- Wieler, A., Beiträge zur Kenntnis der Jahrringbildung und des Dickenwachstums. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1887. 18, S. 70—132.)
- Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchyms. (Jahrbücher f. wiss. Botan. 1898. 32, S. 503—524.)
- Wilhelm, K., Die Verdoppelung des Jahrringes. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1883. 1, S. 216-220.)
- Wordsdell, W. C., The Origin and Meaning of Medullary (intraxylary)
 Phloem in the Stems of Dicotyledons. I. Cucurbitaceae. (Annals of
 Botany. 1915. 29, p. 567—590.)
- Zellner, J., Beiträge zur vergleichenden Pflanzenchemie. I. Über Lythrum Salicaria L. (Sitzungsberichte Akad. Wiss. Wien. 1921. 130 II b, S. 303—308.)

Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung.

Von

Franz Pohl (Prag).

(Mit 1 Abbildung im Text.)

1. Einleitung.

Die äußere Morphologie des Pollenkornes wurde, soweit mir bekannt, noch nicht für die Aufschließung verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb größerer Reihen des Pflanzenreiches verwertet. Fischer (1890, S. 65 f.) konnte in seiner schönen und wertvollen Dissertation nur feststellen, daß bei den einzelnen Reihen des Systems vor allem die Ausgestaltung der Exine eine Fortentwicklung zeigt: Die Exine wird stärker, ihre Skulptur mannigfaltiger und gleichzeitig werden Austrittsstellen für den Pollenschlauch angelegt. Er beobachtete ferner, daß die Exine der Gymnospermen (mit wenigen Ausnahmen) einfacher gebaut ist wie die der Monocotyledonen und diese wieder einfacher wie die der Dicotyledonen. Mohl (1834) und Fischer haben bereits darauf hingewiesen, daß das Pollenkorn mit drei Längsfalten für die Dicotyledonen, und das mit einer für die Monocotyledonen charakteristisch ist. Während meiner Pollenuntersuchungen wurde es mir jedoch immer klarer, daß wir in dem einfach längsgefalteten Pollenkorn nicht nur ein Gruppenmerkmal, sondern auch ein ausgezeichnetes entwicklungsgeschichtliches Merkmal besitzen, worüber ich im folgenden berichten will¹).

Die Ausbildung der Längsfalte beruht bei den Gymnospermen und Angiospermen auf einer Zusammenziehung (Volumsverminderung) der Mikrospore infolge Austrocknung. Im Bereiche der Falten ist die Exine gewöhnlich dünner (Schacht, 1860). Wird einem ausgetrockneten Pollenkorn Gelegenheit zur Wasseraufnahme geboten, so gleicht sich die Falte wieder aus, und das im trockenen

¹⁾ Es werden hierbei verschiedene Probleme angeschnitten werden, die entweder noch nicht genügend geklärt sind oder für welche die Beobachtung von weiteren und ergänzenden Tatsachen noch notwendig sein wird. Ich werde mich in der nächsten Zeit damit noch eingehender beschäftigen.

Zustande oft längliche Pollenkorn rundet sich mehr oder weniger zu einer Kugel ab¹).

Unter den Gymnospermen gibt es eine ganze Reihe von Arten, welche mit einer Längsfalte versehene Pollenkörner zeigen: Cycas, Zamia, Macrozamia, Ceratozamia, Ginkgo, Abies, Picea, Pinus, Podocarpus, Ephedra²). Diejenigen Mikrosporen, welche zwei Flugblasen tragen, haben die Längsfalte zwischen den beiden Luftsäcken. Es braucht wohl kaum erst hervorgehoben zu werden, daß die Luftsäcke bereits sekundäre Bildungen sind. Aber trotz dieser weiteren sekundären Differenzierung bleibt als Grundform doch eine Mikrospore mit nur einer Längsfalte erhalten³). Bei Ginkgo ist beispielsweise ganz ähnlich wie bei den Monocotyledonen die Exine im Bereiche der Längsfalte verdünnt (Strasburger 1872, S. 130). Für die übrigen Gymnospermen konnte ich in dieser Richtung keine Angaben in der Literatur finden. Es dürften sich jedoch alle Pollenkörner, bei welchen sich die Falte im Wasser ausgleicht, ähnlich verhalten.4) Beim Auskeimen reißt bei den Gymnospermen die Exine, nachdem sich die Falte durch Wasseraufnahme ausgeglichen hat, in der ehemaligen Falte auf (manchmal wird die Exine gänzlich abgeworfen), und an der gleichen Stelle wächst die Intine zum Pollenschlauch aus (Strasburger 1872; Juranyi 1872; Fischer 1890)⁵).

2. Die morphologische Gleichwertigkeit der Längsfalte verschiedener Pollenarten.

Wenn die Längsfalte des Angiospermen- und Gymnospermen-Pollens als phylogenetisches Merkmal verwertet werden soll, so muß vorerst untersucht werden, ob ihre Falten überhaupt gegenseitig vergleichbar, also morphologisch gleichwertig sind. Es ist für diese Frage nur die Lage der Falte und die Ursprungsstelle des Pollenschlauches bedeutungsvoll; dagegen ist es belanglos, ob der Pollenschlauch noch bewegliche Spermatozoiden oder unbewegliche Kerne führt und so entweder noch die ursprüngliche Bedeutung eines Haustoriums (Pilger 1926, S. 68) oder bereits die eines Transportschlauches für die unbeweglichen Geschlechtskerne besitzt.

Der Angiospermen-Pollen keimt, wie man immer beobachten kann, aus den hierzu eigens präformierten Stellen, also der gefaltete Pollen aus den Falten. In Wasser gebracht, platzt der Pollen ja auch immer dort, wo bei der Keimung der Schlauch austreibt. Es erfolgt mithin die Auskeimung des einfach längsgefalteten Gymnospermen- und Angiospermen-Pollens an der gleichen, hierzu eigens vorgebildeten Stelle, in der Längsfalte. Letztere ist also der morphologisch präformierte Ort, an dem die Auskeimung erfolgt, und Pollenkörner mit einer Längsfalte besitzen dann nur

e i n e für das Auskeimen vorgebildete Stelle.

Soll die Längsfalte der Gymnospermen-Pollenkörner der der Angiospermen- morphologisch gleichwertig sein, so muß auch ihre Lage zu den beiden Polen des Pollenkorns übereinstimmen. Auch Goebel (1923, S. 1538) betont, daß für eine morphologische Gleichwertigkeit der Pollenschläuche die gleichen Beziehungen zwischen dem Ort der Schlauchbildung und der Polarität der Mikrospore notwendig sind. Diese Beziehungen geben uns ein wichtiges Kriterium für die Beurteilung der morphologischen Gleichwertigkeit der Angiospermen- und Gymnospermen-Längsfalte in die Hand. Goebel (l. c.) nennt die Seite der Mikrospore, welche der Wand der Pollenmutterzelle zugekehrt ist "Basis"; und die den Schwesterzellen zugekehrten Teile "Spitze". Er fand, daß bei Pinus Pumilio die Prothallienbildung an der "Spitze", die Schlauchbildung an der "Basis" erfolgt. Zur Beurteilung dieser Beziehungen bei den Angiospermen zieht Goebel eine Zeichnung Hirmers von Maxillaria variabilis heran, und er fügt gleichzeitig die Bemerkung hinzu: "und ebenso werden sich wohl die anderen verhalten". Bei dieser Art verhält sich nun die Lage der Pollenkerne zur Polarität gerade umgekehrt wie bei Pinus: Antheridiumzelle nach außen, Schlauchzelle nach innen.

Es würden sich mithin nach Goebel¹) die Beziehungen zwischen Polarität und Schlauchbildung (Lage der beiden Kerne

¹⁾ Es scheint, daß sich nicht alle Pollenarten in der gleichen Weise verhalten. So gibt Schacht (1860, S. 145) für Zamia und Fischer (1890, S. 29) für Macrozamia an, daß sich die Längsfalte im Wasser nicht ausgleicht. Hingegen berichtet Juranyi (1872, S. 393 f.), daß sich bei Ceratozamia longifolia die Längsfalte im Wasser ausgleicht.

²) Ebenso wie die Längsfalte von Zamia und Macrozamia (vgl. Anm.1, S.60) verhalten sich die zahlreichen "Falten" (Leisten) des Gnetalen-Pollens, die jedoch von der bei der Monocotyledonen-Form des Pollens auftretenden Längsfalte morphologisch verschieden sind (vgl. hierzu Strasburger 1872, Fig. 16 bis 21, Taf. XIV.). Neben diesen zahlreichen "Falten" kann bei den Gnetalen das Pollenkorn im trockenen Zustande auch noch eine richtige Längsfalte besitzen, die sich im Wasser ausgleicht. So bildet Strasburger (l. c.) in einer feutlichen Längsfalte ab. Diese Längsfalte ist nur an der das "trockene" Pollenkorn darstellenden Figur 17 zu sehen, so daß die Falte also ebenfalls durch Austrocknung zustande kommt.

⁽Unter "trockenem" Pollen verstehe ich den Pollen in dem Zustande, wie er normaler Weise aus den Antheren entlassen wird. Der Gegensatz hierzu ist der gequollene Pollen.)

³⁾ Es kann innerhalb einer Familie bei verschiedenen Arten die Zahl der Luftsäcke wechseln oder sie können bei verschiedenen Arten der gleichen Familie auch gänzlich verschwinden. Ein solches Verhalten zeigen nach Pilger (1926, S. 219) die Podocarpaceen.

⁴⁾ Die Angaben über die Gestalt der Pollenkörner und über die Zahl der Falten entstammen zum größten Teil den Arbeiten von Mohl (1834) und Fischer (1890); teilweise auch eigenen Untersuchungen. Der Einfachheit wegen soll manchmal das Literaturzitat weggelassen werden. Angaben über kritische Arten wurden, soweit mir Material zur Verfügung stand, nachgeprüft.

⁵) Nach Strasburger (1872, S. 126) treibt der Pollen von *Pinus Pumilio* manchmal neben den beiden Flügeln zwei Schläuche. Dies scheint jedoch bei Pollenkörnern mit Luftsäcken nicht die Regel zu sein, denn in allen Figuren, welche ich sah, ist der Pollenschlauch zwischen den beiden Flügeln eingezeichnet.

¹⁾ Er betont hierbei ausdrücklich, daß nicht bei allen Angiospermen der Ort der Keimung bereits vorher bestimmt ist (Cucurbita, Campanula u. a.).

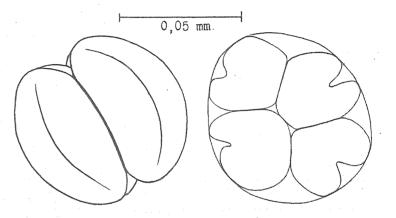
in der Mikrospore) bei den Gymnospermen und Angiospermen gerade umgekehrt verhalten. Unsere Untersuchung gilt jedoch nicht der Lage der Pollenkerne, sondern der Lage der Längsfalte und dem Orte der Schlauchbildung zur Polarität der Mikrospore. Hierzu will ich schon jetzt einige Beobachtungen aus meinen Untersuchungen über die Keimung von Pollentetraden mitteilen¹), vorerst jedoch die entsprechenden Beobachtungen von Schacht anführen. Bei Fourcroya gigantea sind nach Schacht (1860, S. 139 und Taf. XIV, Fig. 10, 11) vier kugelige Pollenkörner so miteinander verwachsen, daß in der Mitte ein freier Raum bleibt. "Die Exine ist hier nach der freien Seite etwas stark verdickt, und die Austrittsstelle für den Pollenschlauch ist in einer Falte der freien Seite" ("Basis") gelegen. Nach dem gleichen Autor keimen die aus dem "Innern eines Pollinariums" genommenen Tetraden von Himantoglossum hircinum (wie auch seine Fig. 12, 13, Taf. XIV deutlich zeigen) ebenfalls an der "Basis" aus. Obwohl diese Tetraden keine Exine besitzen, erfolgt trotzdem das Austreten des Pollenschlauches an der "Basis".2)

Die Tetraden von Drosera capensis, Erica arborea, Rhododendron indicum und Luzula campestris lassen nach meinen Beobachtungen den Schlauch ebenfalls an der freien Seite der Mikrosporen austreten. Sie besitzen ja dort bereits präformierte Austrittsstellen. Hingegen keimen die zu 16 vereinigten Pollenkörner von Acacia alata in den Ecken der Radialwände ("Spitze" im Sinne Goebels). Dies hat aber meiner Ansicht nach hier seine Ursache wieder darin, daß die Exine an der Basis äußerst dick ist und außer Skulpturen keine richtigen Keimporen besitzt (also ähnlich wie bei den Orchideen-Pollinien), während sie an der "Spitze" außerordentlich dünn ist³). Bei der Keimung wird der Verband der Pollenkörner gesprengt, und man sieht die einzelnen Schläuche aus den Fugen der Pollengruppe (fälschlich "Tetrade") hervortreten.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei Pollenkörnern, bei denen die einzelnen Pollenkörner ebenfalls einmal längsgefaltet, aber frei und nicht zu Tetraden verwachsen sind? Hierzu untersuchte ich vorläufig die Amaryllidaceae Curculigo latifolia Ait. Querschnitte ganz junger Blütenknospen wurden in reines Anilinöl, das mit Fuchsin gefärbt wurde, gegeben und darin mehrere Stunden belassen. Dadurch wurde eine Quellung der Pollenkörner durch

1) Verschiedene noch nicht abgeschlossene Untersuchungen zur Morphologie und Ökologie des Pollens sind im Gange, über die ich später berichten werde.

Wasseraufnahme verhindert, so daß die Tetraden, wenigstens teilweise, infolge des Ausbleibens von Quellungen nicht auseinanderwichen und ihre ursprüngliche Lage, in der sie zur Ausbildung kamen, beibehielten. In der linken Figur sind die vier Schwesterzellen noch im ursprünglichen Verbande, die zwei unteren durch die beiden übergelagerten zum größten Teil verdeckt. Die Pollenmutterzellmembran ist bereits aufgelöst und die Außenseite der Pollenmembran ist im Gegensatz zum reifen Pollenkorn, bei dem sie schwach körnig erscheint, noch glatt. Der Zellinhalt erschien in dem Einschlußmedium vollkommen homogen. Nach einem leisen Druck auf das Deckglas wichen die vier Pollenkörner auseinander. Die rechte Figur zeigt ein jüngeres Stadium einer Tetrade in der Aufsicht. Die Pollenmutterzellmembran ist noch



Curqulico latifolia.

Noch zu Tetraden beisammenliegende Pollenkörner mit je einer an der "Basis" angelegten Längsfalte. (Erklärung im Text.)

als zarte Haut erhalten. Die Pollenmembran selbst ist noch sehr dünn. Durch beide Figuren wird veranschaulicht, daß die Längsfalte an der "Basis" des Pollenkornes angelegt wird. Also genau so, wie es bereits Goebel (l. c.) für die Gymnospermen bei Pinus Pumilio fand. Nach der Lage der Längsfalte bei den zu Tetraden verwachsenen Pollenkörnern von Drimys und Fourcroya war es wohl auch für die unverwachsenen und nur mit einer Längsfalte versehenen Pollenkörner der übrigen Angiospermen nicht anders zu erwarten. Daher ist kaum anzunehmen, daß die Längsfalte bei anderen Arten nicht ebenfalls an der "Basis" angelegt wird.

Es ist mithin die einfache Längsfalte des Angiospermen-Pollens der des Gymnospermen-Pollens morphologisch gleichwertig, denn es besteht kein Unterschied in der Lage der Falte und in der Austrittsstelle des Pollen-

²⁾ Nach meiner Auffassung dürften nicht alle Tetraden eines Orchideenpolliniums geeignete Untersuchungsobjekte dazu sein, um die Beziehungen zwischen
Polarität und Schlauchbildung klar zu stellen; denn die Massulae der meisten
Orchidaceen bilden nach Fischer (S. 18, 20) nur an der Außenfläche eine
Exine, aber "als zusammenhängende Membran" aus, während die verwachsenen
Seitenwände überhaupt keine Exine besitzen (Schacht 1860, S. 140;
Fischer I. c.). So werden zumindest die peripheren Tetraden schon von vornherein unter anderen Bedingungen bei der Keimung stehen und es wird ein Austritt des Pollenschlauches an der "Basis" unmöglich werden.

³⁾ Vgl. hierzu auch Rosanoff, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der Mimosaceae. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IV.

schlauches zur Polarität der Mikrospore. Hingegen scheintes, daß bei Gymnospermen und Angiospermen die Lage der Kerne in der Mikrospore zur Polarität derselben in den beiden Klassen gerade umgekehrt ist. Dies beweist aber nur, daß die Lage der Längsfalte und mit ihr die Austrittsstelle für den Pollenschlauch ein Merkmal ist, das sich über die Umstellung der Kerne hinaus erhalten hat und gerade deshalb für die Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen besonders wertvoll sein wird.

3. Die systematische Verbreitung des einfaltigen Pollenkornes.

Die systematische Verbreitung des ein mal längsgefalteten Pollenkornes bei den rezenten Gymnospermen wurde bereits oben (S. 60) behandelt. Ähnlich wie der Pollen der Cycadaceen besitzen auch die Mikrosporen der ausgestorbenen Bennettitinae (Potonie — Gothan 1921, S. 271, 282) eine Längsfalte. Selbst unter den Cycadofilices zeigt z.B. Codonotheca Sell. längliche Mikrosporen mit einer Längsfalte (Gothan 1926, S. 40 und Fig. 42 b). Ob die Falte an den Mikrosporen der ausgestorbenen Arten ebenfalls ein Homologon zur Falte rezenter Arten darstellt, ist nicht zu entscheiden. Es erscheint mir jedoch wenigstens für die Bennettitinae nicht als unwahrscheinlich.

Bei den Dicotyledonen sind im Verhältnis zu der großen Menge von Arten nur wenige Mikrosporen im trockenen Zustand nur einmal längsgefaltet. Sie sind aber, was besonders bemerkenswert ist, der Gattungszahl nach am häufigsten bei den Polycarpicae vertreten: Drimys Winteri, Magnolia, Talauma, Liriodendron, Nymphaea (N. alba, N. candida),

Nuphar (N. luteum, N. advena), Myristica.

Sonst finden wir nach Mohl und Fischer den gleichen Pollentyp noch bei den Piperaceen: Piper decurrens, P. syringaefolium, P. auritum und bei der Moraceae: Coussapoa latifolia. Ich selbst fand ihn unter den Piperalen bei Enckea glaucescens Kunth., E. unguiculata Kunth, Saururus cernuus L., Anemiopsis Ludovici Salvatoris Willk. und bei der Moraceae Conocephalus acuminatus Tréc. 1)

Die größte Verbreitung besitzt der Pollen mit nur einer Längsfalte bei den Monocotyledonen. Er ist zu finden unter den

Helobiae bei: Butomaceae, Hydrocharitaceae, Aponogetonaceae:

Liliiflorae bei: Liliaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Philydraceae, Velloziaceae, Bromeliaceae, Hypoxideae, Dioscoreaceae;

Enantioblastae bei: Xyrideae;

Spadiciflorae bei: Araceae, Palmae, Pandanaceae;

Gynandrae bei: Orchidaceae.

Das für die Dicotyledonen charakteristische dreifaltige Pollenkorn ist nach Fischer (1890, S. 34) bei den Monocotyledonen "in einer von den übrigen sehr abweichenden Form" nur bei drei häufig auch in Gärten gezogenen Tulpen (Tulipa oculis solis, T. Gesneriana, T. Clusiana) zu finden. Im Verhältnis hierzu tritt der einfaltige Pollen, wie oben aus der Zusammenstellung zu ersehen ist, bei den Dicotyledonen relativ häufig in Erscheinung und sein Auftreten verbindet hier gleichzeitig verwandtschaftlich nahe oder in Beziehung stehende Gruppen. Es überrascht dabei die teilweise weitgehende Übereinstimmung mit den phylogenetischen Ansichten von Hallier (1908) und mit dem allerdings noch nicht allgemein anerkannten serodiagnostischen Stammbaum (Mez und Ziegenspeck)

4. Die phylogenetischen Beziehungen.

Hierzu interessiert uns vor allem die Frage, welche Pollenform unter den rezenten Pflanzen noch die ursprünglichste sein dürfte¹). Diese wird wohl unter den Gymnospermen zu suchen sein. In dieser Gruppe ist der einfurchige Pollen nicht der einzige, heute noch vorkommende Typ; es ist jedoch die Mannigfaltigkeit der Formen keine so große wie unter den Angiospermen. Eine Anzahl von Coniferen (z. B. Larix europaea, Cupressus macrocarpa, Taxus baccata, Cephalotaxus, Juniperus communis, Araucaria Bidwillii²) hat einen im trockenen Zustand unregelmäßig geschrumpften, aber sonst glatten Pollen, ohne Austrittsstellen, jedoch mit einer sehr stark quellbaren Intine. Dieser Pollen keimt gewöhnlich in der Weise, daß die stark quellende Intine die Exine in zwei Hälften abwirft und dann den Pollenschlauch treibt. Ob die Keimstelle auch hier in Beziehungen zur Polarität der Mikrospore steht, ist unbekannt, es wäre aber möglich.

Den, ich möchte mit einem Analogieschluß auf die Angiospermen sagen, fortgeschrittensten Pollentyp treffen wir bei der auch sonst höchst entwickelten Gymnospermenreihe, den Gnetalen. Der Pollen von Ephedra und Welwitschia ist mit mehr oder weniger zahlreichen Längsleisten versehen (vgl. auch Anm. 2, S. 60), der von Gnetum (Strasburger 1872, S. 156) ist oval bis rundlich ohne äußere Erhabenheiten, aber mit deutlichen Poren

in der Exine.

¹) Engler (1926, S. 28) übernimmt bei der morphologischen Einteilung der Pollenkörner die von Fischer (1890) aufgestellten Klassen. Er führt dann in der IV. Klasse, 1. Gruppe (Pollenkörner mit nur einer Längsfalte) ohne weitere Erklärung auch die Limnanthaceae an. Von diesem Pollen sagt jedoch Fischer (l. c., S. 33): "Ferner sei eine Form hier erwähnt, die in keine meiner Abteilungen recht passen will.... und besonders durch den dorsiventralen Bau den einfaltigen Pollenkörnern nahesteht: Limnanthes Douglasi ist im trockenen Zustand zweimal knieförmig gebogen, gequollen aber rundlich, nahe der concaven Seite verläuft je derseits eine feine körnig punktierte Falte". Es sind mithin zwei Falten vorhanden. Ich kann die Angaben von Fischer nur bestätigen.

¹) Die gestellte Frage bezieht sich nur auf die äußere Morphologie des Pollenkornes, ohne hierbei seine Kern- oder Zellverhältnisse zu berücksichtigen.

²) Letzterer nach Lopriore, G., in Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 335.

Bei der Diskussion über den ursprünglicheren Pollentyp kann wohl von den Gnetalen abgesehen werden, so daß nur die zwei Formen: der trocken einfaltige und der unregelmäßig geschrumpfte Pollen in Betracht kommen. Es ist immer schwierig zu beurteilen, ob sich ein Organ im primitiven, pro- oder regressiven Zustand befindet. Die Entscheidung darüber wird immer mehr oder weniger subjektiv sein. In unserem Falle wird jedoch die Beantwortung der gestellten Frage dadurch erleichtert, weil auch bei den Angiospermen die gleiche konvergente Erscheinung auftritt. Meiner Auffassung nach liegt nämlich bei dem trocken unregelmäßig geschrumpften Pollen ohne präformierte Austrittsstellen bereits eine Reduktionserscheinung vor, die bei sämtlichen Klassen und Unterklassen der Angiospermen wiederkehrt. So kann Fischer in seiner II. Klasse (l. c. S. 20) mit den Coniferen Vertreter aus sämtlichen Angiospermenklassen vereinigen, selbst einige gamopetale Arten. Gründe für meine Auffassung, daß der einfaltige Pollen gegenüber dem trocken unregelmäßig geschrumpften Pollen als ursprünglicherer Typ anzusehen ist, sind aber noch mehr. Die gewiß alten Reihen der Cycadinae, Ginkgoinae und einige Bennettitinae gehören ihm an. Damit stimmt ferner auch der serodiagnostische Stammbaum (Mez und Ziegenspeck, 1926) überein, in welchem die mit einfaltigem Pollen versehenen Coniferen (Abies, Picca, Pinus) als ursprüngliche Gattungen am Beginn des Coniferenastes stehen, während die dem zweiten Pollentyp der Coniferen angehörenden Gattungen (mit Ausnahme von Araucaria) auch hier bereits abgeleitet erscheinen.

Meiner Ansicht nach weist das Vorkommen des einfach längsgefalteten Pollens bei allen Reihen der Gymnospermen darauf hin, daß sie zumindest auf ähnliche Typen, wenn nicht gar auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. Wenn weiterhin auch noch die Längsfalte der Sporen der Cycadofilicine Codonotheca der des Gymnospermenpollens homolog ist, so ist dann auch eine neue Beziehung für die Ableitung der Gymnospermen über die Cycadofilicinae gefunden.

Der einfaltige Pollentyp kehrt auf dem von den Gymnospermen aufsteigenden Aste des Stammbaumes bei verschiedenen Angiospermen wieder. Der Gattungszahl nach am häufigsten bei den Polycarpicae: Drimys, Magnolia, Talauma, Liriodendron, Nymphaea, Nuphar, Myristica. Also bei Gattungen, die im serodiagnostischen Stammbaum (Mez und Ziegenspeck 1926) die Brücke von den Gymnospermen zu den Angiospermen schlagen, und gleichzeitig bei derjenigen Reihe der Angiospermen, die vor allem nach Hallier (1908, S. 106) den Anschluß (über die ausgestorbenen "Drimytomagnoliaceen") zu bennettitaceen-ähnlichen oder cycas-artigen Gymnospermen vermittelt. Jedoch an welche Reihe der Gymnospermen die Polycarpicae anzuschließen

sind, ist aus der Morphologie des Pollenkorns nicht zu entscheiden; denn der ursprüngliche Pollentyp ist bei allen Gymnospermenreihen zu finden. Es kann also danach weder die Ansicht Halliers noch die von Mez und Ziegenspeck bestätigt oder widerlegt werden.

Der Pollen der Polycarpicae gehört nicht durchwegs dem einmal gefalteten Typ an. Es breiten sich auch bereits andere Pollenformen aus (vgl. Fischer, 1890, S. 36 ff.). Schon unter den Magnoliaceen beginnt die Trennung; so zeigt der Pollen von Illicium und Kadsura bereits die typische Dicotyledonenform.

Nun besitzt auch eine Anzahl von Arten aus der Reihe der Piperalen einen einmal längsgefalteten Pollen. Wie bereits erwähnt, kommt er bei den Gattungen Piper, Enckea, Saururus und Anemiopsis vor. Die Piperalen nehmen schon seit jeher eine unsichere Stellung im System ein. Sie wurden bald zu den Monocotyledonen, bald zu den Dicotyledonen gezählt, bis sie durch den Nachweis des dicotylen Charakters des Embryos durch R. Brown entgültig als dicotyl erkannt wurden¹). Aber nichtsdestoweniger macht auch weiterhin ihre Einreihung unter die Dicotyledonen Schwierigkeiten. So sagt Wettstein noch in der zweiten Auflage seines Lehrbuches (1911, S. 521), daß "die systematische Stellung der Familie (Piperaceae) wie der ganzen Reihe sehr unsicher ist" und daß "ihre Einreihung an dieser Stelle²) nur nach allgemein morphologischen Gesichtspunkten" erfolgt. Verschiedene Autoren¹) haben bereits Beziehungen der Piperalen zu den Polycarpicae, vor allem zu den Nymphaeaceen festgestellt und auch teilweise den primitiven Charakter des Megasporangiums betont³).

Das Vorkommen von Holzgewächsen, von apocarpen (Saururus, vgl. Engler 1894, S. 2) und oberständigen Gynoeceen, die zerstreuten Gefäßbündel, die sich vom Monocotylentypus noch durch das Kambium unterscheiden, weiterhin als neues entwicklungsgeschichtliches Merkmal der bei einzelnen Arten einfaltige Pollen weisen meiner Ansicht nach zweifellos auf Bezieh ungen der Piperalen zuden Polycarpicae und vielleicht weiterhin auch zuden Monocotyledonen. Ähnliche oder gleiche Auffassungen findet man auch schon bei anderen Autoren. So hat bereits Hallier (1908, S. 160, 192, 221 ff.) die Piperalen mit den Polycarpicae

 $^{^{1}\!)}$ Vgl. hierzu bei Wettstein (1926, S. 562) und Engler (1894) die angegebene Literatur.

²) Zwischen Polygonales und Hammamelidales.

Ich zitiere ferner hier die II. Auflage des Lehrbuches Wettsteins (1911) aus dem Grunde, weil in der III. Auflage (1926) die oben angeführte Ansicht Wettsteins nicht mehr so scharf und klar zum Ausdrucke kommt.

³) Mir fehlte leider das Material, um noch andere Gattungen untersuchen zu können; insbesonders für *Houttinia* und *Myrothamnus*. Die Untersuchung von *Myrothamnus* interessierte mich deshalb, weil ihn Hallier (1908, S. 221) mit den Piperalen in Beziehung bringt. Dieser Gattung kommen nach Solere der (Syst. Anatomie der Dicotyledonen, 1899, S. 376) Pollentetraden zu. Über das Vorkommen von Falten oder Austrittsstellen wird jedoch von Solere der nichts berichtet.

in Verbindung gebracht und beide Reihen mit noch einigen anderen zu den "Proterogenen" (l. c., S. 160) zusammengefaßt. Die Ergebnisse der Serodiagnostik (Mez und Ziegenspeck 1926) entfernen allerdings die Piperaceen etwas von den Polycarpicae. Sie stellen sie gegen den Schluß eines Seitenzweiges des Stammbaums, der in seiner weiteren Fortsetzung mit Urticalen, Verticillaten und Cupuliferen endigt und ungefähr zwischen Podophyllaceae und Paramenten

phyllaceae und Ranunculaceae entspringt.

Beziehungen der Monocotyledonen zu den Piperaceen wurden schon von verschiedenen Seiten hervorgehoben (vgl. die Zusammenfassung über diese Frage bei Suessenguth 1921, S. 2, 11, 13, 16, 18, 24, 39, 55, 57, 70). Die Annahme einer entwicklungsgeschichtlichen Abhängigkeit der Monocotyledonen (s. str. Arales) von den Piperalen wurde durch folgende Umstände gestützt: durch die Anordnung der Gefäßbündel, durch den Bau der Blüten (der z. B. bei Enckea dem von Pothos nahesteht [Suessenguth 1. c., S. 39]) und Inflorescenzen (spathaähnliche Bildungen bei Saururaceae) und durch den Bau des vielkernigen Embryosackes. Hierzu kommt als neues Merkmal, daß bei verschiedenen Gattungen der Piperalen und Aralen die länglichen Pollenkörner mit einer Längsfalte versehen sind. Hingegen stimmt die Pollenentwicklung bei Araceen und Piperaceen nicht überein (Suessenguth 1. c., S. 11).

Ähnlich wie bei den Polycarpicae ist auch bei den Piperalen das Pollenkorn mit einer Längsfalte nicht der alleinige Typ. So zeigt der Pollen von *Chloranthus inconspicuus* 5 bis 6 Austrittsstellen im Äquator und der von *Peperomia resedaeflora* ist faltenlos und ohne Austrittsstellen (Fischer l.c., S. 23, 21).

Bei den bisher behandelten Reihen der Angiospermen und Gymnospermen stimmen die entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge, welche sich aus dem gemeinsamen Besitz der gleichen Pollenform ergeben, gut mit den auch nach anderen Methoden der Systematik und Phylogenie gewonnenen Ergebnissen überein. Hingegen macht das Vorkommen unseres Pollentyps bei der letzten Reihe der Dicotyledonen, für die er angegeben wird, der entwicklungsgeschichtlichen Deutung noch insofern einige Schwierigkeiten, als die sich hieraus ergebenden verwandtschaftlichen Zusammenhänge noch nicht genügend klar sind. Es wurde bereits erwähnt, daß unter den Moraceen bei zwei Arten Pollenkörner mit einer Längsfalte festgestellt werden konnten.1) Hinsichtlich der verwandtschaftlichen Zusammenhänge, die sich daraus ergeben, möchte ich folgendes bemerken. Da die Längsfalte des Pollenkorns ein so einfaches und ursprüngliches phylogenetisches Merkmal darstellt, das sonst nur bei näher verwandten und relativ ursprünglichen Reihen auftritt, kann ich mich nicht zu der Annahme entschließen, daß das Vorkommen der genannten Pollenform bei den Moraceen durch eine Konvergenz in der Entwicklung bedingt sein sollte und nicht durch verwandtschaftliche Anklänge an Reihen, bei denen der gleiche Pollentyp ebenfalls zu finden ist. Letztere scheinen auch tatsächlich vielleicht zu den Piperalen zu bestehen; denn im Koenigsberger Stammbaum 1926 (Mez und Ziegenspeck) stehen Moraceae und Piperaceae auf zwei benachbarten Seitenästen nebeneinander. Wenn auch diese Beziehungen noch nicht durch andere Methoden der Systematik bewiesen sind, so haben sie doch, auch infolge des Vorhandenseins unseres Pollentypes bei beiden Familien, eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich.

Auch für die entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Monocotyledonen zu den Polycarpicae wird das beiden gemeinsame Vorkommen von Pollenkörnern mit einer Längsfalte zu einem weiteren und meines Wissens bisher wenig oder gar nicht beachteten Beweis. Unser Pollentyp besitzt seine größte Verbreitung bei den Monocotyledonen, und er ist bei den meisten Reihen derselben (vgl. oben S. 65), insbesondere bei den Liliifloren vertreten. Merkwürdigerweise besitzen ihn die Alismataceen nicht, und er kommt unter den Helobien nur bei den Butomaceen, Hydrocharitaceen und Aponogetonaceen vor. Das Fehlen des einfaltigen Pollens bei den Alismataceen erscheint vielleicht durch folgende Beziehungen erklärlich. Nitzschke (n. Suessenguth 1921, S. 12) fand nämlich auf Grund seiner Untersuchungen über den Bau des Embryosackes und der Samenanlage, daß die Butomaceen den Nymphaeaceen und die Alismataceen den Ranunculaceen nahestehen. In ähnlicher Weise äußert sich auch Suessenguth (l. c., S. 42 f.) auf Grund des Baues der Blüte. Ebenso stimmen nun auch die Pollenformen überein. So besitzen nach Fischer (1890, S. 26 ff.) die Alismataceen und eine größere Anzahl von Ranunculaceen Pollenkörner, die eine mehr oder weniger große Zahl von Austrittsstellen regelmäßig über die Exine verteilt zeigen. Andererseits haben einige Nymphaeaceen und Butomaceen einfaltige Pollen. Soweit ich die Literatur übersehe, fehlt unter den Monocotyledonen der Pollen mit einer Längsfalte nur den Reihen der Cyperalen, Glumifloren und Scitamineen.

Das einmal längsgefaltete Pollenkorn ist also, wie aus seiner systematischen Verbreitung hervorgeht, nicht nur ein sehr alter Typ, sondern auch im hohen Grade phylogenetisch verwertbar. Es kommt bei sämtlichen Reihen der Gymnospermen vor, andererseits fehlt es den stark abgeleiteten Gamopetalen gänzlich und ebenso den vorgeschritteneren Reihen und Endgliedern der Monochlamideae und Dialypetalae¹). Nur bei den Monocotyledonen ist es nicht in

¹⁾ Für andere Artocapeen gibt Mohl (1834, S. 81) abweichende Formen an.

¹⁾ Ich behalte diese Gruppenbezeichnung aus Konventionsgründen bei, ohne Rücksicht darauf zu nehmen, ob die beiden Gruppen natürlich sind oder nicht.

dem Maße von anderen Formen abgelöst wie bei den Dicotyledonen. Man kann ferner aus der systematischen Verteilung des einfaltigen Pollenkorns mit großer Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß die Entwicklung nicht den umgekehrten Weg gegangen ist und daß die "Monocotylenform" des Pollens aus der "Dicotylenform" hervorgegangen ist. Es hat sich vielmehr die erstere bei relativ ursprünglichen und untereinander verwandten Reihen erhalten und sie kommt deshalb auch unter den Dicotyledonen noch bei derjenigen Reihe vor, welche den Anschluß an die Gymnospermen vermittelt, und bei den Reihen, welche zu letzterer in engeren verwandtschaftlichen Beziehungen stehen.

Für die direkte Ableitung des Dicotylenpollens mit drei Längsfalten aus dem Monocotylentyp fehlt noch die Beobachtung einer größeren Anzahl von Übergangsformen. Sie scheint jedoch nicht unmöglich zu sein und vielleicht sind die Pollenkörner der drei von Fischer (1890, S. 34) untersuchten Tulpenarten (vgl. oben S. 65) schon als Übergangsformen anzusehen. Hingegen sind für die Fortbildungsfähigkeit des Dicotylentyps von Fischer (l. c., S. 34 f.) schon eine größere Anzahl von Beobachtungen gemacht. Neben den üblichen drei Falten können innerhalb der gleichen Art auch Formen mit mehr oder weniger zahlreichen Falten auftreten.

Legen wir uns nun noch die Frage vor, ob die einmal längsgefalteten Pollenkörner auch in einer gewissen Abhängig keit von der Art der Scheidewandbildung innerhalb der Pollenmutterzelle stehen. Nach Schürhoff (1927, S. 245) und anderen (ich verweise auf das Sammelreferat bei Täckholm und Söderberg 1917/18, S. 8 ff.) ist die sukzedane Scheidewandbildung bei der Entwicklung der Pollenkörner für die Monocotyledonen, die simultane für die Dicotyledonen charakteristisch. Die genannten Autoren halten den ersterwähnten Typ für den phylogenetisch älteren, während Suessenguth (1921, S. 3) gerade der gegenteiligen Ansicht ist. Es ist besonders bemerkenswert, daß gerade wieder eine Anzahl von Polycarpicae dem ersten Typ angehören. Nach den bisher bekannten Tatsachen haben jedoch Arten, welchen der "Monocotylen"- oder sukzedane Typ zukommt, nicht immer Pollenkörner mit einer Längsfalte, z. B. Taxus, Aristolochia, verschiedene Apocynaceen und Asclepiadaceen1). Andererseits geht die Scheidewandbildung bei den Pollenkörnern der Orchidaceen (mit Ausnahmen), Ginkgoales und Coniferen (ausgenommen Taxus), die zum Teil einfaltigen Pollen besitzen, auf den simultanen Modus zurück. Ferner gehören die Gattungen Liriodendron und Magnolia, deren Pollenkörner ebenfalls nur einmal gefaltet sind, dem "Furchungstypus" an, wie Schürhoff (l.c., S. 246 f.) diese besondere Art der Scheidewandbildung nennt. Schon aus diesen wenigen Beispielen geht hervor, daß bei der Entwicklung

des einfaltigen Pollenkorns die Scheide-wandbildung nicht immer an den "Mono-cotylentypus" gebunden sein muß. Man ersieht daraus, daß die Längsfalte des Pollens ein Merkmal ist, das nicht nur der Umstellung der Pollenkerne, sondern auch der Änderung des Scheidewandbildungsmodus standzuhalten scheint. Ohne Rücksicht darauf zu nehmen, welche Art der Scheidewandbildung als phylogenetisch älter zu betrachten ist, wird man auf Grund der stark ungesetzmäßigen systematischen Verteilung der beiden Typen doch nur zu dem Schluß gelangen können, daß sich aus dem Erscheinen des einen oder des anderen Scheidewandbildungsmodus bei den verschiedenen Reihen des Systems keine so klaren verwandtschaftlichen Zusammenhänge ergeben, wie sie durch das Auftreten des einfaltigen Pollenkorns hergestellt werden.

Zusammenfassung.

Die Längsfalte des Gymnospermen- und Angiospermen-Pollens ist nach unseren heutigen Kenntnissen derjenige Ort, an dem die Auskeimung des Pollenschlauches erfolgt. Goebel (1923, S. 1538) hat bereits bei Pinus Pumilio für die Gymnospermen gezeigt, daß die Längsfalte an der "Basis" des Pollenkorns angelegt wird. In gleicher Weise entwickelt sie sich auch bei den Angiospermen; sie befindet sich nach meinen Untersuchungen bei den freien Pollenkörnern von Curculigo latifolia ebenfalls an der "Basis" des Pollenkorns (vgl. die Fig. S. 63). Ebenso sind die zu Tetraden verwachsenen Pollenkörner von Drimys Winteri (Fischer 1890, S. 32) und von Fourcroya gigantea (Schacht 1860, S. 139) an der freien Seite ("Basis") einmal längsgefaltet. Daraus ergibt sich, daß die Längsfalte des Gymnospermenpollens der des Angiospermenpollens morphologisch gleichwertig ist, und daß sie infolgedessen auch als phylogenetisches Merkmal verwertet werden kann.

Unter den verschiedenen Pollenformen der Gymnospermen wird der einfaltige Pollen als der ursprünglichere Typ angesehen. Der im trockenen Zustand unregelmäßig geschrumpfte mit einer stark quellenden Intine, aber mit scheinbar keiner vorher fixierten Austrittsstelle versehene Pollen gewisser Coniferen (Taxus, Juniperus u. a.) stellt wahrscheinlich bereits eine reduzierte Form dar; denn der gleiche Reduktionsvorgang wiederholt sich selbst bei hochentwickelten Angiospermen, so selbst bei einzelnen gamopetalen Arten. Da sämtliche Reihen der Gymnospermen wenigstens teilweise dem phylogenetisch ursprünglicheren Pollentyp mit nur einer Längsfalte angehören, dürften sie entweder auf ähnliche Vorfahren oder wenn nicht gar

auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen.

Auf dem von den Gymnospermen aufsteigenden Aste des Stammbaumes kehrt der einmal gefaltete Pollen der Gattungszahl nach am häufigsten bei den Polycarpicae wieder. Es läßt

¹⁾ Die Angaben über die Art der Scheidewandbildung entnehme ich aus Schürhoff (1927) und Täckholm und Söderberg (1917/18).

uns jedoch die Morphologie des Pollens bei der Frage im Stich. an welche Reihe der Gymnospermen die Polycarpicae anzuschließen sind; denn Pollen mit einer Längsfalte finden sich unter den Gymnospermen bei allen Reihen. Hinsichtlich des direkten Anschlusses der Polycarpicae an die Gymnospermen stimmen also die Ergebnisse sowohl mit den allerdings noch nicht allgemein anerkannten Befunden der Serodiagnostik (Mez und Ziegenspeck 1921) als auch mit den von Hallier vertretenen Ansichten überein. Das Vorkommen des länglichen und einfaltigen Pollens bei verschiedenen Piperalen weist auf entwicklungsgeschichtliche Beziehungen dieser Reihe, die schon immer eine systematisch unsichere Stellung eingenommen hat (vgl. Wettstein 1911, S. 521), zu den Polycarpicae und weiterhin zu den Monocotyledonen. Mit den ersteren hat sie auch bereits Hallier (1908, S. 160, 192, 221 f.) in verwandtschaftliche Beziehungen gebracht. Das Erscheinen des einfaltigen Pollens bei zwei Arten aus der Familie der Moraceen macht der entwicklungsgeschichtlichen Deutung noch insofern Schwierigkeiten, als die verwandtschaftlichen Beziehungen, die sich daraus ergeben, noch nicht genügend klar sind. Es stehen allerdings Piperaceen und Moraceen im serodiagnostischen Stammbaume 1926 auf benachbarten Ästen nebeneinander, so daß auch hier ihre nähere Verwandtschaft auf eine Reihe hinzuweisen scheint, bei der der einfaltige Pollentyp ebenfalls vorkommt.

Seine größte Verbreitung hat das einfaltige Pollenkorn bei den Monocotyledonen. Daraus ergibt sich ein weiterer, bisher wenig oder gar nicht beachteter Beweis für ihre nahe entwicklungsgeschichtliche Abhängigkeit von den Polycarpicae.

Der Pollentyp mit einer Längsfalte hat sich also bei denjenigen Reihen erhalten, welche in gegenseitigen verwandtschaft-lichen Beziehungen stehen. Aus seinem Vorkommen bei Reihen, welche entweder Anfangsglieder oder die mehr oder weniger unmittelbaren Fortsetzungen derselben in der natürlichen Entwicklung des Pflanzenreiches darstellen, kann unter Berücksichtigung dieser Tatsache darauf geschlossen werden, daß wir in der Längsfalte des Pollens ein Merkmal vor uns haben, welches hinsichtlich seiner phylogenetischen Wertigkeit noch als ein ursprüngliches Merkmal zu bezeichnen ist.

Der Modus der Scheidewandbildung innerhalb der Pollenmutterzelle steht zur Entwicklung der Pollenform nicht in der Beziehung, daß diejenigen Arten, welche dem sukzedanen Typ angehören, immer nur Pollenkörner mit einer Längsfalte besitzen. Andererseits gehen aber auch die einfaltigen Pollenkörner in ihrer Entwicklung nicht immer auf den sukzedanen Scheidewandbildungsmodus zurück.

Botanisches Institut der Deutschen Universität in Prag, im September 1927.

Zitierte Literatur.

- Engler, A., Saururaceae; Piperaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam., III. Teil, I. Hälfte, S. 1—11. Leipzig 1894.)
- Angiospermae. (Engler, Nat. Pflanzenfam. Bd. 14 a. 2. Aufl. Leipzig 1926.) Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. (Inaug.-Diss. Breslau 1890.)
- Goebel, K., Organographie der Pflanzen. III. Teil 2. Aufl. Jena 1923.
- Gothan, W., Cycadofilices. (Engler, Nat. Pflanzenfam. Bd. 13. 2. Aufl. Leipzig 1926.)
- Hallier, H., Über Juliana, eine Therebinthaceengattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXIII, 2. Abt. 1908.)
- Juranyi, L., Über den Bau und die Entwicklung des Pollens bei Ceratozamia longifolia Miqu. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII. 1872.)
- \mbox{Mez} , C. und $\mbox{Ziegenspeck}$, H., Koenigsberger serodiagnostischer Stammbaum 1926.
- Mohl, H., Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. Bern 1834.
- Pilger, R., Cycadales, Ginkgoaies, Coniferae. (Engler, Nat. Pflanzenfam. Bd. 13. 2. Aufl. Leipzig 1926.)
- Potonie, H. und Gothan, W., Lehrbuch der Palaeobotanik. 2. Aufl. Berlin 1921.
- Schacht, H., Über den Bau einiger Pollenkörner. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 2.
- Schürhoff, P. N., Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926.
- Strasburger, E., Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872.
- Suessenguth, K., Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotyledonen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXXVIII, 2. Abt. 1921.)
- Täckholm, G. und Söderberg, E., Über die Pollenentwicklung bei Cinnamomum nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. (Arkiv f. Bot. Bd. 15. Nr. 8. 1917/13.)
- Wettstein, R.v., Handbuch der systematischen Botanik. 2. Aufl. Leipzig und Wien 1911. 3. Aufl. Leipzig und Wien 1924.

zum

Botanischen Gentralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben von

Geh. Rat Uhlworm Bamberg,

A. Pascher Prag.

Band XLV.

Erste Abteilung: Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 3 Tafeln und 47 Abbildungen im Text.

1929

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.