18.

²⁾ Die erste Arbeit von Kerner "Die Schutzmittel des Pollens", Innsbruck 1872, ist mir nicht zugänglich gewesen, scheint aber nach dem Referate von de Bary in der Botan. Zeitung ungefähr denselben Inhalt zu haben, wie das entsprechende Capitel in "Pflanzenleben".

Zusatz von geeigneten Stoffen (Zuckerarten und sehr verdünnte Säurelösungen) Keimung bewirken¹).

Zu bemerken ist aber, dass der Pollen meistens für das Austreiben der Schläuche relativ grosse Sauerstoffmengen nöthig hat. Unter dem Deckglase keimen darum bekanntlich nur diejenigen Körner, die in der unmittelbaren Nähe des Deckglasrandes liegen²), aber auch bei Kulturen ohne Deckglas kommt es vielfach vor, dass nur diejenigen Körner Schläuche treiben, die auf der Wasserfläche schwimmen, diejenigen aber, die von einer noch so dünnen Wasserschicht bedeckt sind, nicht [Rochea falcata, Allium sp., Eucomis regia³)]. Bei grossen schweren Körnern, die gleich heruntersinken, empfiehlt es sich daher, entweder eine ganz dünne Wasserschicht zu verwenden, oder die Kulturen in Hängetropfen zu machen.

Durchgängig ist es von Wichtigkeit, dass man völlig reifen Pollen verwendet; denn nicht selten kommt es vor, dass der unreife Pollen gegen Wasser ziemlich empfindlich ist, während dagegen der völlig ausgereifte ganz widerstandsfähig ist. Unter Umständen erlangt der Pollen erst ziemlich spät seine normale Keimfähigkeit; bei manchen Anemophilen keimt nur der spontan ausgestäubte Pollen, nicht aber der aus den geschlossenen Antheren herausgenommene. Dies mag vielleicht der Grund sein, warum es Molisch⁴) nicht gelungen ist den Pollen von Cannabis sativa und anderen Urticaceen zum Keimen zu bringen; denn von diesen Arten keimt z. B. der völlig reife Pollen von Cannabis sativa nicht nur in destillirtem Wasser, sondern auch, wie schon Elfving⁵) gefunden hat, in 12 % Rohrzuckerlösung.

Auch darf man nicht vergessen, dass der Pollen bei vielen Pflanzen mehr oder weniger schlecht ausgebildet ist, so dass nur

Cfr. Molisch, Zur Physiologie des Pollens etc. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CH, Abth. I, Juli 1893, p. 7.

²⁾ Cfr. van Tieghem, I. c., p. 316; Molisch, I. c., p. 11.

³⁾ Bei den schwimmenden Körnern wirkt ohne Zweifel zuweilen der Umstand begünstigend, dass die Wasseraufnahme nur einseitig, folglich langsamer geschieht als bei den untergetauchten Körnern.

⁴⁾ l. c., p. 5.

Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr.
 Naturwiss., 1879, p. 1.

ein gewisses Procent wirklich Keimfähigkeit besitzt. Ausser bei den Bastarden kommt bekanntlich dies Verhältniss bei vielen kultivirten Pflanzen, insbesondere Gartenvarietäten und Treibhauspflanzen vor (Begonia-Arten etc.), aber auch bei vielen wildwachsenden Pflanzen, wie z. B. Colchicum autumnale, ist der Pollen oft zum grössten Theile nicht keimfähig.

Während in diesen Fällen die schlechte Ausbildung des Pollens auf inneren, vorläufig unaufgeklärten Ursachen beruht, lässt sich auch ein directer Einfluss äusserer Factoren auf die Pollenbildung constatiren. Als ich nach einer sehr heissen Trockenperiode den Pollen von Lobelia inflata, Nicotiana macrophylla, Aesculus macrostachya u. a. in destillirtes Wasser brachte, war ich nicht wenig erstaunt, als ich fand, dass diese Pollenkörner, die sonst vorzüglich in destillirtem Wasser keimen, diesmal nur sporadische und schlecht ausgebildete Schläuche trieben. Auch fiel es gleich auf, dass der Inhalt der Körner, der unter normalen Verhältnissen bei den genannten Arten hyalin-farblos ist, jetzt körnig und dunkel gefärbt war. Diese Erscheinung war so constant, dass sie unmöglich auf einem Zufall beruhen konnte; aller Wahrscheinlichkeit nach hatte die Trockenheit und die starke Wärmezufuhr während der Ausbildung des Pollens gewisse Stoffmetamorphosen veranlasst, die zu den eben genannten krankhaften Veränderungen führten. Nähere Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur und des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft auf die Ausbildung des Pollens habe ich nicht gemacht, dass aber wirklich ein solcher Einfluss besteht, lässt sich nicht bezweifeln.

Dass übrigens die Pollenkörner derselben Art öfters individuelle Variationen in ihren vitalen Eigenschaften zeigen, ist eine Thatsache, die schon von Elfving¹) und Molisch²) hervorgehoben wurde, und die besonders bei einer Untersuchung, wie die vorliegende, nicht ausser Acht gelassen werden darf. Die meisten der in dieser Arbeit niedergelegten Angaben stützen sich deshalb auf mehrfach wiederholte Beobachtungen.

^{1) 1.} c., p. 4.

²⁾ l. c., p. 8.

IV. Die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Wasser.

Das erste Kriterium eines widerstandsfähigen Pollens ist natürlich, dass derselbe ohne zu platzen längere oder kürzere Zeit im Wasser verweilen kann. Bekanntlich spielt sich das Platzen in den meisten Fällen derart ab, dass der Inhalt mit einem Rucke explosiv herausgeschleudert wird, aber auch da, wo das Platzen allmählich durch ganz kleine Löcher stattfindet, ist das Korn vom ersten Augenblicke an rettungslos verloren. Indessen kommt es, wie schon Kerner hervorgehoben, nicht selten vor, dass ein Korn ohne stattfindende Platzung vom Wasser getödtet wird. Vom physiologischen Standpunkte bietet ja diese Ersäufung des Pollenplasmas nichts Auffallendes, da bekanntlich viele andere vegetabilische Zellen im Wasser ziemlich schnell absterben.

Die hier besprochene Widerstandsfähigkeit ist natürlich nur relativ und in bestimmten Fällen sehr verschieden. Zwischen denjenigen Pollenkörnern, die bei Berührung mit Wasser unter Explosionserscheinungen augenblicklich zu Grunde gehen, und solchen Pollenkörnern, die ohne den geringsten Schaden einen 24 stündigen Aufenthalt im Wasser vertragen können, existiren alle denkbaren Uebergänge. Diese Variation zeigt sich nicht nur in Bezug auf die Zeit, während welcher der Aufenthalt im Wasser ohne Schaden ertragen wird, sondern auch in quantitativer Hinsicht; an Pollenarten, bei denen ein Platzen im Wasser überhaupt nicht stattfindet, reihen sich solche, von denen z. B. 5—10 % im Wasser zerplatzen, und diese werden dann wieder durch zahlreiche Uebergänge mit denjenigen verbunden, die alle, ohne Ausnahme, platzen.

Um aber festzustellen, dass ein nichtplatzendes Korn wirklich vom Wasser unbeschädigt ist, giebt es verschiedene Auswege. Allerdings gelingt dies durch Plasmolyse gewöhnlich nicht, schon aus dem Grunde, dass die Mineralsalze schon bei ganz niedrigen Concentrationen sich als starke Gifte für den Pollen erweisen¹) und Zucker- resp. Glycerinlösungen wenigstens in

¹⁾ Näheres hierüber im Anhang,

vielen Fällen ziemlich rasch durch das Plasma diosmiren, wie die öfters bei Zuckerkulturen in den Pollenschläuchen beobachtete Stärkebildung¹) zur Genüge beweist. Ausserdem ist es keine seltene Erscheinung, dass die Turgorverhältnisse noch eine Zeit lang ungestört bleiben, obschon das Pollenkorn, wie es durch eintretende Dunkelfärbung des Inhaltes sich kundgiebt, durch die Einwirkung des Wassers tief beschädigt worden ist.

Sehr schlagend zeigt sich dagegen die Widerstandsfähigkeit der verschiedensten Pollenarten darin, dass sie sehr schön in destillirtem Wasser keimen. schon hauptsächlich durch Molisch's Untersuchungen2) bekannt, dass es Pollenkörner giebt, die für das Austreiben der Schläuche keine Narbensecrete oder sonstige chemische Reizmittel brauchen, sondern einfach im dampfgesättigten Raume Die meisten von Molisch angeführten Pollenkörner keimen. platzen bei Berührung mit Wasser, aber einige, beispielsweise die Pollenkörner von Rumex Acetosa, bleiben auch in destillirtem Wasser völlig unbeschädigt und treiben hier normale Schläuche. Eine nähere Untersuchung hat nun ergeben, dass es eine überraschend grosse Anzahl Pollenkörner giebt, die im destillirten Wasser am allerschönsten keimen. Anstatt wie die meisten Pflanzenzellen in diesem Medium ziemlich rapide abzusterben, gedeihen die fraglichen Körner vorzüglich in destillirtem Wasser; die Keimung erfolgt gewöhnlich schneller wie in Zuckerlösungen, so dass oft schon in der ersten Stunde Schläuche von beträchtlicher Länge gebildet werden, die dann in ganz normaler Weise weiter wachsen und 10-20-30 Stunden nach dem Austreiben lebendig bleiben. Wegen der schnellen Keimung und der einfachen Keimungsbedingungen dürften gerade diese Pollenarten besonders für Demonstrationszwecke und Practica zu empfehlen sein.

Als typische Beispiele von Pflanzen mit in destillirtem Wasser keimenden Pollenkörnern können unter den Entomophilen folgende angeführt werden: Lobelia inflata, cardinalis und syphilitica, Nico-

Mangin, Recherches sur le pollen. Bullet de la soc, botan de France,
 XXXIII, 1886, p. 517; Molisch, l. c., p. 23.

^{2) 1,} c., p. 6.

tiana macrophylla und rustica, Lysimachia Nummularia, Clethra alnifolia, Glaucium luteum und corniculatum, Aquilegia Skinneri, Aesculus macrostachya und Pavia, Sempervivum hirtum, Reginae Amaliae und Heuffelii, Umbilicus pendulus, Lilium tigrinum, auratum und speciosum, Agapanthus umbellatus u. s. w.

Weniger gut, aber immerhin ziemlich ausgiebig, keimen in destillirtem Wasser: Veronica longifolia und orchidacea, Anagallis caerulea, Begonia sp., Sedum altaicum und spurium, Hypericum perforatum und calycinum, Limonia sp., Ricinus communis, Heuchera sp., Reseda fruticosa u. s. w. — Unter den Letzteren findet man neben vielen Körnern, die ganz normal keimen, auch solche, welche platzen oder sonst zu Grunde gehen; unter Umständen dürfte aber auch hier die geringere Keimfähigkeit einfach darauf beruhen, dass der betreffende Pollen an und für sich schlecht ausgebildet war.

Auch unter den anemophilen Pflanzen finden sich viele, die ganz ausgezeichnet in destillirtem Wasser keimen, wie z.B. Sparganium ramosum, Urtica pilulifera, Parietaria officinalis, Cannabis sativa, Datisca cannabina u. s. w. Unter tausenden von Körnern beobachtet man hier kein Einziges, das im Wasser platzt, dagegen sehr zahlreiche Keimungen.

Sehr bemerkenswerth ist, dass die meisten der oben genannten Pollenarten, welche in destillirtem Wasser keimen, die Keimfähigkeit einbüssen, wenn das Wasser nur ganz geringe Quantitäten Mineralsalze enthält. So treibt z. B. Aesculus macrostachya in destillirtem Wasser schon innerhalb zwei Stunden ganz ausgezeichnete Schläuche, keimt aber im Jenenser Leitungswasser überhaupt nicht. Dasselbe habe ich constatirt für Glaucium luteum und corniculatum, Nicotiana macrophylla, Papaver strictum, Lobelia inflata, cardinalis und syphilitica, Clethra alnifolia, Sempervivum hirtum und Heuffelii, Datisca cannabina, Cannabis sativa u. s. w., die alle sehr schön in destillirtem Wasser keimen.

Während die Pollenkörner von Lobelia inflata im Leitungswasser fast ganz unbeschädigt blieben, — durch Zusatz von Rohrzucker konnte noch nach 24 Stunden gute Keimung erzielt werden — zeigte es sich in den meisten Fällen, dass das Leitungswasser eine direct schädliche Einwirkung auf den Pollen ausübte, und zwar erwies sich dieser schädliche Einfluss darin, dass die Leitungs-

wasserkulturen eine viel grössere Anzahl geplatzter Körner aufwiesen als die Kulturen im destillirten Wasser. Besonders scharf trat diese Erscheinung bei den oben genannten Glaucium- und Nicotiana-Arten hervor, deren Pollen im Leitungswasser zum grossen Theile unter explosiven Platzungen zu Grunde ging, während, wie schon öfters hervorgehoben, im destillirten Wasser gewöhnlich kaum ein einziges Korn platzt.

Da der schädliche Einfluss des Leitungswassers voraussichtlich nur von den darin enthaltenen Mineralsalzen herrühren konnte, wurde die Empfindlichkeit des Pollens in dieser Hinsicht etwas näher untersucht. Als Resultat dieser Untersuchung, deren nähere Details im Anhange mitgetheilt werden, stellte sich heraus, dass Mineralsalze im Allgemeinen für den Pollen sehr giftig sind und dass die gewöhnlichen Nährsalze wie Kalk- und Kalisalpeter schon bei zehntausendfacher Verdünnung tödtlich wirken können.

Es wurde schon p. 4 angedeutet, dass nicht alle widerstandsfähige Pollenkörner im destillirten Wasser keimen. Der Nachweis der Widerstandsfähigkeit gelingt dann unter Umständen dadurch, dass man die Körner, nachdem sie eine gewisse Zeit im destillirten Wasser verweilt haben, in Zuckerlösungen überführt, wo sie dann in kurzer Zeit Schläuche treiben. Eine solche nachträgliche Schlauchbildung in Zuckerlösung habe ich z. B. constatirt für Gypsophila sp., Campanula canescens und andere Campanula-Arten, Sedum Telephium u. a.

In gewissen Fällen lässt sich, wie Molisch 1) zuerst gefunden hat, eine ausgiebige Keimung durch Zusatz von Säuren herbeiführen. Molisch hat dies für verschiedene Rhododendronund Azalea-Arten constatirt, die in reiner Aqu. dest. nicht keimen, wohl aber, wenn geringe Quantitäten von Säuren, besonders Aepfelsäure zugesetzt sind. Eine ähnliche Wirkung habe ich bei verschiedenen Erica- und Menzielia sp. für Citronensäure gefunden, wie ich auch vielfach Gelegenheit gehabt habe, die beschleunigende Wirkung von Säuren 2) — ich benutzte vorwiegend Citronensäure — auf die Pollenkeimung zu beobachten. Indessen müssen die Säuren immer in ganz kleinen Quantitäten zugesetzt

¹⁾ l. c., p. 6.

²⁾ Cfr. van Tieghem, l. c., p. 319; Molisch, l. c., p. 7.

werden, weil sie sonst schädlich wirken; auch ist darauf zu achten, dass der schädliche Einfluss in beträchtlichem Grade von den Ernährungsverhältnissen des Pollens abhängt. In destillirtem Wasser wirken beispielsweise oft Concentrationen von 1:50000 sehr schädlich, während in 35 procentiger Rohrzuckerlösung 0,1 procentige Concentrationen ohne Schaden ertragen werden können (Nicotiana macrophylla). Die physiologische Seite dieser Verhältnisse, die jedenfalls nicht ohne Interesse sind, mag hier unerörtert bleiben.

Unter Umständen kann man die Keimung, wenn sie nicht anders gelingt, durch Einlegen von Narben resp. Narbenstücken in die Kulturflüssigkeit herbeiführen. In dieser Weise habe ich wiederholt Keimung erzielt bei Solanum Balbisii und Diervilla splendens, die sonst nicht in destillirtem Wasser Schläuche trieben.

Bei einiger Uebung lassen sich übrigens meistens abgestorbene und lebende Körner leicht genug von einander unterscheiden.

V. Die Beziehungen zwischen Regenschutz und Widerstandsfähigkeit des Pollens.

A. Allgemeines.

Das Vorhandensein von Pflanzen mit ungeschützten Staubbeuteln und Narben ist eine so häufige Erscheinung, dass es schwer verständlich ist, wie Kerner die Schutzbedürftigkeit in dieser Hinsicht als eine allgemeine Eigenschaft der Phanerogamen darstellen kann. In erster Linie kommen ja hier die anemophilen Pflanzen in Betracht, deren Zahl von Kerner selbst¹) auf den zehnten Theil aller Angiospermen geschätzt wird. Wenn auch das Ausstäuben des Pollens bei diesen Pflanzen in den meisten Fällen erst bei trockener Witterung stattfindet, und wenn auch in gewissen Fällen, wie z. B. bei Thalictrum und Plantago, die geöffneten Antheren sich bei feuchter Witterung wieder schliessen²),

¹⁾ Pflanzenlehen, Bd. II, p. 131.

²⁾ Pflanzenleben, Bd. II, p. 124.

so ist doch immer die bestäubte Narbe der Gefahr eines Regengusses ausgesetzt. Denn bekanntlich ragen die Narben der Anemophilen meistens weit in die Luft hinaus, und wenn nun bei trockenem Wetter die Bestäubung glücklich vollbracht ist, erfordert doch die Keimung immer eine gewisse Zeit, in welcher dann der Pollen jedem plötzlichen Regengusse ausgesetzt ist.

Auch unter den entomophilen Pflanzen finden sich sehr viele, deren Staubfäden und Narben gegen den Regen vollständig ungeschützt, die aber trotzdem keineswegs auf ein Klima mit regenlosen Perioden angewiesen sind. Untersucht man z. B. nach einem ausgiebigen Regen die Blüthen verschiedener Crassulaceen (Sempervivum hirtum, S. Heuffelii, Sedum altaicum, Umbilicus pendulus u. s. w.), so findet man sämmtliche Blüthen aufwärts gerichtet, rohr- oder tellerförmig geöffnet, in ersterem Falle oft gänzlich mit Wasser gefüllt. Von einem Pollenschutz gegen Regen kann hier keine Rede sein; offenbar sind Antheren und Narben dem feuchten Elemente vollständig preisgegeben.

Der in Garten- und Parkanlagen vielfach kultivirte Aesculus macrostachya besitzt Staubfäden, welche, wenn die Antheren sich öffnen, 10—30 mm weit aus dem horizontal gerichteten Kronenschlunde hervorragen. Auch die Narbe ist vollständig ungeschützt. Trotzdem fructificirt die Pflanze ganz ausgezeichnet, was auch bei den oben erwähnten Crassulaceen der Fall ist.

Analoge Verhältnisse findet man bei näherer Umschau bei einer sehr beträchtlichen Anzahl Pflanzen, welche der gemässigten Zone angehören. Eben diese Pflanzen mit ungeschützten Sexualorganen besitzen im Allgemeinen einen gegen Befeuchtung sehr widerstandsfähigen Pollen. Die Papaveraceen, Capparidaceen, Nymphaeaceen, Aesculineen, Crassulaceen, Primulaceen, Campanulaceen, Lobeliaceen, Liliaceen u. s. w. bieten alle Beispiele solcher Pflanzen, deren Pollen gegen Regen ungeschützt und dabei sehr widerstandsfähig ist.

Auch innerhalb einzelner Familien kann vielfach ein solcher Parallelismus zwischen Nichtgeschütztsein und Widerstandsfähigkeit constatirt werden. Bei den Polygonaceen findet man z. B. bei den windblüthigen gänzlich ungeschützten Rumex-Arten sehr widerstandsfähige Pollenkörner, die dann durch allerlei Zwischenformen mit den momentan platzenden Pollenkörnern des ge-

schützten Polygonum Fagopyrum verbunden werden. Ebenso besitzen unter den Papaveraceen die geschützten Eschscholzia-Arten¹) einen gegen Wasser sehr empfindlichen Pollen, während die Pollenkörner der gänzlich ungeschützten Glaucium-Arten sehr widerstandsfähig sind. Aehnliche Verhältnisse findet man beispielsweise bei den Scrophulariaceen und Solanaceen. Näheres hierüber bringt der specielle Theil dieses Abschnittes.

Allerdings muss hervorgehoben werden, dass es von dieser allgemeinen Regel bemerkenswerthe Ausnahmen giebt; die meisten Valeriana-Arten und Dipsaceen besitzen einen gegen Regen sehr empfindlichen Pollen, obgleich die Sexualorgane fast ganz ungeschützt sind. Ob und in welcher Weise dieser Nachtheil von den betreffenden Pflanzen kompensirt wird, mag vorläufig unerörtert bleiben.

Auf der anderen Seite findet man zuweilen einen sehr widerstandsfähigen Pollen in Blüthen, deren Sexualorgane gegen Regen völlig geschützt sind. Die Staubbeutel und die Narbe der Nicotiana affinis dürften wohl nur in den seltensten Fällen mit Wasser in Berührung kommen, der Pollen dieser Pflanze ist aber trotzdem sehr widerstandsfähig. Analoge Verhältnisse findet man bei Symphoricarpus racemosus und bei manchen Campanula-Arten mit nickenden Blüthen.

Ebenso scheinen die kleinen, tief im Blüthenschlunde befindlichen Pollenkörner von Lythrum Salicaria etwas widerstandsfähiger zu sein als die grossen Körner der langen, mehr exponirten Staubfäden. Derartige Unregelmässigkeiten beweisen ja nur, dass die Schutzbedürftigkeit allein nicht immer ausschlaggebend ist.

In Folgendem gebe ich eine Darstellung meiner Beobachtungen über das Verhältniss zwischen Regenschutz und Widerstandsfähigkeit des Pollens bei den entomophilen Pflanzen. Indem ich meine Beobachtungen über die Pollenbiologie der Anemophilen, die noch nicht ganz abgeschlossen sind, für eine spätere Gelegenheit aufspare, bemerke ich, dass das vorliegende Thema keineswegs mit den folgenden Zeilen als erschöpft betrachtet werden kann. Aus naheliegenden Gründen habe ich

¹⁾ Pflanzenleben, Bd. II, p. 114.

die vorliegende Untersuchung auf eine verhältnissmässig geringe Anzahl Pflanzen beschränken müssen, doch dürften schon die hier mitzutheilenden Thatsachen genügen, um ein wenigstens annähernd correctes Bild der einschlägigen Verhältnisse zu geben.

B. Specielle Beobachtungen.

Monokotyledones.

Helobieae.

Von dieser Gruppe wurden nur zwei entomophile Arten untersucht, Alisma Plantago und Aponogeton distachyum. Die Perigonblätter der ersten Pflanze rollen sich in der Nacht zusammen, aber in der Weise, dass die Staubbeutel und Narben gegen Regen und Thau vollkommen ungeschützt sind; an regnerischen Tagen beobachtet man wiederholt, dass die Blüthen vollkommen offen und aufrecht stehen. Der Pollen ist demgemäss gegen Benetzung ziemlich widerstandsfähig, d. h. er platzt nur sporadisch, keimt aber in destillirtem Wasser kaum. Dies ist dagegen der Fall bei Aponogeton distachyum, dessen Sexualorgane gegen Regen und Thau ebenfalls vollständig ungeschützt sind; unter hunderten von Pollenkörnern platzt in destillirtem Wasser nicht ein Einziges, dagegen hatten manche innerhalb sechs Stunden gut entwickelte Schläuche getrieben.

Colchicaceae.

Colchicum autumnale. Die Blüthen dieser Pflanze schliessen sich bekanntlich Abends und bei regnerischem Wetter, was indessen nicht verhindern kann, dass die Sexualorgane bei warmer, aber unbeständiger Witterung von plötzlich auftretenden Regengüssen benetzt werden. In der That erweist sich der Pollen (der oft sehr schlecht ausgebildet ist) als vollkommen widerstandsfähig und treibt in sechs Stunden gut ausgebildete Schläuche in Aqua dest.

Liliaceae.

In dieser Familie finden sich beide Extreme, d. h. sowohl Pollenkörner, die in Wasser gebracht augenblicklich explodiren, wie auch solche, die sich durch eine sehr grosse Widerstandsfähigkeit auszeichnen.

In die erste Kategorie gehören z. B. die Funkia-, Asphodelus- und Anthericum-Arten, welche alle nickende, glockenförmige Blüthen mit gut geschützten Sexualorganen besitzen. Der Pollen aller dieser Arten geht im Wasser sofort zu Grunde.

Absolut widerstandsfähig erweisen sich dagegen die Pollenkörner von Agapanthus umbellatus. Beim ersten Anblicke scheinen die Sexualorgane dieser Pflanze nicht besonders exponirt zu sein; bei genauerer Beobachtung bemerkt man jedoch, dass die Blüthen zur Zeit, wo die Antheren sich öffnen, sich schräg nach aufwärts richten, so dass das Innere der Blüthen öfters bei Regenwetter benetzt wird. In destillirtem Wasser platzen die Pollenkörner gar nicht, treiben aber schon in drei Stunden lange Schläuche.

An Agapanthus schliessen sich manche Lilium-Arten, wie L. tigrinum, L. speciosum und L. auratum. Die Sexualorgane dieser Arten würden sehr gut geschützt sein, wenn die Blüthen eine gegen die Erdoberfläche senkrechte Lage einnähmen; das thun sie aber nur in den seltensten Fällen, drehen sich dagegen gewöhnlich nach allen möglichen Richtungen, wobei sowohl Staubbeutel wie Narben dem Regen exponirt werden. Die Pollenkörner sind demgemäss gegen Wasser sehr widerstandsfähig und keimen ausgezeichnet in destillirtem H₂O. — Dagegen platzen in destillirtem Wasser die meisten Pollenkörner von Lilium eximium, dessen Pollen auch ziemlich gut geschützt ist.

Eine ziemlich grosse Widerstandsfähigkeit besitzen auch diejenigen Allium-Arten, deren Staubfäden weit aus der Blüthe hinausragen, wie beispielsweise bei A. carinatum, A. fallax etc. In destillirtem Wasser keimen auch diese, obwohl nicht so schön wie die Lilium-Arten.

Weniger ausgeprägt ist die Widerstandsfähigkeit bei *Tritoma Uvaria*, obschon die Staubfäden hier ziemlich weit aus dem Perigonschlunde hinausragen. In destillirtem H_2 O keimten ungefähr 50 $^{0}/_{0}$ normal, dabei platzten wenigstens 20 $^{0}/_{0}$.

Dikotyledones.

Polygonaceae.

In dieser Familie finden sich alle möglichen Abstufungeu. von den windblüthigen Formen (Rumex, Emex) mit sehr widerstandsfähigen Pollen bis zu solchen Entomophilen, bei denen der Pollen bei Berührung mit Wasser augenblicklich platzt. Letzteres ist beispielsweise der Fall bei Polygonum Fagopyrum, wo die relativ kurzen Staubfäden von den Perianthblättern ziemlich gut geschützt werden. Bei Polygonum orientale, wo die Staubfäden ein Stück über die Perianthblätter hinausragen, tritt das Platzen bei Weitem nicht so schnell und häufig auf, und bei P. Bistorta, wo Staubfäden und Griffel ziemlich weit über den Blüthenrand hervorragen, besitzen die Pollenkörner eine relativ grosse Widerstandsfähigkeit. Keimung in destillirtem Wasser wurde bei diesen Arten nicht beobachtet, dagegen keimen verschiedene Rumex-Arten (Windblüthler) ziemlich ausgiebig in destillirtem H₂O.

Piperaceae.

Aus dieser Familie wurden nur einige in den Jenenser Gewächshäusern kultivirte *Peperomia*-Arten mit ganz ungeschütztem Sexualorganen untersucht. Der Pollen bleibt im Wasser stundenlang lebend. Keimung in destillirtem H₂O wurde indessen nicht beobachtet.

Alsineae.

Verschiedene Alsine- und Stellaria-Arten, deren Blüthen während regnerischer Tage aufrecht, ganz offen standen, führten einen Pollen, der in destillirtem Wasser wenigstens während der fünf ersten Stunden ganz unbeschädigt blieb.

Silenaceae.

Aus dieser Familie wurden hauptsächlich Silene catholica und Gypsophila scorzonerifolia untersucht, die beide gegen die atmosphärischen Niederschläge ziemlich wehrlos sind. Der Pollen

bleibt in destillirtem Wasser stundenlang lebend, keimt aber nur sporadisch (Gypsophila).

Chenopodiacae.

Chenopodium opulifolium, Ch. quinoa, Ch. urbicum, Atriplex patula und A. litoralis, welche alle ziemlich ungeschützt sind und offenbar zur Windblüthigkeit hinneigen, besitzen einen sehr widerstandsfähigen Pollen, der in destillirtem Wasser meistens doch nur spärliche Keimung zeigt.

Amarantaceae.

Von Amarantus caudatus, A. Blitum, A. retroflexus, A. speciosus, Acnida sp. gilt dasselbe, was von den eben erwähnten Chenopodium-Arten gesagt wurde.

Ranunculaceae.

Sehr widerstandsfähig ist der Pollen von den anemophilen Thalietrum-Arten, der ohne Schaden mehrere Stunden im Wasser verweilen kann. Auch bei den entomophilen Ranunculaceen findet man ungeschützte Formen, deren Pollen sehr widerstandsfähig ist, wie z. B. Clematis angustifolia, Actaea cordifolia und ganz besonders gewisse Aquilegia-Arten¹) (A. Skinneri), deren Pollen sehr schön in destillirtem Wasser keimt. Eine nicht unbedeutende Widerstandsfähigkeit besitzt auch der Pollen von Ranunculus Lingua und R. acris, deren Blüthen an regnerischen Tagen vollkommen aufrecht und offen stehen.

Nymphaeaceae.

Von den Nymphaeaceen giebt Kerner an²), dass das Innere der Blüthen "gegen Nässe vollständig gesichert ist, weil die

¹⁾ Ebenso wie bei den vorher genannten Lilium-Arten würde auch hier der Pollen gut geschützt sein, wenn die Blüthen constant eine verticale Stellung einnähmen; da sie jedoch meistens schräg oder nach oben gerichtet sind, kommt ein solcher Schutz nicht zu Stande, was durch die grosse Widerstandsfähigkeit des Pollens compensirt wird.

²⁾ Pflanzenleben, II, p. 113.

Blüthen nur des Tages über bei warmem Sonnenschein geöffnet, bei Eintritt der Dämmerung und bei Einfallen des Thaues sich schliessen und bei Regenwetter oder nasskalten Tagen sich überhaupt nicht öffnen". Es ist aber Thatsache, dass verschiedene Nymphaea-Arten (N. alba, flava etc.) am Tage nach ziemlich ausgiebigem Regen noch offen stehen, was eine Benetzung der Narben und Staubfäden unvermeidlich zur Folge hat, und demgemäss findet man auch in den Blüthen unter Umständen ganz beträchtliche Wassermengen. Die Pollenkörner der genannten Nymphaea-Arten sind aber gegen Benetzung völlig resistent und treiben in destillirtem H₂O gut entwickelte Schläuche.

Wie Nymphaea verhält sich auch Nuphar luteum; in einer Blüthe, die durch Zufall untergetaucht wurde, fanden sich auf den Staubfäden zahlreiche gekeimte Pollenkörner.

Papaveraceae.

Verschiedene Glaucium-Arten (G. luteum und G. corniculatum) hatten noch nach 24stündigem Regen weit geöffnete, aufwärts gerichtete Blüthen; die Antheren waren zwar geöffnet, aber nicht entleert. Als der Pollen in Wasser gebracht wurde, platzte kaum ein einziges Korn, nach drei Stunden hatten aber eine grosse Anzahl Körner lange Schläuche getrieben.

Chelidonium majus, das ebenfalls nach einem ausgiebigen Regen mit geöffneten, inwendig durchnässten Blüthen beobachtet wurde, besitzt auch einen ziemlich widerstandsfähigen Pollen. Dasselbe gilt von vielen Papaver-Arten, deren Sexualorgane wenigstens gegen plötzliche Regengüsse ziemlich schlecht geschützt sind (Papaver Rhoeas, croceum, somniferum, strictum). Wenigstens bei der letztgenannten Art keimt der Pollen in destillirtem H₂O.

In schroffem Gegensatze zu diesen Papaveraceen mit ungeschütztem Pollen stehen verschiedene Eschscholtzia-Arten, deren Perianthblätter sich bei Regenwetter tutenförmig über die Antheren zusammenrollen¹) (E. californica und E. Douglasii). Der Pollen dieser Arten platzt fast augenblicklich im Wasser, so

¹⁾ Kerner, Pflanzenleben, Bd. II, p. 114.

dass nach 3-5 Minuten unter Tausenden von Körnern kein Einziges unversehrt geblieben.

Fumariaceae.

Die untersuchten Corydalis- und Fumaria-Arten (C. nobilis, lutea, pallida, Fumaria capreolata), deren Sexualorgane bekanntlich sehr gut geschützt sind, besitzen durchgängig einen bei Benetzung explosiv platzenden Pollen.

Cruciferae.

Aus dieser Familie wurden nur ein Paar Brassica- und Moricandia-Arten untersucht, deren Staubbeutel jedenfalls nicht besonders gut gegen Regen und Thau geschützt sind und deren Pollen auch verhältnissmässig wenige Platzungen aufwies. Ohne Zweifel wird hier eine nähere Untersuchung das Vorhandensein widerstandsfähiger Pollenarten ergeben.

Capparidaceae.

Der gänzlich ungeschützte Pollen von Cleome pungens platzt nur sporadisch¹), keimt aber sehr schnell in destillirtem Wasser. Dasselbe war der Fall bei einer nicht näher bestimmten Capparis-Art mit ungeschützten Sexualorganen.

Reseduceae.

Von den Reseda-Arten, deren Antheren bekanntlich meistens ganz ungeschützt sind, besitzt Reseda fruticosa einen sehr resistenten Pollen, der in destillirtem Wasser gut keimt.

Nicht ganz so resistent wie diese Art erwiesen sich Reseda odorata und R. lutea, obschon auch der Pollen dieser Arten im destillirten Wasser ziemlich zahlreiche Schläuche treibt.

¹⁾ Im botanischen Garten zu Jena stand vorigen Sommer (1895) ein grosses Exemplar dieser Pflanze. Als die erste Blüthe aufging, erwies sich der ihr entnommene Pollen ziemlich empfindlich gegen Wasser, keimte schlecht und zeigte zahlreiche Platzungen in destillirtem H₂O. Der Pollen aus den später aufgehenden Blüthen erwies sich dagegen durchgängig widerstandsfähig, keimte gut etc. Derartige individuelle Variationen scheinen nicht selten zu sein.

Hypericaceae.

Manche Hypericum-Arten, wie z. B. Hypericum perforatum, quadrangulum, tetrapterum, calycinum u. s. w., stehen bei Regenwetter mit weit geöffneten, aufrechten Blüthen, aus welchen die langen Staubfäden weit hervorragen. Der Pollen der untersuchten Arten (der bisweilen ein bedeutendes Procent steriler Körner enthielt) erwies sich, abgesehen von ganz vereinzelten Platzungen, gut resistent und trieb in destillirtem H₂O zahlreiche Schläuche.

Ternströmiaceae.

Clethra alnifolia. Die Staubfäden ragen bei dieser Pflanze ziemlich weit aus den aufrechten Blüthen hervor; der Pollen ist durchaus widerstandsfähig und keimt sehr schön in destillirtem H₂O.

Clethra arborea, welche nickende Blüthen mit relativ kurzen Staubfäden besitzt, führt einen ziemlich widerstandsfähigen Pollen, der jedoch in destillirtem Wasser keine Schläuche treibt.

Tropaeolaceae.

Die Sexualorgane von Tropaeolum aduncum sind dem Regen ziemlich stark exponirt. Die Pollenkörner platzen gar nicht in Wasser und können, nachdem sie schon sechs Stunden im destillirten H₂O verweilt haben, durch Zusatz von Rohrzucker zum Keimen veranlasst werden.

Bei Tropaeolum majus sind bekanntlich die Staubfäden besser geschützt; der grösste Theil der Pollenkörner platzt ziemlich rasch in destillirtem \mathbf{H}_2 O.

Malvaceae.

Bei den meisten *Malvaceen* ist der Pollen gegen Regen und Thau gut geschützt und platzt demgemäss sehr gewaltsam im Wasser (*Althaea rosea* u. s. w.). Aufrechte, unbewegliche Blüthen mit exponirten Sexualorganen findet man z. B. bei *Sida dioica*, deren Pollen auch einen dreistündigen Aufenthalt in destillirtem H₂O ohne sichtbaren Schaden vertragen kann.

Euphorbiaceae.

Der Pollen von Ricinus communis keimt ziemlich gut in destillirtem H_2O , ist aber nicht so widerstandsfähig wie man angesichts der völlig ungeschützten Sexualorgane erwarten könnte.

Bedeutend widerstandsfähiger ist der Pollen von Mercurialis annua (anemophil), der in destillirtem Wasser binnen kurzer Zeit zahlreiche Schläuche treibt. Auch eine in den Jenenser Gewächshäusern kultivirte Dalechampia - Art (mit ungeschützten Antheren) erwies sich als sehr widerstandsfähig, zeigte aber die Eigenthümlichkeit, dass die meisten Pollenkörner je zwei Schläuche trieben.

Rutaceae.

Von dieser Familie wurde nur *Limonia* sp. untersucht, deren aufwärts gerichtete, glockenförmige Blüthen wohl hin und wieder bei Regenwetter auch im Innern benetzt werden. Der Pollen erwies sich als gut widerstandsfähig und trieb in destillirtem H₂O zahlreiche Schläuche.

Zygophyllaceae.

Aus dieser Gruppe wurde nur *Peganum Harmala* untersucht, das während regnerischer Tage mit weit geöffneten, aufrechten Blüthen beobachtet wurde. Der Pollen vertrug ohne sichtbaren Schaden einen 12 stündigen Aufenthalt in destillirtem H₂O und trieb dabei eine erhebliche Anzahl Schläuche.

Sapindaceae.

Die Verhältnisse bei Aesculus macrostachya, der einzigen Pflanze, die aus dieser Familie untersucht wurde, sind schon im Vorigen ausführlich geschildert¹). Ohne Zweifel wird eine nähere Untersuchung das Vorhandensein zahlreicher resistenter Formen sowohl für diese Familie, wie auch für die verwandten Aceraceen ergeben.

¹⁾ Cfr. p. 12.

Ampelidaceae.

Der Pollen von Ampelopsis hederacea, der jedenfalls sehr schlecht geschützt ist, verträgt ohne Schaden einen 3—4 stündigen Aufenthalt in destillirtem Wasser. Bei Zusatz von Citronensäure (1:50000) wird die Exine gesprengt und das Plasma tritt, von der intacten Intine umgeben, in das Medium hinüber, wo es noch eine Zeit lang am Leben bleibt, jedoch meistens ohne Schläuche zu treiben.

Mit Ampelopsis stimmen verschiedene Cissus-Arten überein.

Crassulaceae.

Die Sexualorgane der Crassulaceen sind fast durchgängig ungeschützt, weil die Blüthen meistens aufrecht stehen und die Perianthblätter sich bei Regenwetter nicht schliessen. Die Widerstandsfähigkeit des Pollens ist bei den meisten Arten eine sehr grosse (Sempervivum hirtum, Heuffelii, Reginae Amaliae, Sedum coeruleum, spurium, altaicum, Umbilicus pendulus, Rochea falcata u. s. w.). Weniger resistent ist dagegen der Pollen bei Sedum Telephium und Sempervivum rutenicum, obgleich er auch hier dem Regen Preis gegeben ist.

Sempervivum hirtum, Heuffelii, Reginae Amaliae, Umbilicus pendulus, Rochea falcata u. a. keimen ausgezeichnet in destillirtem Wasser, in Jenenser Brunnenwasser dagegen nicht.

Saxifragaceae.

Aus dieser Familie wurde nur eine *Heuchera*- und eine *Saxifraga*-Art untersucht, beide mit weit hinausragenden Staubfäden. Der Pollen platzte nur spärlich und keimte gut in destillirtem H₂O.

Datiscaceae.

Datisca cannabina (windblüthig?). Die aus der kronenlosen Blüthe hervorragenden, völlig ungeschützten Antheren führen einen gewöhnlich in Tetraden vereinigten Pollen, der gegen Wasser sehr resistent ist. In destillirtem H₂O ausgezeichnete Keimung, unter Tausenden von Körnern trieben fast alle gut entwickelte Schläuche. In Leitungswasser keine Keimung.

Begoniaceae.

Aus dieser Familie wurden verschiedene, nicht näher bestimmte Begonia-Arten untersucht. Die Arten, welche grosse Kronblätter und geschützte Sexualorgane besitzen, führen einen sehr empfindlichen Pollen, während dagegen der Pollen der ungeschützten Formen sich als ziemlich widerstandskräftig erwies. Freilich platzte auch bei diesen Arten eine erhebliche Anzahl Körner, die meisten trieben aber ganz normale Schläuche.

Lythraceae.

Untersucht wurde nur Lythrum Salicaria, bei welchem auffallender Weise die kleinen, gut geschützten Pollenkörner resistenzfähiger waren als die grossen, ziemlich exponirten Körner.

Myrtaceae.

Aus dieser Familie untersuchte ich nur Myrtus communis, dessen Staubfäden ganz ebenso ungeschützt sind, wie diejenigen der von Kerner erwähnten australischen Myrtaceen. Der Pollen von M. communis verträgt ohne Schaden einen 3 stündigen Aufenthalt in Wasser; Platzung wurde in destillirtem Wasser nicht wahrgenommen, Keimung aber auch nicht.

Araliaceae.

Aralia sp. Der gänzlich ungeschützte Pollen war nach einem 10 stündigen Aufenthalt in destillirtem Wasser noch ganz unbeschädigt.

Umbelliferae.

Aus dieser Familie wurden mehrere Arten untersucht (Sium latifolium, Peucedanum palustre etc.), welche alle, obgleich ihre Sexualorgane dem Regen exponirt sind, doch einen ziemlich empfindlichen Pollen besitzen.

Ericaceae.

Der Pollen von *Erica ciliaris* und *pedunculata* bleibt im Wasser noch stundenlang am Leben; bei Zusatz von sehr verdünnten Citronensäurelösungen wurde wiederholt Keimung erzielt.

Rhodoraceae.

Die meisten Rhododendron- und Azalea-Arten stehen auch bei starkem Regenwetter mit geöffneten, fast aufrechten Blüthen, so dass oft beträchtliche Wassermengen sich im Blüthenschlunde ansammeln. — Wie Molisch¹) gefunden hat, keimt der Pollen dieser Pflanzen sehr schön in destillirtem Wasser, das Spuren von Aepfelsäure enthält.

Primulaceae.

Ganz ungeschützt gegen Regen ist der Pollen von Lysimachia Nummularia, deren aufwärts gerichtete Blüthen sich auch beim stärksten Regenwetter nicht schliessen. Der Pollen ist sehr resistent und keimt ausgezeichnet in destillirtem Wasser.

An L. Nummularia schliessen sich L. punctata und Anagallis coerulea (mit ungeschützten Sexualorganen), die beide in destillirtem Wasser keimen, obwohl die Widerstandsfähigkeit hier etwas geringer ist. Auch Cyclamen europaeum und Primula Poissoni, deren Sexualorgane ziemlich geschützt sind, besitzen einen ziemlich resistenten, in destillirtem Wasser keimenden Pollen.

Hydrophyllaceae.

Bei den im botanischen Garten zu Jena kultivirten Arten dieser Familie (Eutoca sp., Phacelia congesta, tanacetifolia, Whit-lawia) ragen die Staubfäden sehr weit aus den aufrechten Blüthen hervor. Der Pollen keimt in destillirtem Wasser ziemlich gut, indessen sterben die meisten Körner (und Schläuche) schon nach ein Paar Stunden ab.

¹⁾ I. c., p. 7.

Solanaceae.

In dieser Familie finden sich alle Abstufungen, von Pflanzen mit absolut resistentem Pollen bis zu Arten mit explosiv platzenden Pollenkörnern, und zwar kommt hier die Beziehung zwischen Schutz und Widerstandsfähigkeit recht deutlich zum Ausdruck.

Die grösste Widerstandsfähigkeit findet sich wohl bei einigen Nicotiana-Arten (N. macrophylla, rustica, Tabacum), deren rohroder trichterförmige Blüthen zum Theil horizontal, zum Theil mehr oder weniger aufgerichtet stehen und auch bei dauerndem Regen diese Stellung einhalten. Die Pollenkörner dieser Arten platzten im Wasser durchaus nicht, keimen aber ausgezeichnet in destillirtem H₂O. Auch andere Nicotiana-Arten mit horizontal oder schräg nach unten gerichteten Blüthen (N. affinis) besitzen einen ziemlich widerstandsfähigen, in destillirtem H₂O gut keimenden Pollen.

Bedeutende Widerstandsfähigkeit besitzt der Pollen mehrerer Solanum-Arten, z. B. Solanum Balbisii und S. bombense. Die Blüthenkronen sind bei diesen Arten tellerförmig ausgebreitet und würden, wenn die Blüthen immer vertical nach unten gerichtet wären, dem Pollen einen sehr guten Schutz bieten; da jedoch die Blüthenstiele, besonders bei heissem Wetter, allerlei schräge Lagen einnehmen, werden die Staubbeutel öfters dem Regen ausgesetzt. Der Pollen platzt im Wasser höchstens sporadisch, keimt aber erst, wenn eine Narbe der betreffenden Art in die Kulturflüssigkeit hineingethan wird.

Ziemlich empfindlich ist der Pollen von S. Dulcamara und verschiedenen Datura-Arten, während das äusserste Extrem in Bezug auf grosse Empfindlichkeit von Anisodus luridus dargestellt wird. Die glockenförmigen Blüthen dieser Pflanze entspringen immer der unteren Seite der stark epinastischen Zweige und sind während der Blüthezeit constant nach unten gerichtet. Der Schutz des Pollens gegen Regen kann als ein absoluter betrachtet werden und demgemäss platzen auch die Pollenkörner sehr gewaltsam im Wasser.

Nolanaceae.

Der Pollen von *Nolana prostrata* platzt nur sporadisch in Wasser und bleibt stundenlang lebend, jedoch ohne zu keimen.

Nach einem sehr starken Regenwetter besass die Pflanze ganz geöffnete aufrechte Blüthen.

Scrophulariaceae.

Die meisten Arten dieser Familie sind bekanntlich sehr gut geschützt und platzen gewaltsam bei Berührung mit Wasser (Scrophularia, Mimulus, Schizanthus, Pentstemon, Linaria u. s. w.). Ungeschützt sind dagegen viele Veronica-Arten, besonders aus der Sect. Pseudo-Lysimachium wie Veronica longifolia, orchidacea, spuria. Der Pollen dieser Arten platzt nur vereinzelt und keimt ziemlich ausgiebig in destillirtem Wasser, nach Zusatz von Citronensäure (1:50000) sogar in einer halben Stunde.

Borraginaceae.

Verschiedene Echium-Arten (E. vulgare, E. rubrum), deren Staubfäden weit aus den horizontalen oder aufrecht gerichteten Blüthen hervorragen, besitzen einen Pollen, der ohne Schaden einen sechsstündigen Aufenthalt in destillirtem H₂O ertragen kann. Unter Tausenden von Körnern platzte nicht ein Einziges, Keimung wurde aber nicht beobachtet.

Pollen von verschiedenen Anchusa-Arten, der durch die stark entwickelten Schlundschuppen gut geschützt ist, platzte ziemlich schnell in destillirtem H_2O .

Gesneraceae.

Die Blüthen von Aeschinanthus sp. sind derartig gebaut und nehmen gewöhnlich eine solche Stellung ein, dass die Sexualorgane gegen den einfallenden Regen völlig geschützt sind. In den feuchten Gewächshäusern, wo diese Pflanze gedeiht, sind die Blüthen gewöhnlich mit beträchtlichen Wassermengen gefüllt, was auch, wie mir Prof. Stahl mitgetheilt hat, in den Tropenwäldern bei manchen von den verwandten Cyrtandreen der Fall ist. Der Pollen erweist sich auch als sehr widerstandsfähig und keimt ausgezeichnet in destillirtem H₂O.

Auch Streptocarpus Rhexii treibt in destillirtem H₂O sehr schöne und zahlreiche Schläuche,

Labiatae.

Der Pollen der dieser Familie angehörigen Pflanzen ist meistens sehr empfindlich gegen Benetzung, obgleich auch ein gewisser Unterschied zwischen geschützten und ungeschützten Formen zu constatiren ist. Verschiedene Mentha-Arten, deren Antheren gänzlich ungeschützt sind, haben einen in destillirtem Wasser nur sporadisch platzenden Pollen, während dagegen die Pollenkörner der gut geschützten Formen in Wasser fast momentan zerstört werden. Doch wird auch bei den ungeschützten Formen der Pollen nicht unerheblich beschädigt.

Selaginaceae.

Der Pollen von Hebenstreitia comosa und H. falcata, deren Staubfäden dem Regen exponirt sind, platzt in destillirtem Wasser nicht, manche Körner treiben gut entwickelte Schläuche.

Gentianaceae.

Die untersuchten Gentiana-Arten (G. asclepiadea, ciliata, germanica), deren Sexualorgane in den aufrechten, röhrenförmigen Blüthen wenigstens vorübergehender Benetzung ausgesetzt sind, besitzen einen sehr widerstandsfähigen Pollen, der in destillirtem H₂O rasch Schläuche treibt.

Caprifoliaceae.

Der Pollen von Diervillea rosea und D. splendens, der in Folge der gewöhnlich schräg aufrechten Stellung der Blüthen ungeschützt ist, platzt nur sehr sporadisch im Wasser, keimt aber erst nach Einlegen eines Narbenstückes.

Valerianaceae.

Die untersuchten Arten von Patrinia, Centranthus und Valeriana, deren Sexualorgane fast gänzlich ungeschützt sind, platzen auffallender Weise sehr häufig in destillirtem H_2O .

Campanulaceae.

Die grösste Widerstandsfähigkeit fand ich hier bei einer als C. lactiflora bestimmten Art, deren Blüthen ganz aufrecht,

im Regenwetter geöffnet standen und deren Pollen sehr gut in destillirtem H₂O keimte. Ziemlich widerstandsfähig erwies sich auch der Pollen von C. canescens und C. Medium; hier wurde Keimung durch Zusatz von Rohrzuckerlösung erzielt.

Lobeliacae.

Die Orientirung der Blüthen vieler Lobelia-Arten (L. cardinalis, inflata, syphilitica u. s. w.) ist derartig, dass die Sexualorgane durch den Schlitz der (nach oben gekehrten) Unterlippe frei hervorragen. Der Pollen ist bei diesen Arten sehr resistent (vertrug beispielsweise einen 24 stündigen Aufenthalt im Jenenser Brunnenwasser ohne die Keimfähigkeit zu verlieren) und treibt in destillirtem Wasser schon in einer Stunde die schönsten Schläuche.

An die genannten Lobelia-Arten schliesst sich auch Clintonia sp., deren Pollen ebenfalls sehr gut in destillirtem Wasser keimt.

Bedeutend geringere Widerstandsfähigkeit besitzt der Pollen von Lobelia Erinus und L. fulgens, bei welchen die Zipfel der (morphologischen) Unterlippe sich zu einem Dache über Narben und Antheren zusammenwölben.

Dipsaceae.

Verschiedene Dipsacus- und Scabiosa-Arten, deren Staubfäden weit aus den Blüthen hervorragen, besitzen ebenso wie die Umbelliferen und die Valerianeen einen gegen Nässe ziemlich empfindlichen Pollen.

Compositae.

Aus dieser Familie wurden hauptsächlich ein Paar windblüthige Formen untersucht, deren Pollen einen dreistündigen Aufenthalt in destillirtem Wasser ohne sichtbaren Schaden ertrugen. (Artemisia campestris, vulgaris, Iva sp., Ambrosia sp.).

VI. Die Widerstandsfähigkeit des durchnässten Pollens gegen Austrocknung.

Rittinghaus hat, wie schon erwähnt, sich flüchtig mit dieser Frage beschäftigt¹). Seine Versuche wurden in der Weise ausgeführt, dass er den befeuchteten Pollen auf einem Objectträger der Austrocknung überliess. Als dann Nährlösung zugesetzt wurde, stellte es sich heraus, dass in zwei Fällen sämmtliche Körner die Keimfähigkeit verloren, im Dritten keimten noch ca. 50 %.

Dass der Pollen unter solchen Versuchsbedingungen abstirbt, kann ja kaum Wunder nehmen, da, wie Rittinghaus selbst hervorhebt, durch Wasseraufnahme diejenigen Stoffmetamorphosen eingeleitet werden, welche schliesslich unter günstigen Umständen zur Keimung führen. Werden nun diese Stoffwechselprocesse plötzlich durch Wasserentziehung gestört oder in andere Bahnen gelenkt, wird ja ein Absterben des Kornes leicht verständlich sein. Darum kann man von vornherein kaum erwarten, dass diejenigen Pollenkörner, welche in destillirtem Wasser Schläuche treiben, eine grössere Widerstandsfähigkeit in dieser Hinsicht besitzen sollen.

Uebrigens ist es einleuchtend, dass die betreffende Widerstandsfähigkeit — ausser von der Dauer des Aufenthaltes im Wasser — abhängig ist sowohl von dem Grade, bis zu welchem die Eintrocknung stattfindet wie auch von der Schnelligkeit der Verdunstung. Gerade in dieser Hinsicht befanden sich die im Rittinghaus'schen Versuche frei auf dem Objectträger ausgebreiteten Körner unter ziemlich ungünstigen Umständen, da wohl die Verdunstung in diesem Falle rasch und ausgiebig verlief.

Indessen habe ich auch in dieser Weise einige Versuche gemacht, obgleich dieselben vom biologischen Gesichtspunkte kaum ein grösseres Interesse darbieten. Ziemlich widerstandsfähig erwies sich der Pollen von Aeschinanthus sp., Plantago media, Aquilegia Skinneri, welche zahlreiche Schläuche trieben, als die durchnässten, dann aber der Austrocknung mehrere Stunden überlassenen Körner mit Rohrzuckerlösung betupft wurden.

¹⁾ l. c., p. 18.

Zum grössten Theile abgestorben war der Pollen von Glaucium luteum, Lobelia inflata, Aesculus macrostachya und Datisca cannabina.

Bemerkenswerth war indessen das Verhalten derjenigen Körner, die nicht isolirt, sondern haufenweise nebeneinander auf dem Objectträger lagen. Diese hatten nämlich in vielen Fällen ihre Keimfähigkeit nicht verloren, sondern trieben bei Zusatz von Wasser gut entwickelte Schläuche (Aesculus macrostachya, Lobelia inflata). Offenbar hatte hier die Verdunstung langsamer stattgefunden und demnach nicht so schädlich gewirkt. Ausserdem ist es sehr wahrscheinlich, dass in diesem Falle, wo die Körner dicht über und aneinander gedrängt lagen, Mangel an Sauerstoff die für die Keimung nöthigen Stoffmetamorphosen verzögert hat.

Diese Factoren — Verzögerung der Transpiration und Mangel an Sauerstoff — mögen wohl auch in der freien Natur diejenigen Ursachen sein, welche bewirken, dass der Pollen in geöffneten und durchnässten Antheren unter Umständen relativ wenig beschädigt wird und nur selten Schläuche treibt. Indessen habe ich auch beobachtet, dass Pollenkörner, die gegen Benetzung an und für sich resistent waren, ziemlich stark beschädigt wurden, als die durch einen neunstündigen Regen durchnässten Antheren wieder der Verdunstung ausgesetzt wurden (Glaucium luteum).

In einer weit günstigeren Lage befinden sich diejenigen Körner, die auf der Narbe von den Regentropfen getroffen werden. In diesem Falle dürfte die Benetzung, vorausgesetzt, dass es sich um widerstandsfähige Formen handelt, nur die Keimung beschleunigen. Gerade in diesem Punkte scheint die hier besprochene Widerstandsfähigkeit des Pollens ihre hauptsächliche Bedeutung zu haben, während dagegen die Erhaltung des ausgestäubten aber noch nicht auf die Narbe gelangten Pollens mehr in den Hintergrund tritt.

VII. Die Ursachen der Widerstandsfähigkeit.

Das Absterben des Pollens im Wasser kann auf zwei Wegen herbeigeführt werden. Entweder wirkt das Wasser an sich giftig auf das Protoplasma, d. h. die Structur des Plasmas wird durch die rapide Wasseraufnahme mehr oder weniger zertrümmert. Oder das Wasser ist an und für sich unschädlich, wird aber von den in der Vacuolenflüssigkeit enthaltenen Stoffen so stark eingesogen, dass die Intine in Folge des auf sie ausgeübten Druckes zersprengt wird.

Die Empfindlichkeit resp. Widerstandsfähigkeit in ersterem Sinne beruht offenbar auf specifischen Structurverhältnissen innerhalb des Plasmas, über deren Natur sich vorläufig nichts Bestimmtes sagen lässt. Die Empfindlichkeit des Pollens in letzterer Beziehung kann auf zwei Wegen herabgesetzt werden; entweder durch Erhöhung der Zugfestigkeit resp. Dehnbarkeit der Membran oder durch Verminderung der im Vacuolensaft enthaltenen osmotisch wirksamen Stoffquantitäten.

Bei einer näheren Untersuchung der chemischen Inhaltsbestandtheile der Pollenkörner hat sich nun die bemerkenswerthe Thatsache herausgestellt, dass die Pollenkörner der Anemophilen fast ausnahmslos stärkehaltig sind. Wie Molisch hervorgehoben hat 1) und wie es übrigens schon durch die Arbeiten von Mangin²) und Elfving³) bekannt war, ist Vorkommen von Stärke bei den Pollenkörnern an und für sich keineswegs eine Seltenheit; auffallend ist aber nicht nur das constante Vorkommen von Stärke bei dem anemophilen Pollen, sondern auch die Grösse der auftretenden Stärkequantitäten — die Pollenzelle ist meistens ganz von Stärkekörnern erfüllt 4). Da nun die Pollenkörner der Anemophilen meistens gegen Benetzung sehr resistent sind 4), erscheint es, da die osmotische Wirkung der Stärke gleich Null ist, sehr naheliegend, die Widerstandsfähigkeit des anemophilen Pollens mit dem constanten Stärkegehalt in causalen Zusammenhang zu bringen. Indessen lehrt die Untersuchung des entomophilen Pollens, dass eine Widerstandsfähigkeit sehr gut zu Stande kommen kann, ohne dass deshalb die Reservestoffe als Stärke aufgespeichert werden müssen. Der Pollen der widerstandsfähigsten entomophilen Formen, beispielsweise Sempervivum hirtum

¹⁾ l. c., p. 18.

²⁾ l. c., p. 317.

³⁾ I. c., p. 15 u. s. w.

⁴⁾ Näheres hierüber wird in einer nächstens erscheinenden Arbeit über die Biologie des anemophilen Pollens mitgetheilt werden.

und Lobelia cardinalis, ist fast gänzlich stärkefrei¹), während dagegen die explosiv platzenden Pollenkörner von Geranium pratense und Althaea rosea kolossale Stärkemengen enthalten. Auch bei den Anemophilen, deren Widerstandsfähigkeit in bestimmten Fällen verschieden ist, lassen sich keine Beziehungen zwischen Stärkereichthum und Widerstandsfähigkeit constatiren.

Dazu kommt, dass sich das Platzen der Pollenkörner wenigstens in vielen Fällen nicht auf einfache osmotische Vorgänge zurückführen lässt. Das lehrt ja schon die von van Tieghem und Molisch constatirte Thatsache, dass das Platzen der Pollenkörner keineswegs von der osmotischen Wirkung der Kulturflüssigkeit abhängt. So fand z. B. van Tieghem²), dass der Pollen von Ricinus communis sehr ausgiebig in Gummilösungen nicht aber in destillirtem Wasser platzt. Analoge Beobachtungen haben Correns³) an Primula acaulis und ich an Aesculus Pavia und vielen anderen Pflanzen gemacht⁴). Offenbar waren hierbei Veränderungen im Dickenwachsthum oder der Dehnbarkeit der Intine in nicht zu übersehender Weise mit im Spiel.

Demnach haben einige Bestimmungen der zur Zersprengung der Membran nöthigen Drucksteigerung nur einen sehr geringen Werth. Als beispielsweise der Pollen von Lobelia cardinalis nach einstündigem Verweilen in dreiprocentiger Rohrzuckerlösung in destillirtes Wasser übergeführt wurde, traten sehr zahlreiche Platzungen ein, und noch bei Ueberführung aus 2 % Rohrzuckerlösung in destillirtes Wasser platzten eine erhebliche Anzahl Körner. Bei Ueberführung aus einprocentiger Rohrzuckerlösung in destillirtes Wasser wurden dagegen keine Platzungen wahrgenommen. Da nach Pfeffer b die durch eine zweiprocentige Rohrzuckerlösung hervorgebrachte Druckhöhe 101,6 cm Hg beträgt,

Die mikrochemische Untersuchung spricht dafür, dass die Kohlehydrate in diesen Fällen als schwach osmotisch wirkende Dextrine auftreten. (Erst nach Inversion mit HCl erfolgte Kupferreduction.)

²⁾ l. c., p. 319.

³⁾ Kulturversuche mit dem Pollen von Primula acaulis. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. VII, p. 265.

⁴⁾ Der Pollen von Aesculus Pavia keimt sehr sehön in destillirtem Wasser, platzt aber zum allergrössten Theile in 30 procentiger Rohrzuckerlösung.

⁵⁾ Osmotische Untersuchungen, p. 81.

ist also der osmotische Druck, der bei Lobelia cardinalis ein Platzen der Intine herbeiführen kann, gleich 1,3 Atmosphären.

Analoge Versuche mit ganz denselben Resultaten wurden theils mit anderen Lobelia-Arten, theils mit Nicotiana macrophylla und Glaucium luteum ausgeführt. Indessen erhält man in dieser Weise nur eine Vorstellung von der zur Zersprengung der Intine nöthigen Drucksteigerung, nicht aber von dem thatsächlich vorhandenen Drucke. Hier lässt die plasmolytische Methode aus Gründen, die schon entwickelt sind, vollständig im Stich¹), und es muss deshalb zugestanden werden, dass sich über die Ursachen der Widerstandsfähigkeit des ungeschützten Pollens zur Zeit nichts Bestimmtes sagen lässt.

VIII. Die Bedeutung der Schutzmittel und das Platzen des Pollens vom biologischen Gesichtspunkte.

Die Thatsache, dass der Pollen sehr vieler Pflanzen vom Wasser gar nicht beschädigt wird, steht in ziemlich scharfem Widerspruche mit der landläufigen Ansicht der Blüthenbiologen. Gewöhnlich wird ja angenommen, das Platzen der Pollenkörner im Wasser wäre eine nothwendige Begleiterscheinung gewisser Eigenschaften, welche dem Pollen das Austreiben der Schläuche ermöglichen, eine lästige conditio sine qua non, gegen deren üble Folgen sich die Pflanzen durch allerlei sinnreiche Einrich-Die mitgetheilten Beobachtungen tungen schützen müssten. lehren aber, dass dies keineswegs der Fall ist, und hiermit harmonirt auch die schon öfters erwähnte Thatsache, dass so viele Pflanzen jeden Pollenschutz entbehren. Es braucht ja eigentlich nur an die Capparidaceen mit ihren, man möchte fast sagen demonstrativ exponirten Sexualorganen erinnert zu werden, um die Kerner'sche Ansicht von der Unentbehrlichkeit der fraglichen Schutzmittel über den Haufen zu werfen. Im Gegentheil bekommt man oft den Eindruck, dass es den Pflanzen gar nicht daran gelegen ist, den Pollen gegen Regen zu schützen,

Cfr. p. 7. Auch Harnstoff, der, wie de Vries gezeigt hat, gewöhnlich ziemlich langsam durch das Plasma eindringt, wirkt zu giftig auf den Pollen, um hier in Betracht zu kommen.