580.5
F
v.106
n.s.v.6

ACES LIBRARY

Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Thelygonum Cynocrambe L.

Von **Hans Schneider.**

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

27 Se'15

Die vorliegende Untersuchung beschäftigt sich mit Thelygonum Cynocrambe Linné (Cynocrambe prostrata Gaertner), einem monoecischen, einjährigen Kraut der mediterranen Flora. Die unscheinbare Pflanze kommt an den Küsten und auf den Inseln des westlichen Mittelmeeres an Felsen und Mauern, unter Gestrüpp, in Oelbaumhainen, an bebauten Stellen, überhaupt an schattigen Orten sehr häufig vor (Penzig 1902, pag. 96). Schon früh zog sie durch die eigentümliche Stellung ihrer Blätter und Blüten die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich. Daher liegt auch bereits eine ziemlich umfangreiche Literatur über Thelygonum vor, durch die jedoch weder die Morphologie, noch die systematische Stellung der Pflanze völlig geklärt worden ist. Nach der zusammenfassenden Darstellung in Engler's und Prantl's „Natürlichen Pflanzenfamilien" durch V. A. Poulsen (1893) ist meines Wissens nur eine Arbeit erschienen, die sich mit Thelygonum beschäftigt, die Abhandlung von Gabriele Balicka-Iwanowska (1897) über „die Morphologie des Thelygonum Cynocrambe", deren Bedeutung vor allem in den Angaben über die Entwicklung der Blüten zu suchen ist. Leider wurde ich mit dieser Arbeit durch einen Zufall erst gegen Ende meiner Untersuchungen bekannt. Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien, die in neuerer Zeit doch als wesentliche Hilfsmittel für den Ausbau einer natürlichen Pflanzenordnung anerkannt werden (Wettstein 1911, pag. 27, 31), sind an Thelygonum noch nicht vorgenommen worden. So war es denn wünschenswert, die Pflanze noch einmal zum Gegenstande eingehender Beobachtungen und Betrachtungen zu machen.

Die zu den Untersuchungen verwandten Pflanzen verdanke ich meinem Lehrer, Geheimrat Eduard Strasburger, der sie an der Riviera sammelte und in lebendem Zustande nach Bonn sandte. Hier wurden sie von dem Techniker des Botanischen Instituts, Hubert

318382

Sieben, unter Glasglocken in Wasser gestellt, bis sie sich erholt hatten. Sodann fixierte er sie in dem bekannten Carnoyschen Gemisch.

Die Fixierung mit Eisessig-Alkohol ergab zufriedenstellende Resultate, wenn sie auch nicht so gut ausfiel, wie man es sonst von dem Gemisch erwarten darf. Insbesondere waren viele der kugeligen Pollenkörner eingedrückt und daher kalottenförmig, wodurch ihr Studium erschwert wurde. Pflanzen einer zweiten Sendung aus Italien wurden daher mit dem Gemisch von Regaud (1909, pag. 921: 3%ige wässerige Kaliumbichromatlösung 4 Vol. + Formol 1 Vol.) behandelt. Die Fixierung fiel sehr gut aus.

Das Material wurde noch ergänzt durch Früchte, die in Italien gesammelt worden waren und mir zur Gewinnung von Wurzelspitzen und lebenden Pflanzen dienten. Die Wurzelspitzen wurden in der Flemming'schen Lösung (Bonner Mischung) fixiert. Für die Färbung der Mikrotomschnitte, die durch ganze Stengelspitzen bezw. Stengelknoten geführt wurden, bediente ich mich der Eisenalaun-Hämatoxylinmethode nach Heidenhain und des Flemming'schen Dreifarbenverfahrens.

I. Bemerkungen über die Keimung und über die somatischen Zellen.

Die mir zuerst zur Verfügung gestellten Früchte ergaben bei der Aussaat (im Sommer 1911) nur wenige Pflanzen, wahrscheinlich, weil sie nicht ganz ausgereift waren. Auf meine Bitte sandte mir Herr A. Berger-La Mortola neues Material, das ich zum Teil im Spätherbst 1911 aussäte, also zu einer Zeit, in der die Pflanze auch in ihrer Heimat aufgeht. Die Keimung erfolgte unregelmäßig und wenig ausgiebig. Auch gelangten die gewonnenen, vegetativ kräftig entwickelten Pflanzen, wohl infolge zu schwacher Beleuchtung, nicht zur Blüte. Gute Erfolge erzielte ich erst im Sommer 1912 bei der Verwendung des Restes der durch A. Berger übersandten Früchte. — Bei der Keimung durchbrechen die Wurzeln die holzige Fruchtschale. Sie wachsen dann mitten durch das unten zu beschreibende, infolge von Wasseraufnahme stark angeschwollene Fruchtanhängsel, das bald darauf abfällt. Die Keimung verläuft epigaeisch. Die Hauptwurzel erreicht keine bedeutende Länge, sondern bildet bald ein reich verzweigtes Geflecht von Seitenwurzeln aus. Noch lange Zeit nach der Keimung findet man auf der Spitze eines der Keimblätter die der Länge nach gespaltene Fruchtschale.

An Querschnitten durch die Spitzen eben ausgekeimter Wurzeln stellte ich die diploide Chromosomenzahl fest. Nach den Ergebnissen

der Zählung an Kernen der Pollenmutterzellen (pag. 19) war die Zahl 20 zu erwarten. In der Tat ergab sich diese Zahl an allen vollständigen Kernplatten. Zwei solcher sind in Fig. 1 dargestellt. Sie lassen leicht die paarweise Anordnung der Chromosomen erkennen, auf die Strasburger wegen ihrer theoretischen Wichtigkeit seit 1905 (pag. 19) oft hingewiesen hat, zeigen auch deutlich, daß zwischen den Chromosomen Größendifferenzen herrschen, wenn diese auch nicht sehr ausgeprägt sind. Ich bin überzeugt, daß sie hier, wie auch bei anderen Pflanzen, durch die optische Projektion oft übertrieben werden, da doch meist die Chromosomen nicht genau in einer Ebene liegen. Daher kann ich bei der großen Zahl von Chromosomen auch keine sicheren Angaben über ihre Größenabstufung machen. Deutlich tritt aber hervor, daß die zu einem Paar angeordneten Chromosomen gleich groß sind.

Während die ruhenden Pollenmutterzellen von Thelygonum keine Chromatinansammlungen zeigen, sind letztere in somatischen ruhenden Zellen der Pflanze stets anzutreffen. Sie nimmt daher eine zwischen dem Fritillaria- und dem Capsella-Typus (Rosenberg 1904) vermittelnde Stellung ein, in derselben Weise wie Musa (Tischler 1910) und Adoxa (Lagerberg 1909). Die Zahl ihrer Chromatinknoten stimmt nicht mit der Chromosomenzahl überein und erreicht diese wohl nie, variiert auch zwischen weiten Grenzen. Es handelt sich bei ihnen also nicht um Prochromosomen im eigentlichen Sinne des Wortes.

Fig. 1. Kernplatten aus Wurzelspitzen.

Aufgefallen ist es mir, daß die Zahl der Nukleolen, die in jungen Geweben zwischen 1 und 4 schwankt, in lebenden Zellen der Gefäßbündel des Stengels mit großer Regelmäßigkeit 2 beträgt.

II. Morphologischer Aufbau der Pflanze.

Das Charakteristische in der äußeren Morphologie von Thelygonum Cynocrambe ist der Blattstellungswechsel [vgl. Fig. 2[1])]. Im unteren Abschnitt der Pflanze stehen die Blätter opponiert und dekussiert an den flachen Stengelseiten und tragen in den Achseln nur weibliche Infloreszenzen. Im oberen Abschnitt haben die Knoten nur

1) Die in Fig. 2 und 7 wiedergegebenen Photographien fertigte Herr Dr. Uhlenhaut an, wofür ich ihm hiermit meinen Dank abstatte.

je ein Blatt, und so entsteht eine $^1/_4$-Spirale. In den Blattachseln stehen auch hier nur weibliche Blüten; gegenüber jedem Blatte findet sich aber eine männliche Infloreszenz. Für die nähere Darstellung der Verhältnisse verweise ich auf die vollkommen zutreffende Beschreibung Eichlers (1878, p. 93 ff.), die ich im folgenden nur durch einige Bemerkungen ergänzen möchte. — Durch viele Zählungen stellte ich fest, daß der Blattstellungswechsel meist nach dem dritten zweigliedrigen Wirtel (das Kotyledonenpaar mitgerechnet) eintritt, weniger häufig erst nach dem vierten, sehr selten bereits nach dem zweiten oder erst nach dem fünften. Die Bereicherungszweige verhalten sich in bezug auf Blatt- und Blütenstellung wie die Hauptachse. Rechnet man ihnen die Blattknoten der Hauptachse zu, die unterhalb ihrer Anwachsstelle liegen, so gehen sie nach derselben Zahl von zweiblätterigen Wirteln zur $^1/_4$-Spirale über wie ihre Hauptachse. Dies zeigt z. B. auf der Photographie Fig. 2 der Zweig rechts, der aus dem untersten Knoten der Hauptachse (von dem man freilich nur einen nach vorn ragenden Blattstiel sieht), entspringt und dann noch, wie die Hauptachse, zwei zweiblätterige Wirtel hat. Rechter und linker Bereicherungszweig eines Knotens verhalten sich meist gleich.

Fig. 2. Photographie einer erwachsenen Pflanze.

Gegen den Sproßscheitel hin sind die Blätter, da sich die Internodien noch nicht gestreckt haben, enger beisammen gerückt. Die jungen Organe in der Nähe des Gipfels sind von großen, meist kolben- oder schildförmigen, an Gestalt und Länge aber stark variierenden Schleimdrüsen umstellt, die G. Balicka-Iwanowska zuerst bemerkt hat. Sie besitzen ein einschichtiges Drüsenepithel mit großen, plasmareichen Zellen, in denen die Fehlingsche Lösung Glykose nachzuweisen gestattet. Ihren Ursprung nehmen sie, wie ich feststellte, aus der oberen Fläche der Hüllblätter, die die Gipfelknospe umgeben, und zwar in ganz geringer Entfernung vom Stengel (Fig. 3).

Der Habitus älterer Pflanzen ändert sich, besonders bei guter Ernährung, oft auffallend. An den untersten Knoten können die schon erwähnten Bereicherungszweige entspringen, die unter Umständen noch von serialen Beisprossen begleitet sind, so daß der sonst einfache Stengel eine reiche Gliederung aufweist. Eine solche stellte sich bei allen in Bonn gezogenen Pflanzen schließlich ein, während das italienische Material sie seltener zeigte, vielleicht aber nur, weil die Pflanzen ziemlich jung waren.

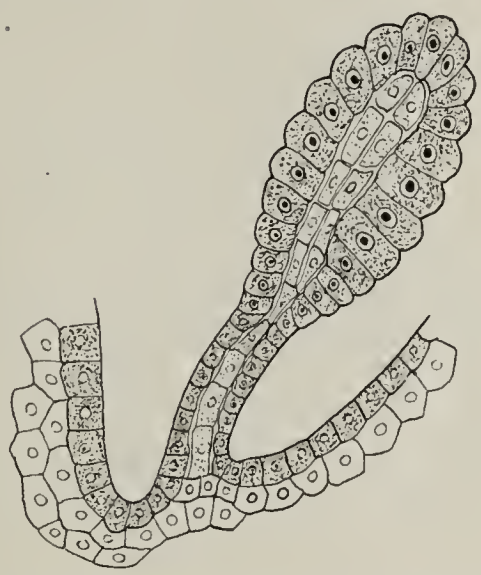

Fig. 3. Schleimdrüse von Thelygonum (nach Photographie).

Der Vergleich der männlichen und weiblichen Blüten ergibt einen deutlich ausgeprägten sexuellen Dimorphismus, auch wenn man von ihrer Stellung absieht. Die männlichen Blüten sitzen auf dünnen Stielchen, die von einem nur schwach entwickelten Gefäßbündel durchzogen und mit einer charakteristischen Abbruchstelle ausgestattet sind. Sie blühen schnell auf und fallen dann alsbald ab. Die Stiele der weiblichen Blüten, die eine längere Lebensdauer besitzen, sind weit dicker und auch gefäßreicher. Das Perigon der männlichen Blüten ist viel größer als das der weiblichen. Bei jenen ist es tief gespalten und breitet sich aus, bei diesen bleibt es röhrenförmig. Auffallend ist es auch, daß die Zahl der männlichen Blüten die der weiblichen lange nicht erreicht, während sonst im Pflanzenreich fast durchweg das umgekehrte Verhältnis herrscht. (Ganz ähnliche Dinge fand Goebel (1910) bei Begonia, Umbelliferen, Euphorbiaceen und Urticaceen.)

Was Poulsen (1893) über die Anatomie von Stengel und Blatt sagt, läßt sich im allgemeinen bestätigen, so daß nicht viele Ergänzungen zu machen sind. Die Stengelepidermis weist langgestreckte, mit ge-

raden Wänden aneinander grenzende Zellen auf. Im Gegensatz zu Poulsen fand ich bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen in ihr ziemlich viele, dem Rubiaceentyp angehörende Stomata. Die Rinde der Pflanze enthält keinerlei mechanische Elemente, besteht vielmehr durchweg aus großen, dünnwandigen Zellen, die nur wenig Chlorophyll führen. Daher hat die Pflanze eine hellgrüne Farbe und läßt schon von außen die Stelle deutlich erkennen. Das Xylem besteht aus ungemein zahlreichen kleinen, radial gestellten Reihen von Gefäßen, die sich ganz aneinander schließen, so einen Zylinder bildend. An der Außenseite des wenigschichtigen Cambiums ist der Bast zu kleinen Gruppen angeordnet (Fig. 4). Abnormitäten im Stengelbau kommen nicht vor.

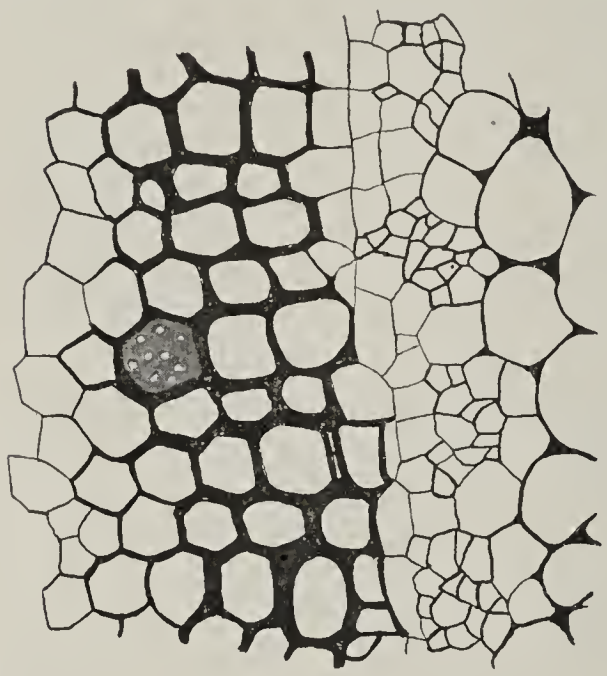

Fig. 4. Teil eines Stengelquerschnittes; Gefäßbündelring, Bast. (nach Photographie).

Wie schon erwähnt, weisen die Zellen der Rinde nur wenig Chlorophyll auf. Dagegen führen die Zellen des Markes sehr viel Chlorophyll, wie Querschnitte durch frische Stengelstücke zeigen. Der größte Chlorophyllgehalt findet sich in den Markschichten, die den Gefäßbündelring von innen begrenzen. Gegen die Mitte des Marks, welches übrigens an älteren Pflanzen eine weite Höhlung umschließt, nimmt er schnell ab. Doch besitzen die innersten Schichten des Marks immer noch ebensoviel Chlorophyll wie die Rinde. Diese Verteilung des Assimilationsgewebes im Stengel ist recht eigenartig. Sie steht zwar im Pflanzenreich nicht vereinzelt da; auch von anderen Gewächsen (z. B. Tilia) ist ja bekannt, daß sie innerhalb ihres Gefäßbündelrings Chlorophyll führen. Doch zeichnet sich Thelygonum vor ihnen durch die relative Größe des Chlorophyllgehalts im Mark aus.

Die oben abgeflachten Blattstiele haben, wie die Stengelrinde, glattwandige Epidermiszellen. Sie werden von drei Gefäßbündelsträngen durchzogen, die gesondert in das Blatt hineintreten und eine Strecke weit von Scheiden begleitet sind. Die Epidermis der Blattoberseite ist papillös ausgebildet (vgl. H. R. von Guttenberg 1905). Zwischen ihr und dem lockeren Schwammgewebe liegen zwei Palissadenschichten.

Ein besonders charakteristisches anatomisches Merkmal der Pflanze ist das Auftreten von zahlreichen Raphidenbündeln, die in große Idio-

blasten eingebettet sind. Sie finden sich in allen Teilen der Pflanze, sehr häufig in der Rinde und den Blättern, aber auch im Perianth der Blüten, sogar in den Antherenwandungen. Vor allem die Fruchtschale ist im unteren Teile ungewöhnlich reich an raphidenführenden Zellen (s. Fig. 23 *a, b*). Man kann wohl Poulsen beistimmen, wenn er hervorhebt, daß damit ein wirksamer Schutz gegen Tierfraß gegeben sei.

III. Das Problem der Blatt- und Blütenstellung.

a) Geschichtliches.

Der eigentümliche, im vorigen Abschnitt kurz geschilderte Aufbau der Pflanze hat von jeher das Interesse der Morphologen auf sich gezogen. Es konnte nicht ausbleiben, daß verschiedene Deutungen der Blatt- und Blütenstellung versucht wurden. Ich gebe im folgenden eine knappe Darstellung derselben und bezeichne dabei die beiden morphologisch verschiedenen Abschnitte der Pflanze durch die kurzen Ausdrücke „oben“ und „unten“.

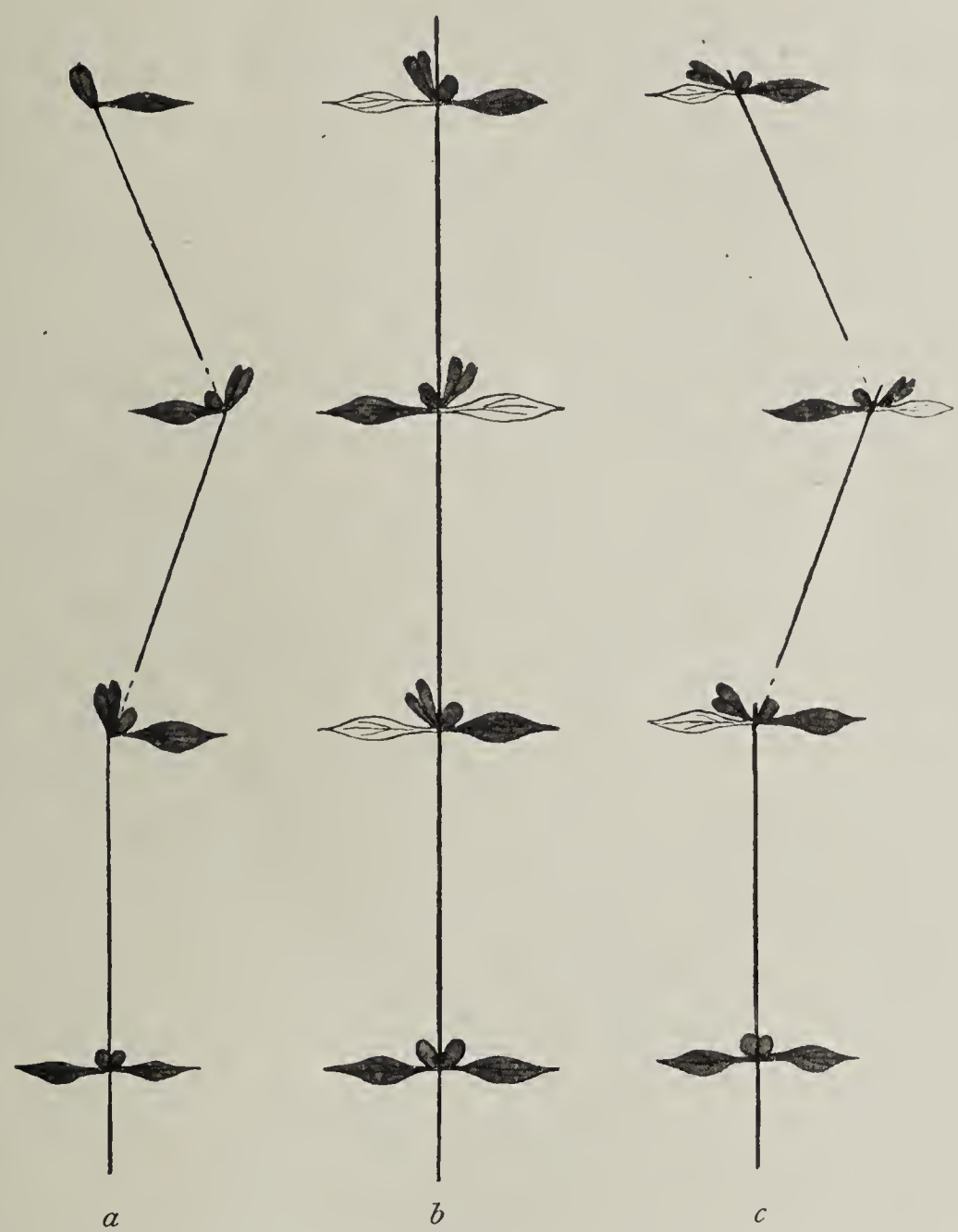

Fig. 5. Interpretation des Aufbaues von Thelygonum. *a* nach Wydler, *b* nach Irmisch, *c* nach Eichler.

Wydler (1851, pag. 438) hegt die Ansicht, daß unten monopodialer, oben sympodialer Wuchs herrsche. Jedes neue Sproßglied des Sympodiums soll Achselprodukt des an seinem Grunde befindlichen Laubblattes sein, seinerseits nur ein Blatt tragen, das zum Tragblatte quer gerichtet ist und schließlich mit einer männlichen Infloreszenz endigen,

die aber durch das neue Sympodialglied zur Seite geschoben wird und daher blattgegenständig erscheint. Die weiblichen Blüten wären demnach unterständige akzessorische Sprosse [Fig. 5 *a* [1])].

Irmisch (1856, pag. 869 ff.) macht gegen Wydler geltend, daß nach dieser Auffassung die weiblichen Blüten oben und unten von verschiedenem morphologischem Charakter seien, da sie doch unten als normale Achselsprosse angesehen werden müßten. Er betrachtet den Stengel in seinem ganzen Verlaufe als Monopodium. Seiner Meinung nach sind alle Blätter opponiert; doch ist oben ein Blatt jedes Paares verkümmert, wodurch die $^1/_4$-Spirale zustande kommt. Demgemäß glaubt Irmisch auch alle Blütenstände als Achselprodukte der Blätter deuten zu sollen (Fig. 5 *b*). Als Stütze für seine Ansicht gibt er an, daß er zuweilen an den untersten einblätterigen Knoten noch Rudimente des geschwundenen Blattes unter den männlichen Blüten gefunden habe.

Eichler (1878, pag. 96) führt gegen Irmisch aus, daß auch im unteren Teile die weiblichen Blüten tatsächlich oft akzessorischer Natur seien. Er weist auf bestimmte Ausnahmefälle (s. das Diagramm, a. a. O. pag. 97), die dies zeigen, sowie auf die Tatsache hin, daß an den unteren der zweiblätterigen Knoten unterhalb gewöhnlicher Bereicherungszweige zuweilen weibliche Blütenstände auftreten. Dadurch wird nach Eichler der Einwand Irmisch's gegen Wydler's Anschauung stark abgeschwächt und die Vermutung nahe gelegt, daß alle weiblichen Blütensprosse akzessorischen Charakter haben, wie es auch bei Atriplex-Arten (A. litoralis und A. patula. Eichler, a. a. O. pag. 83) vorkommt. Daher neigt Eichler mehr der Wydler'schen Auffassung zu. Doch läßt er die Schraubelglieder nicht in männlichen Infloreszenzen, sondern steril endigen. Die Blütenstände beider Geschlechter sind nach ihm axillären Ursprungs. Die weiblichen Blüten stehen akzessorisch unterhalb des neuen Schraubelzweiges in der Achsel des ausgebildeten Blattes. (Im unteren Teil sind sie an den oberen Knoten nur scheinbar nicht akzessorisch, weil dort die an den unteren Knoten entwickelten Bereicherungszweige ausbleiben.) Die männlichen Blüten stehen über dem zweiten unterdrückten Blatt der Schraubelsprosse (Fig. 5 *c*).

Durch die Eichlersche Deutung werden viele Schwierigkeiten behoben. Indessen bringt sie die Nötigung mit sich, eine Drehung der männlichen Sekundanblüten anzunehmen, um die richtige Stellung

---

1) In der schematischen Figur 5 ist auf das Alternieren der zweigliederigen Blattquirle keine Rücksicht genommen, wodurch aber kaum Mißverständnisse entstehen können.

der Perigonteile dieser Blüten herauszubekommen (Eichler, a. a. O. pag. 98). Doch konnte Eichler eine solche Drehung nicht erweisen, und sie findet tatsächlich auch nicht statt. Betonen möchte ich zudem, daß Eichler bei seiner Kritik der Auffassung Irmisch's sich nur auf Vorkommnisse stützt, die bei normaler Entwicklung der Pflanze nicht angetroffen werden.

Nach G. Balicka-Iwanowska (1897) wird „die Achse keineswegs als Scheinachse fortgesetzt, was ja bei einem Sympodium der Fall wäre, sondern ist im Gegenteil theoretisch unbegrenzt und behält ihren Charakter als Abstammungsachse bei". Schuppenartige Rudimente des unterdrückten Vorblattes (Irmisch, Eichler) wurden von ihr nicht bemerkt. Sie glaubt, daß die älteren Beobachter die von ihr zuerst erkannten, oben näher beschriebenen Drüsen als solche an-

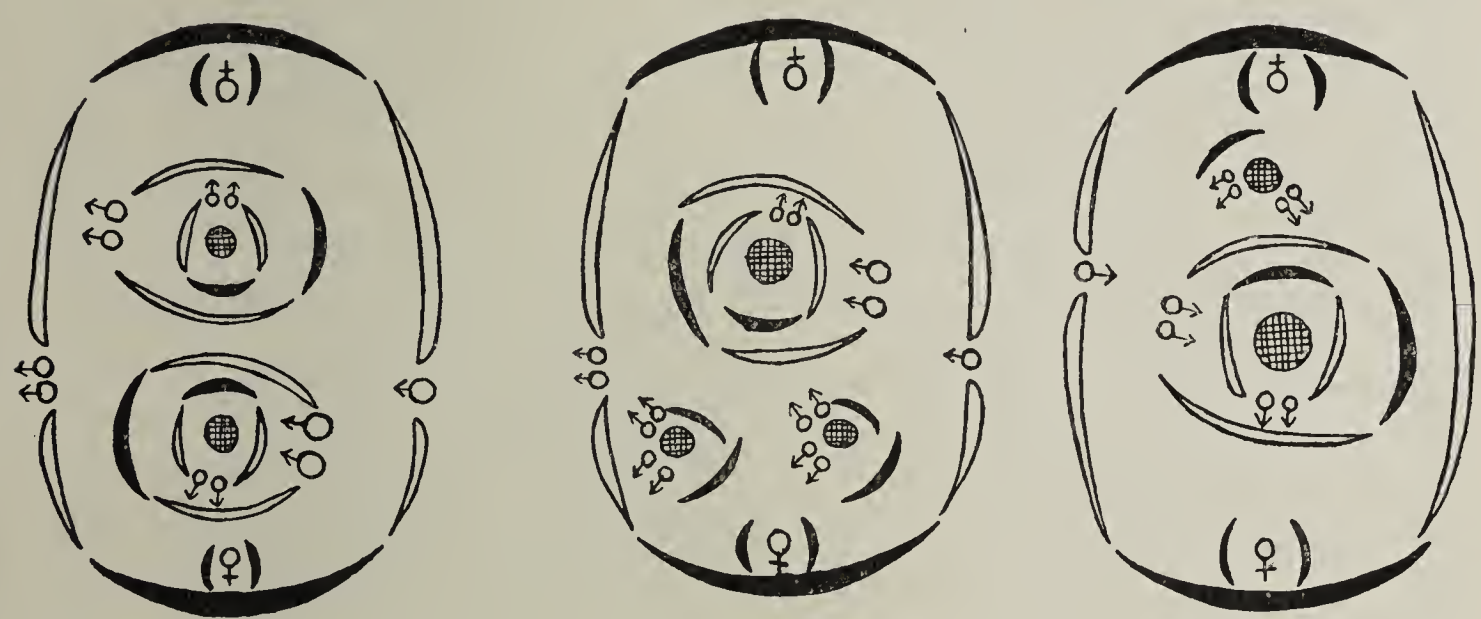

Fig. 6. Diagramme abnormer Pflanzen (nach G. Balicka-Iwanowska).

gesehen hätten. Für ihre Auffassung der Morphologie von Thelygonum sind besonders drei von ihr beobachtete Abnormitäten bestimmend. Statt der Beschreibung gebe ich in der Fig. 6 die Diagramme wieder, aus denen hervorgeht, daß es sich in allen drei Fällen um den Ersatz einer männlichen Blüte durch einen beblätterten Sproß handelt. Die andere Blüte steht in der Mitte des Stengels. Hierauf gestützt schreibt Balicka-Iwanowska: „Die oben geschilderten Fälle verschieben den Schwerpunkt des ganzen Problems und können kaum die Behauptung der erwähnten Autoren[1]) bestätigen. Wir sehen nämlich, daß die Anwesenheit der männlichen Infloreszenzen an zweiblätterigen Knoten keineswegs ein gerade so seltener Fall ist, daß wir sie als Ausnahme bezeichnen könnten. Wir sind also nicht berechtigt, eine allgemeine

1) Wydler, Irmisch, Eichler.

Regel aufzustellen, nach welcher den Blättern die männlichen Blüten stets gegenüberstehen und zwar an den Knoten, wo die letzteren einzelständig sind. Statt dessen kann man feststellen, daß die männlichen Blüten eine konstante Neigung haben, soweit wie möglich vom Blatte oder dem blätterigen Sprosse zu entstehen. Die Diagramme bestätigen dies in genügender Weise, indem sie die männlichen Blüten bis auf die Mitte des Stengels abgelenkt darstellen."

Diesen Ausführungen vermag ich durchaus nicht beizustimmen. Trotz der gegenteiligen Versicherung der Verfasserin sind es lediglich Ausnahmen, die als Grundlage ihrer Schlüsse dienen, Ausnahmen, welche meiner Ansicht nach nur die Regel zu bestätigen imstande sind. Beweis dafür ist die Tatsache, daß mir an der beträchtlichen Menge von Pflanzen, die mir in fixiertem und lebendem Zustande vor Augen gekommen sind, nur wenige Abnormitäten entgegentraten. Nun wissen wir ja, besonders durch die Untersuchungen von Klebs (1903), daß der „normale" Zustand einer Pflanze nur den am häufigsten verwirklichten Fall aus der Fülle der Gestaltungen, deren sie auf Grund ihrer spezifischen Struktur unter dem Einfluß variabler innerer und äußerer Bedingungen fähig ist, darstellt. Daher kann es nicht Wunder nehmen, wenn eine Pflanze von ohnehin geringer morphologischer Konstanz, wie Thelygonum, mancherlei Variationen aufweist, besonders, wenn sie in einem botanischen Garten, fern ihrer Heimat, aufgezogen wird. Doch ist die Zahl dieser Variationen bei Thelygonum nicht so groß, daß nicht der normale Entwicklungsgang mit Sicherheit angegeben werden könnte. Solche Abnormitäten, wie Balicka-Iwanowska sie darstellt, sind sicher selten; ich habe sie nicht beobachten können. Dagegen traf ich wohl oft männliche Blüten an, die soweit verschoben waren, daß sie beinahe interpetiolar standen. Das ist eine auffällige Erscheinung, die aber doch nicht, wie Balicka-Iwanowska will, den Schwerpunkt des Problems ausmachen kann. Es ist zweifellos, daß das Auftreten der männlichen Blüten mit dem Fehlen des Blattes auf derselben Seite des Knotens in irgendeiner Weise verknüpft ist, und dies ist der Punkt, auf den man das Augenmerk zu richten hat. Die logische Zergliederung des in diesem Abschnitte historisch behandelten Problems führt also zu folgenden einer Erklärung bedürftigen Punkten:

1. Wechsel der Blattstellung;
2. Fehlen der männlichen Blüten im unteren Teil der Pflanze;
3. Zusammenhang dieser beiden Erscheinungen.

b) Eigene Beobachtungen und Bemerkungen.

Es war mein Bestreben, zunächst durch morphologisch-anatomische Untersuchungen der Lösung des Problems der Blatt- und Blütenstellung von Thelygonum näher zu kommen. Zuerst untersuchte ich die Sproßgipfel, sowohl an Totalpräparaten als auch an Längs- und Querschnitten. Auf beide Weisen konnte ich feststellen, daß der Wechsel der Blattstellung an den Vegetationspunkten ganz unvermittelt erfolgt. Gegenüber einer Blattanlage tritt plötzlich das Primordium einer männlichen Infloreszenz auf, während das des dort zu erwartenden Blattes fehlt.

Dieses Ergebnis kann als Beweis gegen die Gültigkeit der mechanischen Theorie der Blattstellung dienen. Es ist gar nicht einzusehen, aus welchen mechanischen Gründen der Übergang aus der opponiert-dekussierten Stellung zur $^1/_4$-Spirale stattfinden sollte. Eine äußere Nötigung hierzu liegt nicht vor. Wie ich eben angab, tritt die neue Lagerung der Anlagen unvermittelt auf; seitliche Verschiebungen finden nicht statt. Machen wir nun die nachher zu begründende Annahme, daß in der Tat ein Tragblatt der männlichen Blüten hypothetisch anzunehmen sei, so ist es klar, daß seine Anlage, wenn sie überhaupt aufträte, durch Druck der benachbarten Anlagen sicher nicht gehemmt werden könnte. Die Druckverhältnisse wären dann ja dieselben wie an den vorhergehenden Knoten. Ja, für dieses hypothetische Blatt wäre sogar noch mehr Raum vorhanden als für das gegenüberstehende ausgebildete, da in seiner Achsel die männlichen Blüten entstehen, deren Anlagen kleiner und an Zahl geringer sind als die der in der Achsel ausgebildeter Blätter stehenden weiblichen Blüten. Besonders aber wäre das der Fall, wenn, wie es oft vorkommt, die untersten einblätterigen Knoten überhaupt keine männlichen Blüten tragen. Bei dem Studium der in Betracht kommenden Literatur fand ich denn auch, daß schon Winkler (1901, pag. 41) bei seiner Polemik gegen die mechanische Blattstellungstheorie auf Thelygonum exemplifiziert und dabei hervorhebt, „daß man hier mit den Raumverhältnissen nichts erklären kann“ [1]).

Nachdem die Untersuchung der Vegetationspunkte für das in Rede stehende Problem keine Aufklärung gebracht hatte, legte ich mir die Frage vor, ob nicht der Gefäßbündelverlauf Fingerzeige zu seiner

1) Winkler begeht übrigens den Fehler, den Übergang zur $^1/_4$-Stellung mit dem Beginn der Blütenregion schlechthin zusammenfallen zu lassen. Das läßt sich nur durch die Annahme erklären, daß er nicht ganze normale Pflanzen vor Augen gehabt habe, die im opponiertblätterigen Abschnitt keine weiblichen Blüten entwickelten.

Lösung geben könne. Ich brachte ihn mir zur Anschauung durch graphische Rekonstruktion, die ich nach der Methode von Schaffer (Zeitschr. f. wissensch. Mikr. 1890, Bd. VII, pag. 342) ausführte. Hierbei zeigte sich nun, daß gar keine Anhaltspunkte für die von Wydler und Eichler gemachte Annahme des sympodialen Wuchses im oberen Teil der Pflanze zu finden sind. (Auch G. Balicka-Iwanowska verwirft, wie erwähnt, diese Annahme, allerdings ohne zureichende Begründung). Das spricht gegen die Theorien der beiden genannten Forscher. Doch konnte ich auf diesem Wege auch die Ansicht Irmisch's und Eichler's vom Abortieren je eines Blattes jedes Knotens nicht bestätigen. Es war nicht möglich, Blattspurenreste aufzufinden, die etwa ausgefallene Blätter hätten andeuten können. Ich richtete auch mein Augenmerk darauf, ob nicht die schwach ausgebildeten Gefäßbündel der männlichen Blüte in einem seitlichen Bogen austräten und etwa so verrieten, daß unterhalb dieser Blüten ein Blatt angenommen werden müsse. Aber nichts dergleichen war zu sehen. Die Entwicklungsgeschichte und die innere Morphologie der Pflanze lassen uns also bei der Aufklärung der Blattstellungsverhältnisse im Stich.

Doch stimme ich der Theorie Irmisch's zu, vertrete also die Ansicht, daß durchweg monopodialer Wuchs vorliege und an jedem Knoten ein Blatt abortiert sei. Zu dieser Überzeugung gelangte ich durch Beobachtung einiger Verhältnisse in der äußeren Morphologie von Thelygonum, die bisher allen Untersuchern der Pflanze entgangen sind. Wie oben erwähnt, meint Balicka-Iwanowska, man habe die Kolleteren als Rudimente der unterdrückten Blätter angesehen. Ich glaube aber, daß solche Rudimente sehr wohl gelegentlich zur Beobachtung kommen können, wenn ich selbst sie auch nicht sah. Bei genauer Betrachtung fand ich nämlich folgendes:

Besonders an den Bereicherungszweigen sind die beiden Blätter der bezeichneten Knoten stets ungleich groß. Die Verschiedenheit ist nicht immer gleich stark ausgeprägt, aber immer deutlich zu erkennen. Die Figur 7 zeigt einige solcher Knoten, die nach Entfernung der Stengelspitzen in der Aufsicht photographiert wurden. Die unteren Blätter auf der Figur stehen den oberen an Größe wesentlich nach. Ich bemerke hierbei, daß die Differenz oft noch auffälliger in Erscheinung tritt. Die photographierten Blattpaare stammen von zwei Pflanzen, die zur Zeit der Aufnahme gerade zur Hand waren. An den Seitenzweigen wiesen übrigens auch die Blätter des vorletzten zweiblätterigen Knotens oft einen merklichen Größenunterschied auf. Am Hauptstengel tritt die geschilderte Anisophyllie merkwürdigerweise nur in ganz ge-

ringem Maße auf. Sie ist zwar auch hier manchmal vorhanden, aber so schwach ausgeprägt, daß die Wiedergabe der betreffenden Blattpaare sie kaum würde haben erkennen lassen.

Mit diesen Beobachtungen scheint mir viel gewonnen. Sie zeigen nämlich an, wie der Übergang von der opponierten Blattstellung zur $^1/_4$-Spirale erfolgt. Dieser schien bisher ein ganz plötzlicher, auf keine Weise vermittelter zu sein. Nunmehr ist aber die Vermittlung in der schwächeren Ausbildung je eines Blattes der obersten Paare gefunden. Durch die Feststellung dieses durchaus normalen Verhaltens, das sich an allen mir zur Verfügung stehenden Pflanzen beobachten ließ[1]), wird die Theorie Irmisch's auf eine sichere Basis gestellt. Vielleicht ist es nicht überflüssig, zu bemerken, daß die Anisophyllie der obersten Blattpaare nicht nur an jungen, sondern ebenso an älteren Pflanzen, bei denen die betreffenden Blätter ihre volle Größe erreicht haben, zu beobachten ist, wie die beiden links angebrachten Blattpaare der Fig. 7 beweisen. — Nachdem so der Modus des Blattstellungswechsels aufgeklärt ist, bleibt es nur noch merkwürdig, daß der Übergang so schnell verläuft. Er läßt sich ja nur an einem oder zwei Knoten beobachten und ist am folgenden bereits vollzogen. Hieraus erklärt es sich, warum sich aus Beobachtungen an Vegetationspunkten nichts über ihn erschließen ließ. Man wird aber die Wahrscheinlichkeit nicht von der Hand weisen können, daß gelegentlich der Übergang auch langsamer vor sich gehen kann, so daß an dem Knoten, der

Fig. 7. Anisophyllie bei Thelygonum.

1) Nach brieflicher Mitteilung des Herrn A. Berger-La Mortola, dem ich für seine freundlichen Bemühungen meinen besten Dank abstatte, findet sich die Anisophyllie auch bei allen an der Riviera wachsenden Exemplaren von Thelygonum.

gewöhnlich der erste einblätterige ist, gegenüber dem voll ausgebildeten noch ein sehr kleines Blatt steht, wie Irmisch und Eichler beobachtet haben wollen.

Oben habe ich der Überzeugung Ausdruck verliehen, daß man auf Ausnahmen im morphologischen Verhalten, wenigstens bei Thelygonum, keine sicheren Schlüsse bauen könne. Doch glaube ich als bloße Bestätigung des eben Vertretenen eine Abnormität heranziehen zu dürfen, die mir zweimal begegnete. Die Textfigur 8 sucht einen dieser Fälle wiederzugeben. Die dargestellte Pflanze ist bereits in die zweite Periode eingetreten und zeigt demgemäß an den untersten abgebildeten Knoten, deren Blätter abgeschnitten sind, männliche Blüten. Gegen den Gipfel hin kehrt sie aber an zwei Knoten wieder zu der ursprünglichen opponierten Blattstellung zurück, wobei denn auch nur weibliche Blüten auftreten, bildet jedoch alsbald wieder einblätterige, mit männlichen und weiblichen Blüten besetzte Wirtel. Mit den Interpretationen Wydler's und Eichler's läßt sich das schwerlich in Einklang bringen. Nebenbei lehrt die abgebildete Pflanze, daß tatsächlich das Auftreten der männlichen Blüten mit dem Fehlen des Laubblattes der entsprechenden Seite in Korrelation steht. — Dieselbe Abnormität fand sich an einer Pflanze, deren Stengel ich über dem untersten Blattpaar abgeschnitten hatte. Aus den Blattachseln erwuchsen Seitentriebe, die sich aufrichteten, aber recht klein und schwach blieben. Einer dieser Triebe verhielt sich wie die Pflanze der Fig. 8; nur bildete er an den ersten einblätterigen Knoten keine männlichen Blüten aus.

Fig. 8. Abnorme Pflanze.

Die Frage des Wechsels der Blattstellung, wie er in der Ontogenie der Pflanze zutage tritt, konnte im Vorigen auf Grund von Be-

obachtungen beantwortet werden. Über seine phylogenetische Entstehung lassen sich nur Vermutungen anstellen. Ich weise zunächst darauf hin, daß Thelygonum, ganz abgesehen von der oben erörterten Anisophyllie, überhaupt stark zu ungleicher Ausbildung paariger Organe neigt. Die Nebenblätter sind stets verschieden groß und auch die Vorblätter der weiblichen Blüten sind fast immer ungleich ausgebildet. An dem ersten der in Fig. 7 dargestellten Stengelknoten ist ihr Größenunterschied z. B. sehr deutlich zu erkennen. Ferner machte ich die Beobachtung, daß auch die am selben Knoten entspringenden Bereicherungszweige stets mehr oder weniger ungleiche Förderung erfahren. Berücksichtigt man diese Tatsachen, so darf man die Annahme wohl als wahrscheinlich ansehen, daß Thelygonum in früheren Epochen durchweg zweiblätterige Knoten besessen, dann aber eine Jugend- und eine Folgeform ausgebildet habe, welch letztere durch eine Periode der Anisophyllie hindurch zur Einblätterigkeit der Knoten und $^1/_4$-Stellung der Blätter übergegangen sei, wobei die männlichen Blüten in der Achsel des verkümmernden Blattes ihre Stellung gefunden hätten. Daß die Blattstellung bei Jugend- und Folgeformen oft verschieden sind, ist bekannt (vgl. Diels, 1906, pag. 99). Mit der Fixierung der männlichen Blüten in den Achseln der weniger geförderten bzw. verkümmerten Blätter steht Thelygonum auch nicht allein. Es gibt wenigstens Pflanzen, die sozusagen Übergangsstadien in dem hier für die Folgeform von Thelygonum postulierten Prozeß darstellen. So stehen z. B. nach Goebel (1910, p. 701) bei der anisophyllen Gattung Procris die männlichen Infloreszenzen in den Achseln der kleinen, die weiblichen in denen der großen Blätter. Dazu bemerkt Goebel: „Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die verschiedene Blattgröße bedingt ist durch Ernährungsdifferenzen. Die kleineren stehen auf der schlechter, die größeren auf der besser ernährten Sproßseite. Demzufolge stehen also auch die männlichen Infloreszenzen an Stellen, wo sie weniger gut ernährt sind, als die weiblichen. Bei diesen wird außerdem die Assimilationstätigkeit des großen Blattes, in dessen Achsel sie stehen, den heranreifenden Früchten zugute kommen können.“ So würde denn auch die Stellung der männlichen Blüten bei Thelygonum nach dem im vorigen Abschnitt über den Dimorphismus der Blüten Gesagten verständlich erscheinen.

Schwierigkeiten bereitet der eben gemachten Annahme über die im Laufe der Phylogenie eingetretene Änderung der morphologischen Erscheinung noch der Umstand, daß im unteren mit zweiblätterigen Knoten ausgestatteten Abschnitt der Pflanze die männlichen Blüten

fehlen. Damit gelangen wir zu den beiden letzten der am Ende des vorigen Abschnitts formulierten Probleme. Bei Thelygonum liegt der Fall vor, daß schon die Jugendform zur Geschlechtsreife kommt, aber nur weibliche Blüten bildet. Daß die Geschlechtsreife schon in der Jugendperiode eintritt, ist an sich wohl verständlich, da sie ja verhältnismäßig lange dauert. Es ist ferner zu bedenken, daß Thelygonum als monöcische Pflanze die Anlagen (Potenzen) für männliche und weibliche Blüten, und zwar in „entfaltbarem Zustande", enthält. Bei solchen Pflanzen ist es aber leicht, durch äußere Einflüsse die einen Anlagen zu fördern, die anderen zu hemmen (vgl. Correns 1907, pag. 51, und die dort angeführte Literatur). So wäre es denn möglich, daß die unbekannten Einflüsse, die die Blattstellungsänderung bewirkten und natürlich auch auf die Jugendzustände der Pflanze einwirkten, an diesen die männlichen Anlagen hemmten, die weiblichen dagegen förderten. Wollte man eine Vermutung äußern, welcher Art diese Einflüsse gewesen seien, so möchte man am ersten an Beleuchtungsänderungen zu denken haben, deren Einfluß auf die Geschlechtsform von Correns (1907, pag. 124) gezeigt wurde und die wohl auch den Anstoß zu Variationen, die zu Anisophyllie führen, geben könnten.

Wenn ich im letzten Teile dieses Abschnittes versuchte, die Entstehung des Blattstellungswechsels, der, wie nachgewiesen, durch Abort je eines Blattes jedes Knotens sich vollzieht, sowie das Fehlen der männlichen Blüten im unteren Teil der Pflanze und die Korrelation, die zwischen beiden Erscheinungen obwaltet, phylogenetisch zu begreifen, so bin ich mir klar darüber, daß dieser Versuch eine Konstruktion darstellt, die natürlich nur solange Wert behalten kann, als noch keine empirisch gewonnenen Tatsachen vorliegen, die eine besser begründete Erklärung ermöglichen.

IV. Die männlichen Blüten.

Bei der Untersuchung von Sproßscheiteln der Pflanze nimmt man die jüngsten Anlagen der männlichen Blütenstände als stumpfe Höcker wahr, die einer Blattanlage gegenüberstehen. Sie teilen sich in der Regel bald in zwei Blütenanlagen, die nicht von ganz gleicher Größe sind. Die größere Anlage, die dem zum selben Knoten gehörigen Blatt ziemlich genau gegenübersteht, eilt in der Entwicklung der kleineren, die zur Seite gerückt erscheint (vgl. das Diagramm bei Eichler, 1878, pag. 93), voraus. Dies kommt auf Querschnitten durch Gipfelknospen deutlich zum Ausdruck, nicht nur in der Größe der beiden zusammengehörigen Blüten, sondern mehr noch in den Ent-

wicklungsstadien, die ihre Pollenmutterzellen erreicht haben. Sind dieselben z. B. in der jüngeren Blüte noch im Ruhestadium, so findet man in der älteren Synapsisbilder oder gar Spiremkerne. So stehen sich oft auch gegenüber Meta- bis Telophasen der ersten Reifeteilung in den jüngeren Blüten und ausgebildete Tetraden in den älteren, einzellige Pollenkörner in ersteren und zweizellige in letzteren.

Die erst rundlichen Blütenanlagen werden oben flach (Fig. 9 *a*), und bald sieht man auf Längsschnitten seitlich kleine Zipfel auftreten, die das Perianthium darstellen (Fig. 9 *b*). Dieses spaltet sich meist in zwei, selten drei Blätter, die oben zusammenneigen und verwachsen, so die Blüte vollkommen schließend (vgl. 9 *c*). Man sieht nun innerhalb dieser Hülle je nach der Zahl der Perianthblätter zwei oder drei Vorwölbungen auftreten. In der Aufsicht von oben repräsentieren sie sich als Wülste (vgl. die Abb. bei Balicka-Iwanowska, 1897, pag. 359). Sie sind den Perigonblättern superponiert. Aus diesen Vorwölbungen erheben sich nun die Staubblätter, deren Zahl außerordentlich (nach meinen Beobachtungen zwischen 6 und 28) schwankt. Meist entwickelt sich auf jedem Höcker zunächst eins (Fig. 9 *d*), also dann, wenn drei Perigonblätter vorhanden sind, gleichzeitig drei (Fig. 9 *e*). Die anderen folgen aber rasch nach. Eine bestimmte Reihenfolge wird dabei nicht eingehalten. Meist bilden sie sich in Gruppen zu zweien oder mehreren, deren Filamente alsdann miteinander verwachsen sind und sich erst spät voneinander lösen. Das geschilderte Verhalten ist von Interesse, weil angenommen werden darf, daß die zuerst auftretenden Höcker die in der Zahl den Perigonblättern entsprechenden, ihnen superponierten ursprünglichen Staubblätter seien, aus denen durch Spaltung erst die vielen vorhandenen Staubblätter entstehen.

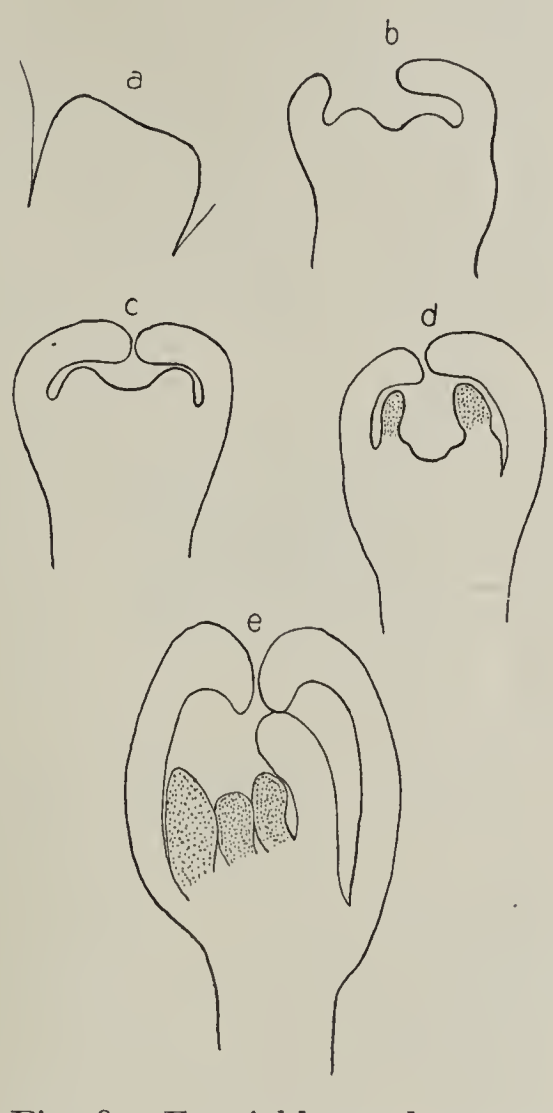

Fig. 9. Entwicklung der männlichen Blüten (nach Photographie).

Die weitere Entwicklung der Staubblätter geht in der für Angiospermen typischen Weise vor sich. Die Filamente sind lang und dünn. Die langgestreckten und linealischen Antheren besitzen vier Lokula-

mente und sind, wie Poulsen (1893) richtig angibt, intrors (G. Balicka-Iwanowska behauptet irrtümlich das Gegenteil). Sie sind auf der Rückenseite, nahe dem unteren Ende, an den Filamenten befestigt, übrigens zuerst unterhalb dieser Stelle mit ihnen auch verwachsen. Rudimente des anderen Geschlechts habe ich, gleich den älteren Beobachtern, in den Blüten nicht wahrgenommen.

Während der heterotypischen Teilungen in den Pollenmutterzellen tritt die bekannte Erscheinung auf, daß die Tapetenzellen sich dunkler färben, als das benachbarte Gewebe. Sie trennen sich, wie bei anderen Pflanzen, ungefähr dann, wenn die Pollenmutterzellen das Synapsisstadium erreicht haben. Zuweilen kommt es vor, daß sie länger, bis zum Schluß der Pollenkornentwicklung, zusammenhaften. Dann aber sind auch die Pollenkörner, offenbar infolge mangelhafter Ernährung, kümmerlich entwickelt und wohl auch physiologisch geschädigt. Bei Thelygonum weisen die Tapetenzellen niemals mehrere Kerne auf, wie es doch bei den meisten Pflanzen vorkommt (Strasburger 1909, pag. 52). In dieser Hinsicht stimmt die Pflanze also z. B. mit Helleborus (Bonnet 1911) und Mercurialis (Strasburger 1909, b) überein. Das Endothecium weist verhältnismäßig spät, aber dann in ausgeprägter Weise, die U-förmigen Verdickungen auf, die den Öffnungsmechanismus der Antheren darstellen, während gleichzeitig die Zellen des Exotheciums eine papillenartige Ausgestaltung erfahren. Die Öffnung der Antheren erfolgt in einem seitlichen Längsspalt.

Erst nach völliger Reife der Pollenkörner trennen sich die farblosen und häutigen Perigonblätter und rollen sich nach oben und unten spiralig zusammen, wodurch die Antheren dem Winde, der die Übertragung des Pollens vollzieht, frei ausgesetzt werden. Nach Ausstäubung des Pollens fallen die zarten und trockenen männlichen Blüten schnell ab. Am Grunde der kurzen Blütenstiele findet sich eine deutlich erkennbare Abgliederungsstelle, wo die Loslösung erfolgt.

V. Die Entwicklung des Pollens.

a) Zur Bildung der einkernigen Pollenkörner.

Es kann nicht im Plane dieser Arbeit liegen, die Reifeteilungen der Pollenmutterzellen, insbesondere die Prophasen der ersten, eingehend zu schildern. Dies würde zur ausführlichen Behandlung des Reduktionsproblems zwingen, somit zu sehr allgemeinen Betrachtungen führen, bei denen das eigentliche Objekt dieser Abhandlung ganz in den Hintergrund treten müßte. Daher begnüge ich mich damit, hier nur

einige aphoristische Bemerkungen zu den betreffenden Vorgängen zu machen.

Über die Prophasen der ersten Reifeteilung möchte ich an dieser Stelle nur angeben, daß ihr Studium mich dazu bestimmte, wenigstens für die vorliegende Pflanze die Junktionstheorie anzunehmen. Durch Konjugation je zweier Chromatinfäden, die somatische Chromosomen repräsentieren und darauffolgende Verkürzung dieser Paare, entstehen die Gemini der Diakinese. Dieses letztere Stadium wird gewöhnlich als dasjenige bezeichnet, welches zur Abzählung der Chromosomen am geeignetsten sei. Das ist insofern richtig, als sich die Chromosomen sonst nie so weit voneinanderliegend dem Beobachter darstellen. An Diakinesekernen stellte ich fest, daß Thelygonum im Haploid 10 Chromosomen aufweist (Fig. 10*a*). Bei diesen Zählungen muß man aber bedenken, daß Strasburger verschiedentlich (1904, Fig. 4; 1909, pag. 73, Taf. III, Fig. 69; 1910, pag. 246, Taf. VII, Fig. 6; vgl. auch

Fig. 10. Stadien der ersten Reifeteilung in Pollenmutterzellen. *a* Diakinese, *b* Anaphase, *c* Telophase.

K. Miyake 1905, pag. 98ff., Taf. III, Fig. 29—32) gezeigt hat, daß die Geminihälften sich völlig trennen können, was z. B. auch Stomps (1910, Taf. I, Fig. 6; Taf. II, Fig. 16) bei Spinacia fand. In solchen Fällen ist die Gefahr vorhanden, daß einzelne Chromosomen doppelt gezählt werden. Weit sicherer ist daher eine Zählung in der Anaphase der ersten Teilung oder auf irgendeinem geeigneten Stadium der folgenden haploiden Teilungen. Fig. 10*b* stellt die Chromosomen auf ihrem Wege zum Pole, und zwar in der Polansicht, dar. Sie bestätigt die an diakinetischen Kernen gefundene Chromosomenzahl.

Die Spindel der ersten Reifeteilung läuft in eine dünne, manchmal leicht gebogene Spitze aus, die sich jederseits bis in die Hautschicht der Pollenmutterzelle hinein erstreckt. Die Chromosomen werden von den Spindelfasern an ihren freien Enden erfaßt und so in der Anaphase voneinander getrennt. Während der Wanderung der Chromosomen nach den Polen läßt sich noch nichts von der Längsspaltung

der Chromosomen, die bekanntlich bei anderen Objekten in der Anaphase schon eingetreten ist, bemerken. Sie vollzieht sich bei Thelygonum am Anfang der Telophasen, wenn die Chromosomen an den Polenden nahe beisammen rücken. Zu dieser Zeit sind die extranukleären Nukleolen besonders groß und deutlich (Fig. 10*c*).

Der Abschluß der ersten Reifeteilung bringt bei Thelygonum, wie überhaupt bei den Dicotylen, keine Zellwandbildung mit sich. Die zweite Teilung scheint sehr schnell auf sie zu folgen. Fig. 11*a* zeigt die schon gebildeten Tochterkerne und die simultane Zellteilung, wodurch die Tetraden entstehen. In dem Kern der jungen Pollenzellen ist die Lagerung der Chromosomen noch längere Zeit an Chromatinansammlungen zu erkennen.

Die fertigen einkernigen Pollenkörner sind kugelförmig und haben, wie es bei Windblütern zu sein pflegt, eine völlig glatte Wandung. Auf einem größten Kugelkreise bemerkt man bei Totalbetrachtung sechs kreisrunde Poren in der Exine, deren stäbchenförmiger Bau in der Aufsicht von oben her ein körniges Aussehen des Pollenkorns veranlaßt. Trifft der Schnitt durch ein solches die erwähnten Poren, so hat man das Bild der Fig. 11*b* vor sich. Es zeigt sich da, daß das Pollenkorn von einer verhältnismäßig dicken, strukturlosen Intine umgeben wird. An den Poren wölbt sich diese vor, ist dort manchmal auch ein wenig dünner. Die Exine verdünnt sich in der Umgebung schnell und läßt die Poren ganz frei, wie sich nach Behandlung der Pollenkörner mit verdünnter Schwefelsäure konstatieren ließ. Es handelt sich also bei den betreffenden Stellen nach der Terminologie H. Fischer's (1890) um Keimporen. — Mit der Ausbildung der beschriebenen Wandstruktur haben die Pollenkörner ihre definitive Gestalt und Größe gewonnen.

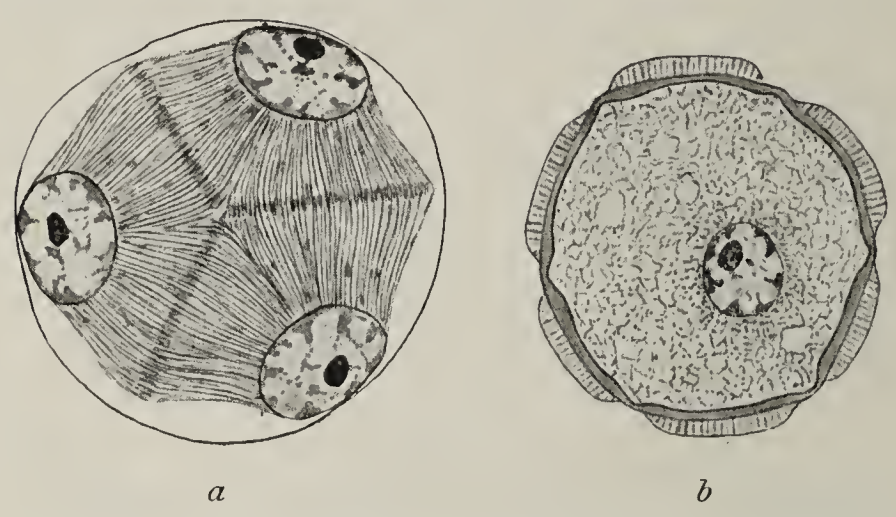

Fig. 11. *a* Tetradenbildung. *b* Einzelliges Pollenkorn.

b) Die Bildung der generativen Zelle.

Bald nachdem die Pollenkörner die Ausbildung ihrer Wandschichten vollendet haben, beginnen die Vorgänge, welche zur Entstehung

der generativen Zelle führen. Der Kern fängt an, sich der Pollenwand zu nähern. Nachdem er sie erreicht hat, tritt er in die Prophase der Teilung ein. In dem Stadium der vollendeten Chromosomenbildung (Fig. 12*a*) läßt sich leicht die haploide Chromosomenzahl feststellen. Über die Stellung der Spindel, welche nunmehr ausgebildet wird, liegen in der Literatur verschiedene Angaben vor. Strasburger (1908, pag. 523 ff.) stellte für Lilium-Arten fest, daß die Spindel senkrecht zur Oberfläche des Pollenkorns eingestellt wird. Auch bei Myricaria (Frisendahl 1912, Fig. 38—42 Tafel I) ist die Stellung der Spindel so. Hier steht sie in Beziehung zu der Form der Pollenkörner, die mit drei Kappen ausgestattet sind, deren eine stets die generative Zelle aufnimmt. Lagerberg (1909 pag. 47) fand bei Adoxa keine „besondere Orientierung dieser Spindel im Verhältnis zur Form des Pollenkorns.

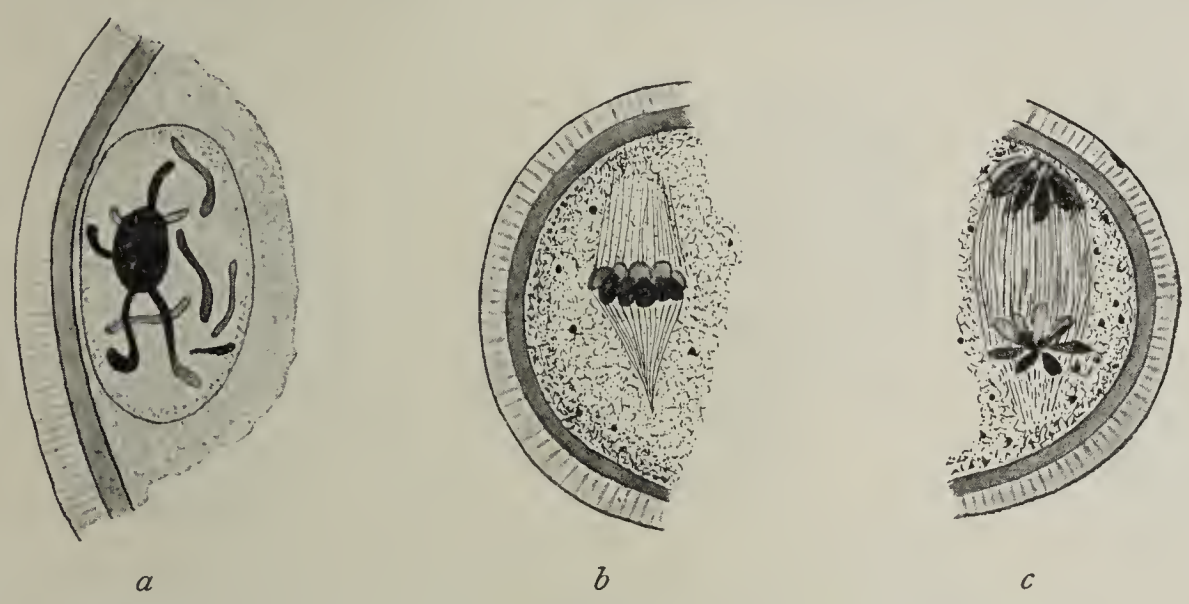

Fig. 12. Haploide Teilung im Pollenkorn. *a* Prophase, *b* Spindel, *c* Telophase.

Bei Thelygonum konnte ich feststellen, daß die Spindel stets ziemlich dicht an der Wand angelegt wird, so, daß die Äquatorialplatte etwa in der Ebene eines größten Kugelkreises liegt (Fig. 12 *b*). In dieser Lage verharrt sie während der ganzen Teilung. Die Spindel ist nach Strasburger (a. a. O.) an dem der Wandung zugekehrten Pol breit und oft mit Faserbündeln an der Hautschicht befestigt, dagegen nach Lagerberg von dem gewöhnlichen Typus. Für die hier besprochene Pflanze liegen die Verhältnisse so, daß die Spindel an der einen Seite ziemlich breit an der Hautschicht befestigt ist, während das andere Ende, spitz und scharf, zunächst frei im Plasma endet. Dies scheint sich jedoch im Laufe der Teilung zu ändern. In Fig. 12 *c*, die eine Telophase derselben darstellt, liegt der eine Chromosomenkomplex, wohl der zur Bildung des generativen Kerns bestimmte, der Pollenwand dicht an; der andere hat sich ihr nicht so weit genähert. Die zugehörige,

noch nicht ganz rückgebildete Spindelspitze reicht aber bis in die Hautschicht der Zelle hinein, ist also gegen früher verlängert. Ich kann nicht bestimmt sagen, ob sich die Spitze dabei in einzelne Fasern oder Faserbündel auflöst, wenngleich mir dies wahrscheinlich ist, da es bei sehr vielen Pflanzen eintritt (vgl. Frisendahl 1912, pag. 27; Friemann 1910 und Wefelscheid 1911).

Die weiteren Vorgänge verlaufen in der von Strasburger (a. a. O.) geschilderten Weise und resultieren in der Bildung eines vegetativen Kerns und einer kleinen, linsenförmigen generativen Zelle, die entsprechend ihrer Entstehung zunächst der Pollenwand dicht anliegt, und zwar in unmittelbarer Nähe des vegetativen Kerns, der sie an Größe übertrifft (Fig. 13 *a*). Bald tritt sie ihre Wanderung ins Innere des Pollenkorns an (Fig. 13 *b*), wobei sie sich streckt, aber doch nicht so große Gestaltsveränderungen durchmacht, wie sie von anderen

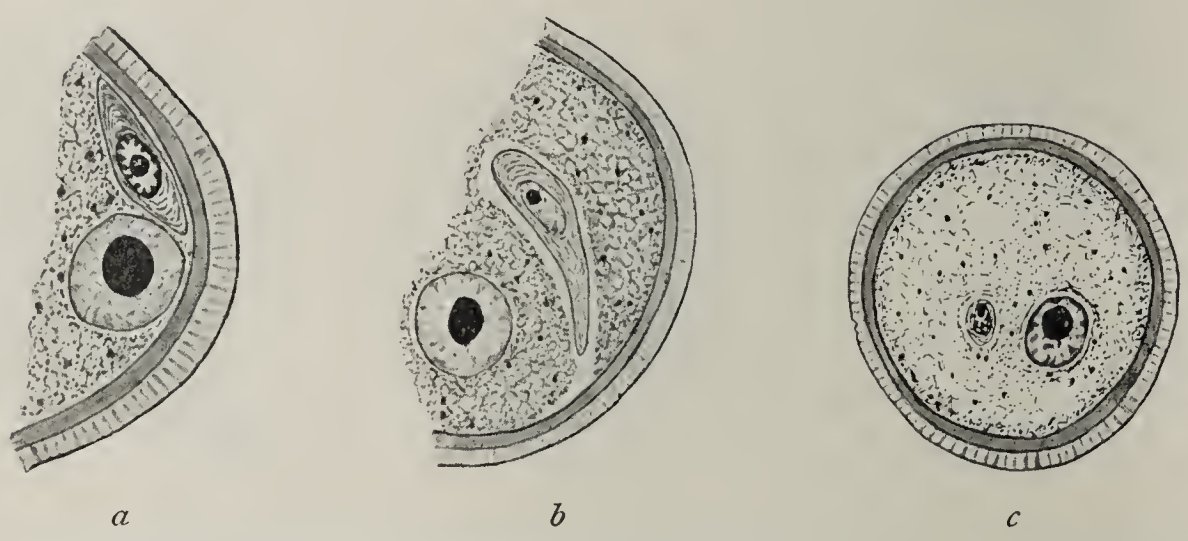

Fig. 13. *a* Generative Zelle; *b* Wanderung derselben; *c* zweizelliges Pollenkorn.

Objekten bekannt sind (vgl. Strasburger 1908, Tafel II, Fig. 26, 27). Ist die generative Zelle am Ziel ihrer Wanderung angelangt, so rundet sie sich allmählich ab. Ihr Aussehen zeigt Fig. 13 *c*, die ein fertiges zweizelliges Pollenkorn darstellt.

c) Weitere Vorgänge im Pollenkorn.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, war der Einfluß der Carnoyschen Fixierungsflüssigkeit auf die Pollenkörner höchst ungünstig, insofern als diese oft zusammengedrückt erschienen. Es fiel mir auf, daß in manchen Antheren die Pollenkörner ihre Kugelgestalt alle beibehielten. Genauere Betrachtung zeigte, daß es sich um ältere Antheren handelte. Die Anwendung verschiedener Reagentien auf Pollenkörner lebender und frisch fixierter Pflanzen belehrte mich darüber, daß diese älteren Pollenkörner mit Stärke vollgepfropft sind.

Dadurch erklärt sich wohl ihre größere Resistenz, wie auch die Netzstruktur des Plasmas in geschnittenen und gefärbten Pollenkörnern (Fig. 14*a*). Bei jüngeren Körnern, die noch keine generative Zelle führten, versagte der Stärkenachweis. Die mit Stärke erfüllten waren alle bereits zweizellig, die überwiegende Mehrzahl von ihnen führte sogar drei Kerne. Es scheint danach, als ob die Stärkebildung am Ende des Zweizellenstadiums, und zwar ziemlich plötzlich, stattfände.

Thelygonum Cynocrambe bildet, wie aus der eben bereits erwähnten Dreikernigkeit der Pollenkörner hervorgeht, meist schon im Pollenkorn die Spermakerne aus. Dieses Verhalten ist nicht besonders auffallend, da es sich auch bei vielen anderen Gewächsen findet. (Vgl. Coulter and Chamberlain 1903, Strasburger 1908). Bei manchen Pflanzen, wie z. B. Lilium (Strasburger 1908) und Myricaria germanica (Frisendahl 1912) entstehen die Spermakerne manchmal im Pollenschlauch, oft aber auch schon im Pollenkorn. Ihnen läßt sich Thelygonum Cynocrambe anschließen. Wenn aber Balicka-Iwanowska (1897) angibt, daß nur manche Pollenkörner „zwei generative Kerne" aufweisen, so ist dies dahin zu berichtigen, daß fast alle Pollenkörner sich so verhalten und das Gegenteil eine Ausnahme ist. Es gilt nur, die ältesten Antheren aufzusuchen.

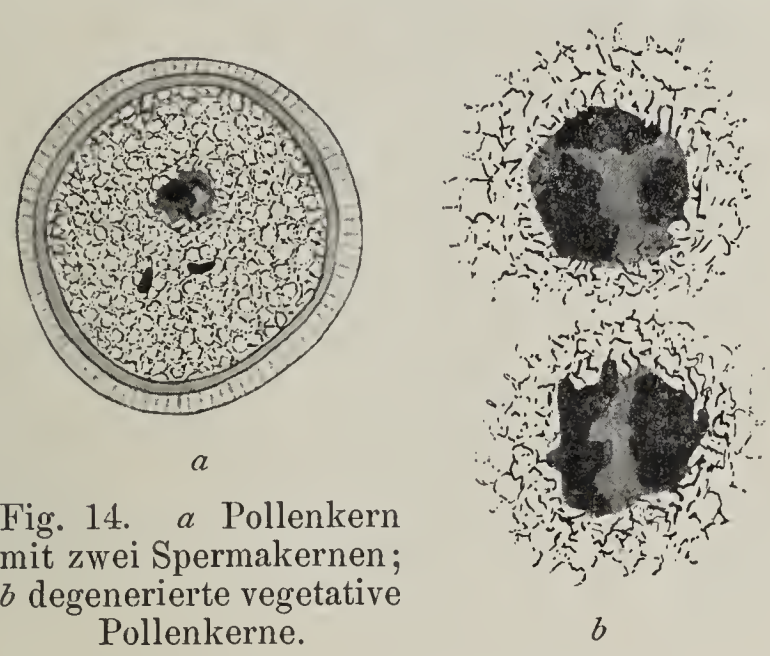

Fig. 14. *a* Pollenkern mit zwei Spermakernen; *b* degenerierte vegetative Pollenkerne.

Frisendahl (1912, pag. 45) hat die Bemerkung gemacht, daß individualisierte Spermazellen sich „wenigstens im großen und ganzen bei Gattungen finden, bei denen die beiden Spermazellen schon im Pollenkorn ausgebildet sind". Er glaubt dies nicht dem Zufall zuschreiben zu können und sagt zur Erklärung: „Hier kann die Teilung der generativen Zelle sich unter günstigeren Umständen als im Plasmastrome des Pollenschlauches vollziehen und abgegrenzten Spermazellen den Ursprung geben, die als solche bis in den Embryosack hinein auftreten können", während „diese Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch nicht zur Bildung von Tochterzellen, sondern nur von nackten Kernen führen kann". Bei Myricaria fand Frisendahl sowohl nackte Spermakerne, als auch ganze Spermazellen. Gemäß seiner Ansicht bringt er jene mit einer Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch, diese mit einer solchen im Pollenkorn in Verbindung. Ich

glaube nicht, daß diese Hypothese sich wird aufrecht erhalten lassen. Frisendahl selbst (1912, pag. 46) führt nach Strasburger (1908, pag. 517) verschiedene Pflanzen (z. B. Naias, Alisma, Sagittaria, Silphium) an, die sich ihr nicht fügen wollen. Nunmehr kann ich ihnen Thelygonum Cynocrambe anreihen. Hier läßt die generative Zelle auch dann noch, wenn sie nach dem Eindringen ins Plasma der vegetativen Pollenzelle eine rundliche Form angenommen hat, deutlich ihr eigenes Plasma erkennen (Fig. 12*c*). Nach der Teilung, die ich wegen der geringen Größe der Elemente nicht weiter verfolgt habe, ändert sich das aber. Stets fand ich die beiden Spermakerne nackt und jeglicher sichtbaren Plasmahülle ermangelnd (Fig. 14*a*). Es sei ferner schon hier bemerkt, daß bei Thelygonum auch im Pollenschlauch und im Embryosack nur nackte Spermakerne angetroffen werden.

Einige Bemerkungen möchte ich noch dem vegetativen Kern der Pollenkörner widmen. Nach der Teilung der generativen Zelle gibt er meist allmählich seine runde Form auf. Der Rand ist zunächst unregelmäßig gezackt oder nur noch undeutlich abgegrenzt. Die Desorganisation schreitet bald weiter fort und führt oft zum Zerfall in Brocken (Fig. 14*a*, *b*). Ähnliches ist schon häufig in der Literatur beschrieben worden (Smith 1898; Strasburger 1908, pag. 544; 1910, b, pag. 456; Murbeck 1902; Shattuck 1905; Frisendahl 1912). Bei manchen Pollenkörnern scheint das Degenerieren des vegetativen Kerns bis zum völligen Verschwinden des Kerns fortzuschreiten. Mir begegneten wenigstens solche, die keine vegetativen Kerne mehr aufwiesen.

VI. Die weiblichen Blüten.

Neben der merkwürdigen Stellung der männlichen Infloreszenz hat besonders der eigenartige Bau der weiblichen Blüten von Thelygonum Aufmerksamkeit erregt. Sie stehen in kleinen, meist dreiblütigen dichasialen Gruppen in den Blattachseln zwischen zwei kleinlaubigen Vorblättern, die oft von ungleicher Größe sind, übrigens bei den Blüten höherer Ordnung bis zum Verschwinden reduziert erscheinen.

Die ersten Anlagen der weiblichen Blüten treten als rundliche Höcker in den Blattachseln auf. Bald platten sie sich oben ab, da die Ränder stärker wachsen. Durch dieses schnellere seitliche Wachstum kommt eine ringförmige Erhebung zustande (Fig. 15*a*). Durch weiteres Randwachstum entsteht schließlich ein Becher (Fig. 15*b*), der das Perigon darstellt. Dieses gliedert später an seinem oberen Rande zwei, seltener drei bis vier Zähnchen oder Läppchen aus, behält aber im

übrigen, im Gegensatz zu den männlichen Blüten, die Form einer Röhre bei. Im Innern der eben geformten Perigonröhre bildet sich etwas oberhalb des Röhrengrundes ein Höcker, der sich infolge stark einseitigen Wachstums einem gleichzeitig am Blütenboden entstehenden überlagert (Fig. 15 *c*). Der erste repräsentiert die Anlage des einzigen Fruchtblattes, der zweite untere die der einzigen Samenanlage. Das Fruchtblatt bildet in schnellem Wachstum den Griffel aus, der in die Perigonröhre hineinwächst. Diese wird durch das Wachstum des Fruchtblattes, der Samenanlage und des ganzen Blütengrundes in die Höhe geschoben (Fig. 15 *d*). Da das Fruchtblatt aber zunächst schneller wächst und das ihm aufsitzende

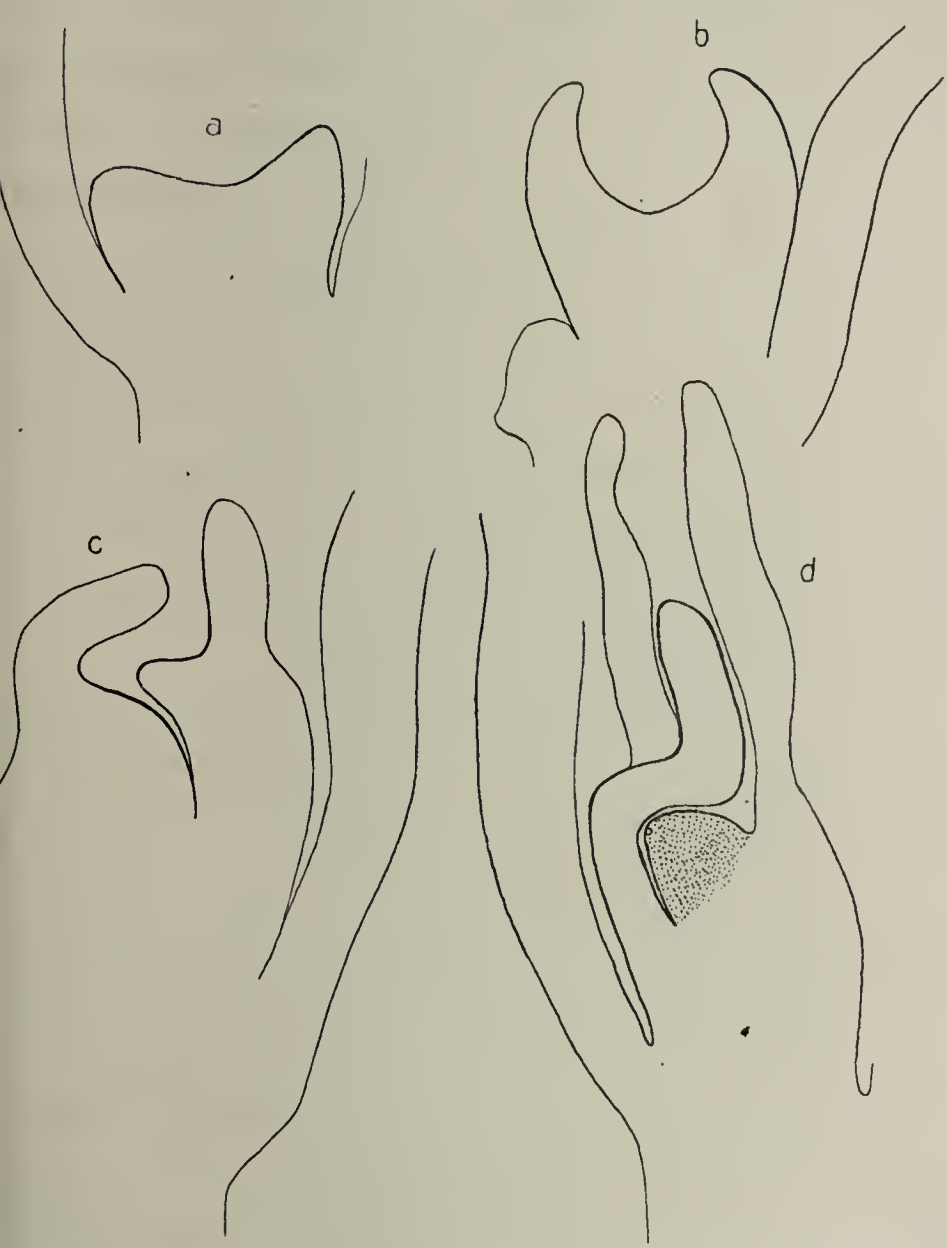

Fig. 15. Entwicklung der weiblichen Blüten (nach Photographien).

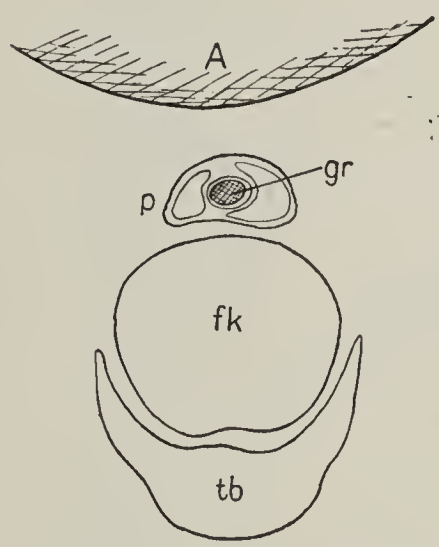

Fig. 16. Querschnitt durch eine weibliche Blüte (nach Photographie). *A* Achse, *tb* Tragblatt, *fk* Fruchtknoten, *gr* Griffel, *p* Perigon.

Perigon mitnimmt, kommt gleichzeitig eine starke seitliche Verlagerung des Perigons zustande, die bereits in der kleinen Blüte der Fig. 15 *d* deutlich zum Ausdruck kommt. Die seitliche Verschiebung prägt sich immer mehr aus, da nunmehr das Ovulum ein einseitiges Wachstum beginnt. Es wendet sich dem Tragblatt der Blüte zu (Fig. 15 *d*) und weitet in dieser Richtung die Wölbung des Fruchtblattes aus. So kommt es, daß schließlich Perigonröhre und Griffel fast am Grunde der Blüte und zwar an der der Abstammungsachse zugekehrten Seite

zu entspringen scheinen. Die Fig. 16 stellt einen Schnitt durch Perigon und Griffel, Blüte und Tragblatt dar, der über die gegenseitige Stellung dieser Teile orientiert.

Wenn der Embryosack, über dessen Entwicklung der folgende Abschnitt näher berichten soll, ausgebildet ist, hat die Samenanlage durch ihr einseitiges Wachstum bereits eine anatrope Drehung erfahren, die die Mikropyle nach unten wendet. Der Embryosack liegt dann etwa wagerecht. Später ist aber die Wendung so stark, daß das Mikropylenende neben der Chalaza liegt und der Embryosack, der nunmehr ebenfalls etwas gekrümmt ist, seine Spitze nach unten kehrt. Die somit kampylotrope Drehung erfolgt aber nicht einfach in der durch den Griffel gehenden Symmetrieebene der Blüte. Auf Schnitten, die den Griffel seiner ganzen Länge nach treffen, sieht man nämlich den Embryosack meist schräg durchschnitten. Die Krümmung führt also seitlich aus der Symmetrieebene heraus, ist eine Raumkurve.

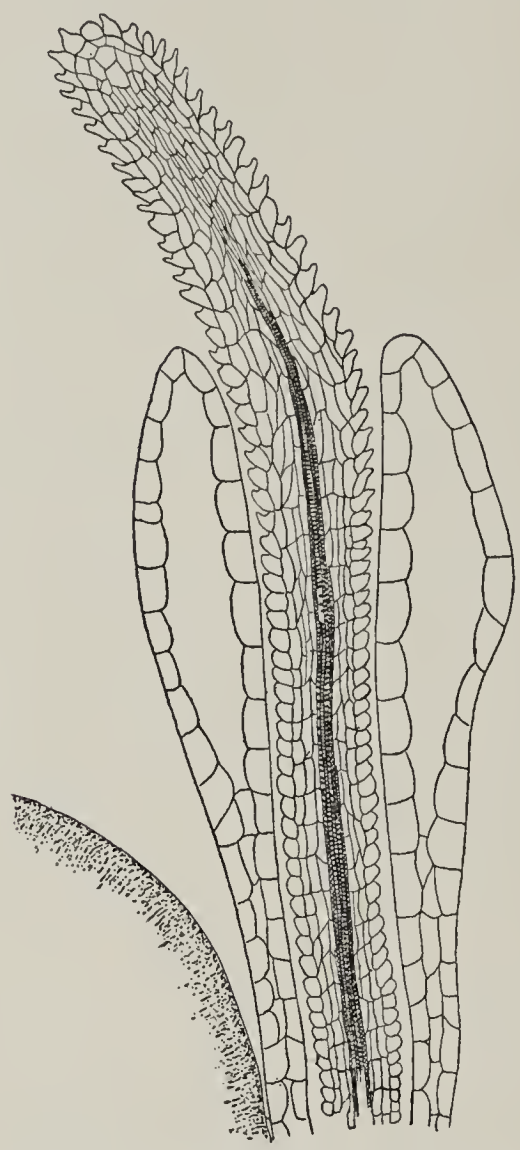

Fig. 17. Längsschnitt durch den Griffel (nach Photographie).

Aus der geschilderten Entwicklung ergibt sich, daß der Fruchtknoten unterständig ist, was schon Poulsen (1893) entgegen anderen Behauptungen hervorhebt. Der lange, dünne, bis zu drei Vierteln seiner Länge von einem Gefäßbündel durchzogene Griffel wird von dem röhrenförmigen Perigon manschettenartig umgeben, ragt aber oben aus ihm mit dem stigmatösen Ende heraus (Fig. 17). Die Perigonröhre erscheint oben etwas aufgeblasen, weil sie eine Höhlung mit einschichtigen Wänden bildet.

Nach vollzogener Bestäubung fallen Griffel und Perigon bald ab und hinterlassen eine kaum wahrnehmbare Narbe.

VII. Die Entwicklung des Embryosackes.

Wie im vorigen Abschnitt berichtet wurde, stellt der untere der beiden in der Blütenanlage entstehenden Höcker das Ovulum dar. Die Spitze der Kuppe ist als das Nuzellusgewebe anzusehen. Hier

findet man in der subepidermalen Schicht eine sich vor ihren Nachbarinnen durch bedeutendere Größe auszeichnende Zelle, die Archesporzelle. Sie ist in Fig. 18*a* in der Vorbereitung zu einer Teilung dargestellt. Diese und die sich anschließenden Teilungen zerlegen sie in mehrere Zellen, von denen eine zur Embryosackmutterzelle wird. Gleichzeitig vollzieht sich die Bildung des Integuments. Dicht unterhalb der Kuppenspitze wölbt sich das Gewebe stumpf vor, so daß ein Wulst entsteht, der von vornherein vielschichtig ist (Fig. 18*b*). Er schließt über dem kleinen, im Wachstum zurückbleibenden Nuzellus zusammen und umgibt ihn als einziges Integument, das eine lange, enge Mikropyle bildet. Von einem zweiten Integument wird keine Spur angelegt.

Während der nun folgenden Tetradenteilung wird die Embryosackmutterzelle durch weiteres Wachstum des Integuments immer tiefer

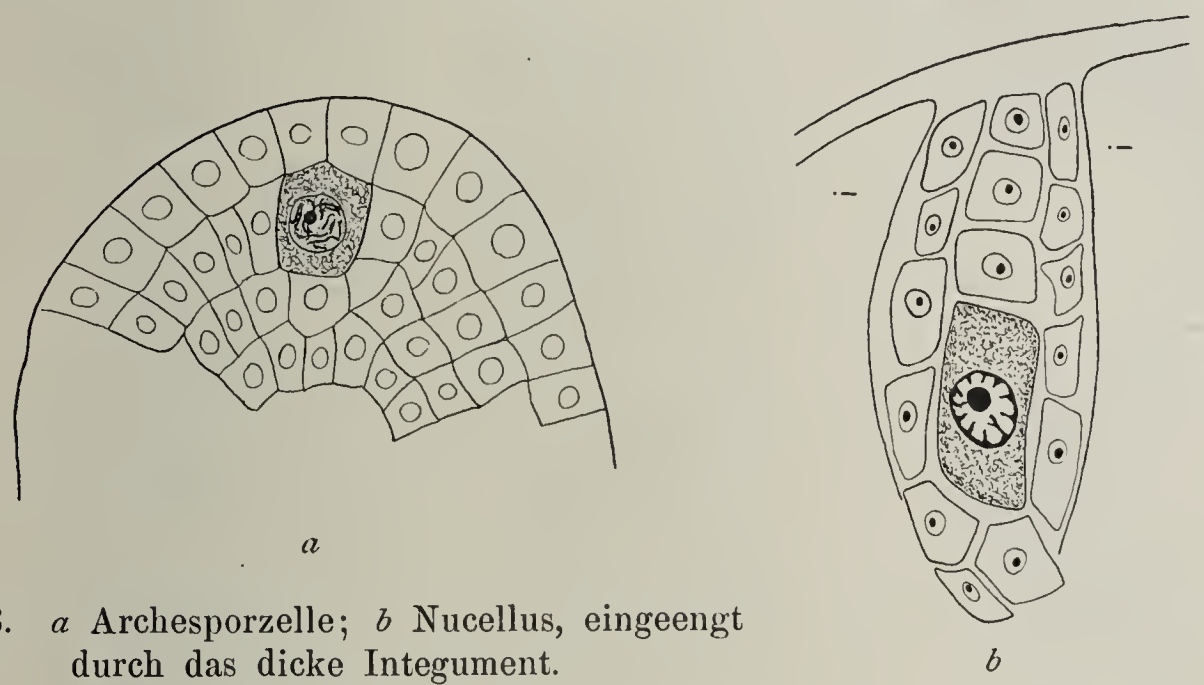

Fig. 18. *a* Archesporzelle; *b* Nucellus, eingeengt durch das dicke Integument.

ins Innere der Samenanlage hinein verlagert. Fig. 19*a* stellt eine beginnende Anaphase der ersten Reifeteilung, Fig. 19*b* eine fertige Tetrade dar. In der Regel ist es die unterste Zelle der Tetrade, welche die weitere Ausbildung erfährt. Es begegnete mir aber auch das Bild der Fig. 19*c*. Hier kann wohl kein Zweifel obwalten, daß es die zweitunterste Zelle ist, welche den Embryosack liefern wird. Die Ausbildung desselben verläuft in der für die Mehrzahl der Angiospermen typischen Art, wie die Fig. 19*d*—*f*, deren letzte den vollausgebildeten Embryosack mit Eiapparat, Antipodenzellgruppe und Zentralkern darstellt, beweisen.

VIII. Die Befruchtung.

Es gelang mir nicht, bei dem mir zur Verfügung stehenden Material von Thelygonum die Pollenkeimung auf der Narbe und die

Pollenschläuche auf ihrer Wanderung durch den Griffel zu sehen. Die Bedingungen, unter denen die Pflanzen in den letzten Tagen vor ihrer Fixierung gestanden hatten, waren wohl zu ungünstig gewesen. Daher hielt ich es für wünschenswert, die Pollenkörner auf Nährböden keimen

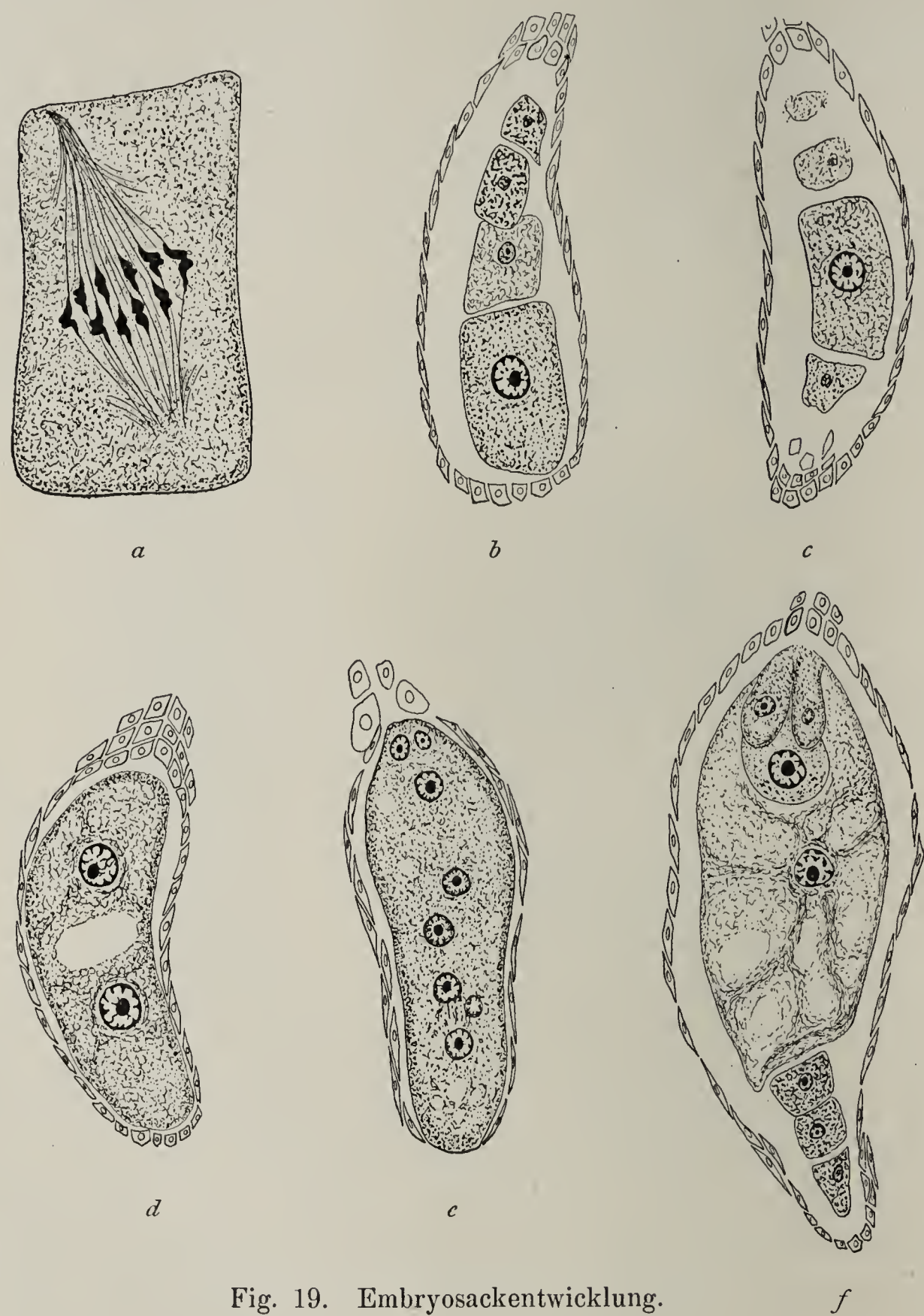

Fig. 19. Embryosackentwicklung.

zu lassen. Am geeignetsten erwiesen sich 2%ige Agar-Agar-Lösungen, die mit 5% Rohrzucker versetzt waren. Stücke der dünnen Agarschicht wurden im Regaudschen Gemisch (vgl. pag. 2) fixiert. Es kam mir besonders darauf an, festzustellen, ob die ja meist der De-

generation anheimfallenden vegetativen Kerne überhaupt noch in die Pollenschläuche eintreten. Oft scheint es nicht der Fall zu sein. Fig. 20 *b* zeigt einen Pollenschlauch, in dem die Spermakerne dicht beisammen liegen. Seine Spitze ist von dichterem Plasma gefüllt. Von einem vegetativen Kern ist aber nichts zu erblicken. Manchmal wird derselbe indessen doch wohl in den Schlauch übergehen. In der Fig. 20 *a* liegt wenigstens der vegetative Kern der Austrittsstelle des noch kurzen Pollenschlauches dicht an, während die Spermakerne sich ihr noch nicht genähert haben. Es mag vielleicht vom Grade der Degeneration abhängen, wie sich die vegetativen Kerne hierin verhalten.

Die offene Mikropyle befruchtungsreifer Samenanlagen macht es von vornherein wahrscheinlich, daß bei Thelygonum Porogamie herrscht. Zur Evidenz wird dies erhoben durch meine Beobachtungen über das Entleeren des Pollenschlauchinhalts in den Embryosack. Im Embryosack der Fig. 21 *c* hat sich die Befruchtung bereits vollzogen. In der Mikropyle sieht man aber noch einen Rest des entleerten Pollenschlauches. Übrigens weist auch in den Fig. 21 *a* und *b* die Richtung des in eine Synergide entleerten Pollenschlauchinhalts darauf hin, daß er der Mikropyle entströmt ist.

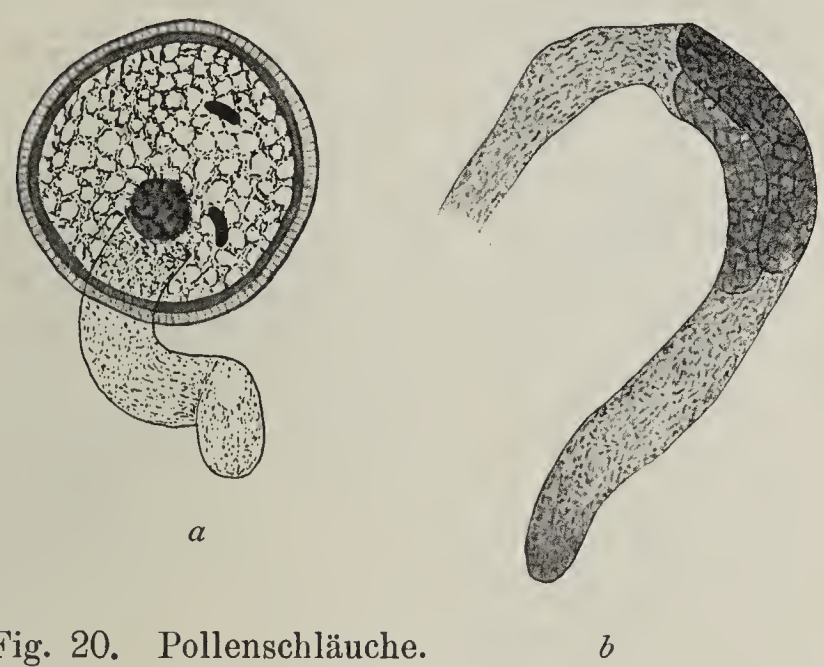

Fig. 20. Pollenschläuche.

In der Aufnahme des Pollenschlauchinhalts erblickt Strasburger (1910, pag. 257) „die eigentliche, den Synergiden bei den Angiospermen zugefallene Aufgabe, die sie aber auch weiterhin einbüßen konnten“. Die letzte Bemerkung weist auf Ausnahmen von der Regel hin, die tatsächlich nicht allzuselten sind (vgl. Lagerberg 1909, pag. 57 und die dort zitierte Literatur). Daraus glaubt Frisendahl (1912, pag. 48) den Schluß ableiten zu können, daß den Synergiden keine Bedeutung bei dem Befruchtungsvorgang zukomme. Mir scheint jedoch dieser Schluß angesichts der erdrückenden Überzahl der Pflanzen, bei denen tatsächlich eine der Synergiden den Pollenschlauchinhalt aufnimmt, zu kategorisch zu sein. Frisendahl mag wohl Recht haben, wenn er den Weg des Pollenschlauches von der gegenseitigen Stellung und der

Inserierung der drei Zellen des Eiapparates „teilweise“ abhängig sein läßt. Damit ist das Problem aber nur verschoben, denn es bleibt alsdann die Tatsache bestehen, daß die Inserierung bei fast allen Angiospermen den Pollenschlauch beim Entleeren seines Inhalts eine der Synergiden zu benutzen zwingt oder doch wenigstens „vorziehen“ läßt. Meiner Ansicht nach besteht daher die Strasburger'sche Auffassung und damit die physiologische Bezeichnung der beiden in Betracht kommenden Zellen zu Recht. Bei Thelygonum fand ich auch

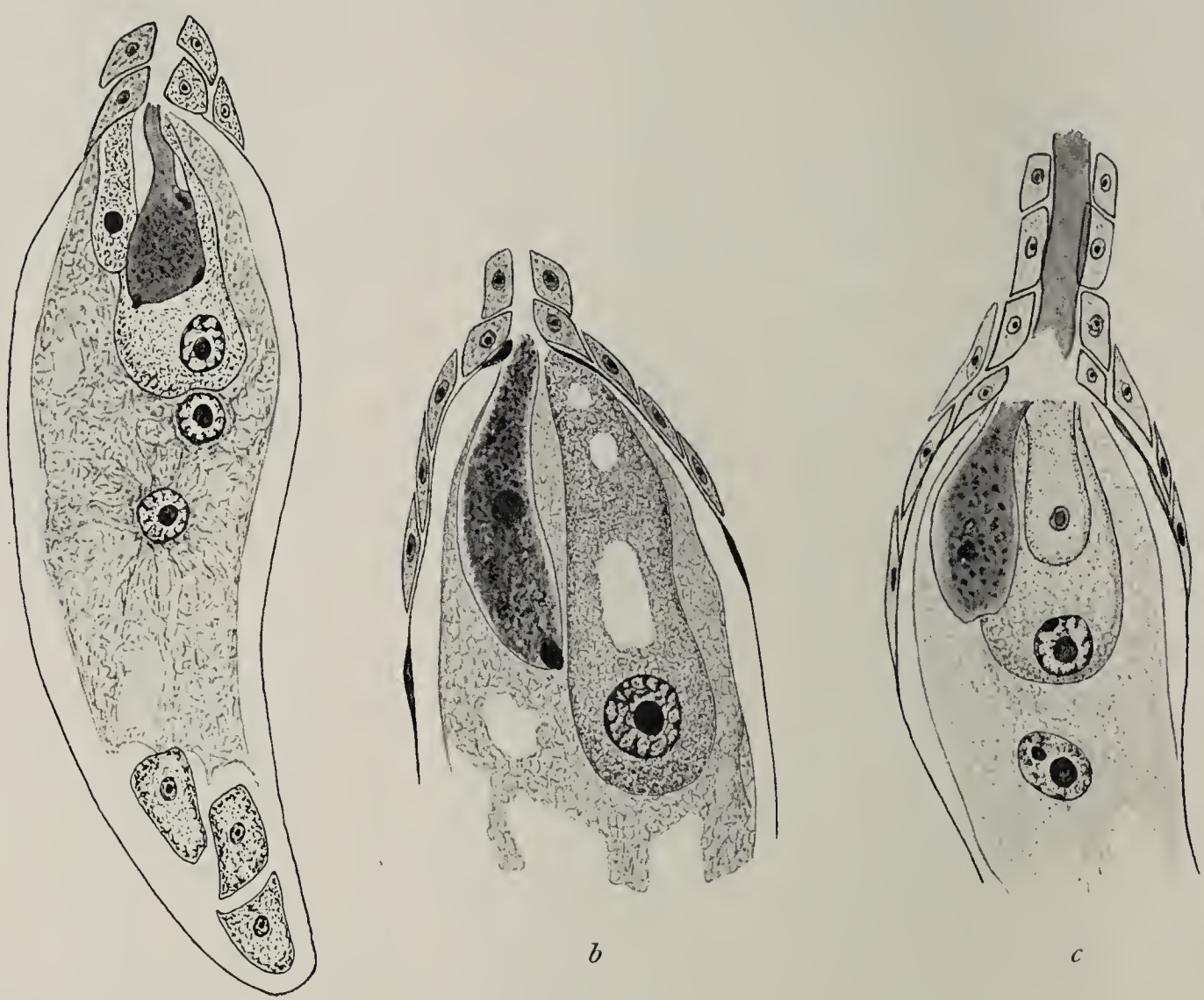

Fig. 21. Befruchtungsstadien.

stets eine und nur eine Synergide vom Pollenschlauchinhalt erfüllt (Fig. 21 *a—c*).

Während vor der Befruchtung die Größe der beiden Synergiden nicht wesentlich differierte (Fig. 19*f*), sieht man nach der Entleerung des Pollenschlauches in die eine von ihnen meist, wie diese sich nach unten hin streckt (Fig. 21 *a*, *c*). Die sie erfüllende plasmatische Masse ist scheinbar sehr dicht und zeichnet sich durch sehr energisches Festhalten der Tinktionsmittel aus. Stets konnte ich in ihr unregelmäßig verteilte, stärker gefärbte Teilchen wahrnehmen. Außerdem enthält

sie einen mehr oder weniger degenerierten Kern, den Kern der zerstörten Synergide.

Meist werden zwei solcher Kerne auftreten, der Synergidenkern und der vegetative Schlauchkern (Juel 1907, pag. 20; dort die Literatur). Wird aber keine der Synergiden bei der Einführung der Spermakerne in Anspruch genommen, so tritt nur ein degenerierter Kern, der der Synergide, in die Erscheinung (Juel a. a. O.; Lagerberg 1909, pag. 58; Strasburger 1910, pag. 259). Wenn es sich bei Thelygonum ebenso verhält, so liegt das daran, daß der vegetative Pollenkern schon vorher der Degeneration unterlag. Die vorhin erwähnten stärker färbbaren unregelmäßig geformten Teilchen sind wohl als Abbauprodukte des Synergidenkerns aufzufassen.

In der Fig. 21 *a* sind die beiden Spermakerne am unteren Ende der gefüllten Synergide, ziemlich weit von einander entfernt, zu erblicken. Der linksliegende ist grade im Begriff, aus dem Plasma herauszutreten; nur mit seiner hinteren Fläche steht er mit ihm noch in Berührung. Ich vermute, daß der andere dieselbe Austrittsstelle benutzen wird. Die Fig. 21 *b* führt nämlich einen solchen Fall vor Augen. Die beiden Spermakerne liegen hier dicht beieinander, sich teilweise deckend, in dem dem Eikern am nächsten liegenden Teil der gedehnten Synergide. (Die andere fehlt in der Zeichnung, da sie durch den Schnitt fortgenommen ist.) Beide Spermakerne sind rundlich. Von irgendeiner Plasmaschicht um sie herum ist nichts wahrzunehmen, so daß ich zur Überzeugung gekommen bin, daß bei Thelygonum nur nackte Spermakerne die Befruchtung vollziehen. Interessant ist das Größenverhältnis zwischen Sperma- und Eikern. Auch hier macht die ganze Substanzmenge des Spermakerns nicht soviel aus, wie die des Nukleolus im Eikern, was Strasburger (1910, pag. 259) für Urtica dioica besonders hervorhebt. Die Spermakerne verraten übrigens nichts von der Anwesenheit eines individualisierten Nukleolus, stellen vielmehr bei Thelygonum eine homogene, dichte, sich stark färbende, scharf begrenzte Masse dar.

Den einen Spermakern auf seinem Wege zum Zentralkern zu fixieren, ist mir nicht gelungen. In Fig. 21 *c* sieht man bereits die Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem Eikern, die des anderen mit dem Zentralkern. Hier sind also die Polkerne schon vereinigt. Die Embryosäcke der Fig. 21 *a* und *b* wiesen aber dicht vor der Befruchtung noch zwei Polkerne auf. Andererseits stellt Fig. 19 *f* einen vollständigen Embryosack dar, in dem noch kein Anzeichen bevorstehender Befruchtung zu bemerken ist. Es ergibt sich hieraus, daß der Zeitpunkt der Verschmelzung der Polkerne einerseits unter-

einander, andererseits mit dem Spermakern bei Thelygonum nicht geringen Schwankungen unterworfen ist, wie ja auch bei anderen Pflanzen in diesem Punkte Variationen vielfach beobachtet worden sind.

Mit einigen Worten muß ich noch des Schicksals der Antipoden gedenken. Sie spielen bei Thelygonum keine wichtige Rolle. Zur Zeit der Befruchtung liegen sie gewöhnlich als selbständige Zellen frei im unteren Ende des Embryosacks. Sie weisen oft dann schon, sicher aber nach der Befruchtung, deutliche Zeichen von Desorganisation auf, welche sich vor allem in unregelmäßigem Zerfall der Kerne äußert. Durch das wachsende Endosperm werden sie dann bald völlig verdrängt und zum Schwinden gebracht.

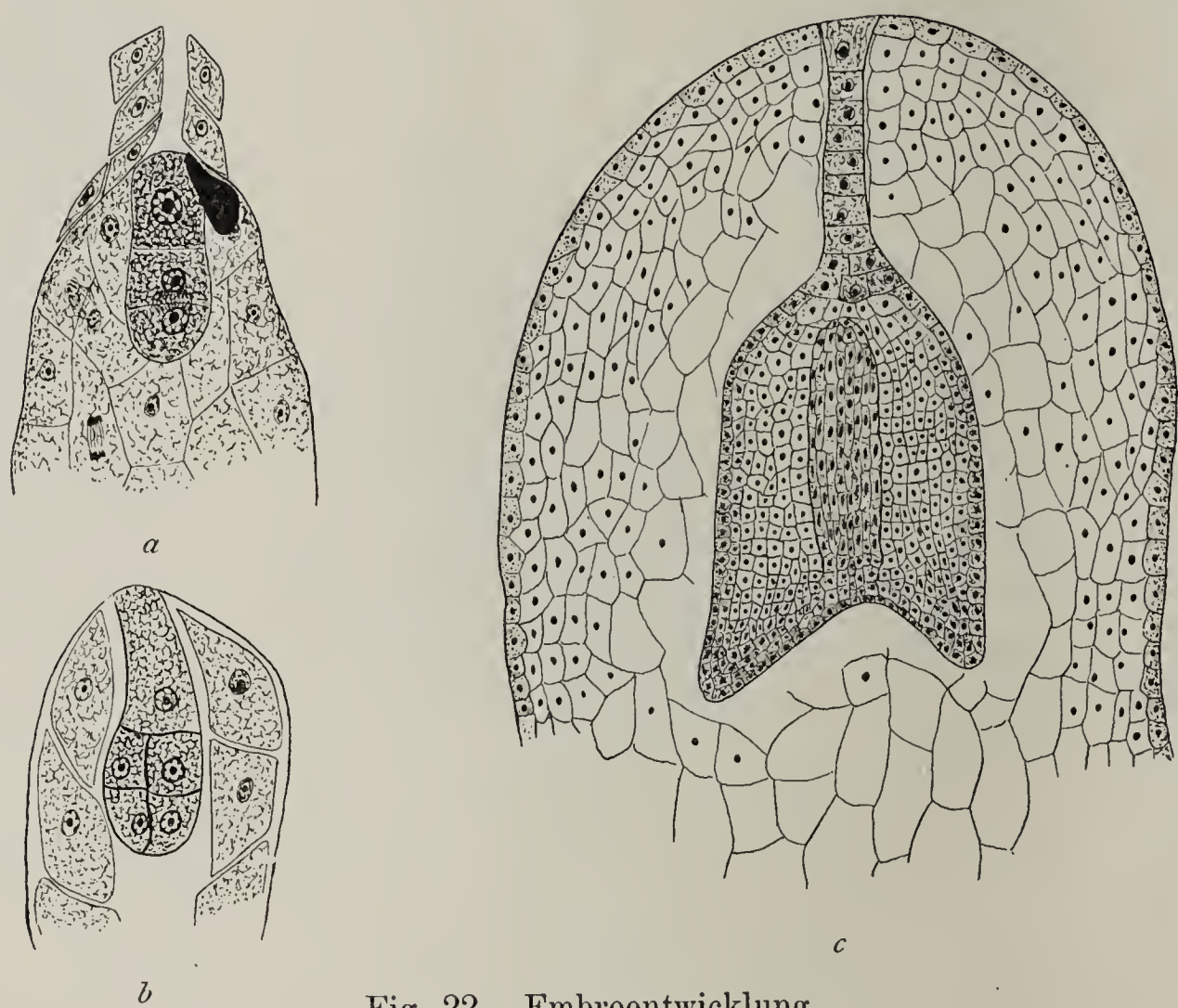

Fig. 22. Embroentwicklung.

XI. Same und Frucht.

Die erste Teilung des befruchteten Eies führt zur Entstehung einer unteren und einer oberen Embryozelle. Die letztere ist die Ursprungszelle für den Suspensor. Die erste tritt in die Bildung des Embryo ein; sie teilt sich schneller als die Suspensorzelle. In Fig. 22 *a* ist sie bereits in zwei Zellen zerlegt, während die Suspensorzelle sich noch nicht geteilt hat. Die folgende Fig. 22 *b* zeigt sie nur etwas gestreckt, während der eigentliche Embryo bereits mehrzellig ist, da der

Durchschnitt vier regelmäßig angeordnete Zellen aufweist. Diese Bilder lassen übrigens auch erkennen, daß das Endosperm außerordentlich schnell wächst. Schon der dreizellige Embryo der Fig. 22 *a* ist von ihm umhüllt. Auch weiterhin eilt die Entwicklung des Endosperms der des Embryo weit voraus. Sein Wachstum erfolgt dabei außen. Die dem Embryo anliegenden Zellen vergrößern sich bedeutend und unterliegen baldiger Resorption, wie Fig. 22 *c* deutlich zu erkennen gibt. Bemerkenswert ist die Streckung, die hier der Suspensor erfahren hat. Abgesehen von zwei drei- bzw. zweizelligen Schichten, die

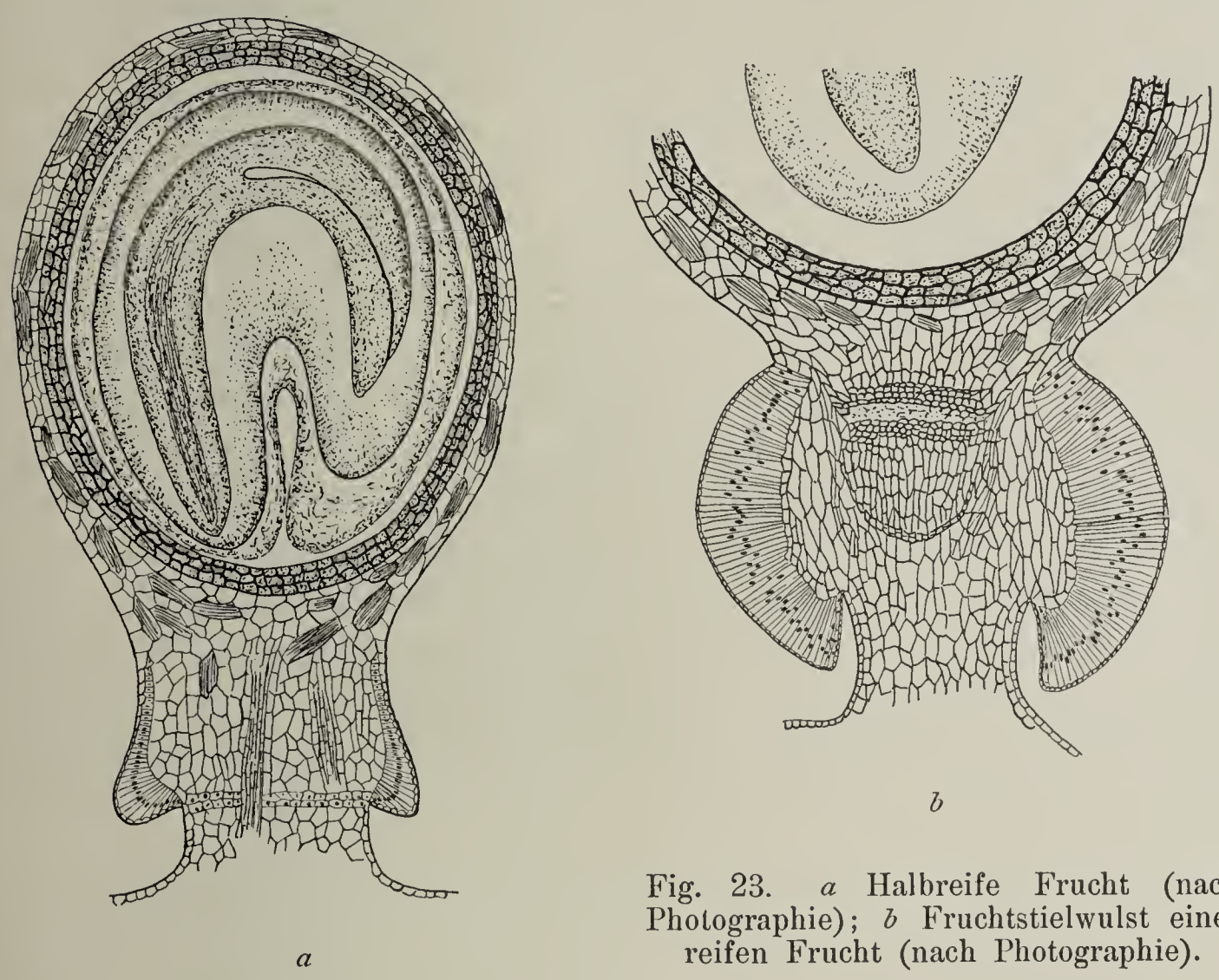

Fig. 23. *a* Halbreife Frucht (nach Photographie); *b* Fruchtstielwulst einer reifen Frucht (nach Photographie).

vermutlich die Hypophyse darstellen, besteht er aus acht hintereinander angeordneten, das Endosperm durchsetzenden Zellen, deren oberste nach außen kegelförmig erweitert ist.

Im ferneren Verlauf der Entwicklung nimmt der Embryo eine hufeisenförmige Gestalt an (Fig. 23 *a*). Das knorpelige, granulierte Endosperm enthält keine Stärke. Dagegen fand sich, daß in den Randschichten des dicken Integuments während der Samenentwicklung zeitweise Stärke auftritt, die späterhin wieder verschwindet. Zur Zeit der Samenreife nehmen Embryo und Endosperm fast den ganzen Raum innerhalb der Frucht ein. Die Samenschale ist dünn und wird bei

der Reife schwärzlich. Das Perikarp der Steinfrucht verholzt in seinen inneren Schichten. Die unverholzt bleibende fleischige Schicht umfaßt nur wenige Zellagen. In diesem fleischigen Exokarp finden sich, besonders am Grunde, wo es in den Fruchtstiel übergeht, zahlreiche Idioblasten mit Raphidenbündeln (Fig. 23 *a*, *b*). Mit der Fruchtreife trocknet es und schrumpft ein, so daß die etwas längliche Frucht in der grauen Farbe des verholzten Endokarps erscheint.

An der Fruchtbildung beteiligt sich auch der verhältnismäßig dicke, kurze Blütenstiel. Bald nach der Befruchtung fängt er an, sich von einer Stelle aus nach unten hin zu verdicken, indem sich die Zellen der unter der Epidermis gelegenen Schicht radial strecken. Dieser Vorgang findet dort sein Ende, wo die Loslösung der Frucht erfolgen soll. Zwischen dieser Stelle und dem Fruchtgrunde entsteht durch die erwähnte Streckung nun ein erst niedriger, später sehr auffälliger Wulst (Fig. 23 *a*, *b*), der dem Fruchtstiel auf dem Längsschnitt ein geflügeltes Aussehen verleiht. Ist die Ablösung der Frucht erfolgt, so schrumpft das beschriebene Gebilde, das weiße Farbe annimmt, stark ein. Sobald aber die Früchte ins Wasser gelangen, schwillt es infolge des Schleimgehalts der drüsigen Zellen wieder stark an, wobei viel Wasser aufgenommen wird. Da bei der Keimung die Wurzeln durch das schleimige Gewebe hindurchwachsen, glaubt Balicka-Iwanowska in dem Organ eine Schutzeinrichtung für den Keimling erblicken zu dürfen. Ich möchte aber eher annehmen, daß es die Keimung nur begünstigt durch Aufnahme und Festhalten des Wassers, das der Frucht durch Regen, Tau oder vom Boden aus zur Verfügung gestellt wird.

X. Zur systematischen Stellung von Thelygonum.

Man hat im ganzen immer dazu geneigt, Thelygonum Cynocrambe einer eigenen Familie, der der Thelygonaceen, zuzurechnen. Diese kleine Familie umfaßt nur eine Gattung mit nunmehr drei Arten, nämlich außer Thelygonum Cynocrambe L. noch Th. macranthum Franchet (Franchet 1887) und Th. japonicum Okubo et Makino (Cynocrambe japonica Makino; vgl. Makino, 1909).

Über die Verwandtschaftsverhältnisse von Thelygonum ist immer noch keine Klarheit geschaffen. De Candolle, Lindley, Schnizlein, Baillon, Franchet, Engler, Warming, Poulsen und Wettstein stellen die Familie zu den Centrospermen, meist neben die Phytolaccaceen. Jussieu, Endlicher und Bentham and Hooker betrachten die Thelygonaceen als Verwandte der Urticaceen. Nach Penzig

(1902, pag. 97) zeigen sie Beziehungen zu den Urticaceen und Euphorbiaceen. Auch Strasburger neigte der Ansicht zu, Thelygonum möchte bei den Euphorbiaceen seine richtige Stellung finden. Ihm gegenüber hatte Penzig auch gelegentlich mündlich geäußert, es sei vielleicht lohnend, den Anschluß bei den Elatinaceen zu versuchen. In dem merkwürdigen System van Tieghem's (1901) stehen die Cynocrambaceen neben den Garryaceen in der Gruppe der Solanineen. H. Hallier stellt die Thelygonaceen in seinem „Système phylétique des Angiospermes“[1]) (1912, pag. 206) neben die Halorrhagidaceen in die Ordnung der Ranalen. Außerdem hat man, wie ich der Monographie Poulsen's (1893) entnehme, die Familie auch noch mit den Begoniaceen, Santalaceen und Monimiaceen zusammenbringen wollen.

Zu den Euphorbiaceen kann Thelygonum meiner Meinung nach nicht gut gehören wegen des oberständigen Perianth und der tenuinucellat-unitegmischen Samenanlage, wohl auch wegen der Raphiden und Colleteren. Die starke Reduktion der weiblichen Blüte würde auch schlecht zu der bei den Euphorbiaceen bekanntlich mit großer Konstanz auftretenden Dreiblätterigkeit und Dreifächerigkeit des Fruchtknotens passen. Berücksichtigt man außerdem noch das Fehlen eines Obturators, einer Caruncula und der Milchsaftgefäße, so kommt man zu der Überzeugung, daß Thelygonum zu den Euphorbiaceen nur wenige Beziehungen hat. Dasselbe Urteil kann man hinsichtlich der Urticaceen fällen, da sich Thelygonum von ihnen durch die Oberständigkeit des Perianthium, in den Verhältnissen der Samenknospe, in der Kristallform des Kalkes und durch die Spaltung der in der Knospenlage nicht eingekrümmten Antheren wesentlich unterscheidet.

Die Monimiaceen kommen wegen ihrer Scheinfrüchte und der eigentümlichen Ausbildung ihrer Blütenachse, ferner wegen der fast in allen Stücken anderen Anatomie nicht als Verwandte der Thelygonaceen in Frage. Man wird wohl auch kaum noch die Santalaceen oder die Garryaceen als solche in Betracht ziehen. Die Begoniaceen, die wie Thelygonum gespaltene Staubblätter haben, weichen von den Thelygonaceen ab durch die ganze Tracht, die Form des Kelchs und der Narbe, durch das Fehlen von Endosperm, in der Anatomie und besonders im Bau des Fruchtknotens, so daß für sie Verwandtschaft mit jenen ausgeschlossen ist. Zu demselben Resultat gelangt man auch in bezug

---

1) Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. Hans Hallier für die Überlassung des betreffenden Korrekturbogens vor dem Erscheinen seiner Abhandlung meinen Dank auszusprechen.

auf die Elatinaceen, die sich durch die Monoklonie der Blüten, den Bau des Androeceums und Gynaeceums, der Samenknospen und der Frucht, ferner durch die Blattform, die Tracht und die Standortsverhältnisse sehr stark von den Thelygonaceen unterscheiden.

Bemerkenswert ist, daß die Forscher, die Thelygonum bei den Centrospermen unterbringen, sich alle mit Vorbehalt und nicht ohne Zweifel so entscheiden. Tatsächlich unterscheidet sich Thelygonum ja von den meisten Centrospermen durch den unterständigen Fruchtknoten, und es kommen wohl zunächst nur solche Vertreter der Reihe als nähere Verwandte in Frage, die in diesem Merkmal mit Thelygonum übereinstimmen. Daher benutzt Eichler, um die Pflanze zu den Phytolaccaceen stellen zu können, als Bindeglied Agdestis, eine von Baillon dieser Familie zugesellte, wie Thelygonum mit Raphidenbündeln und Ovarium inferum ausgestattete Gattung. Im übrigen bestimmt ihn zu seiner Ansicht (1878, pag. 99) die Übereinstimmung im Bau des Ovars, das Vorkommen der Diklinie und Polyandrie bei Phytolaccaceen und das der eigentümlichen Gynobasie, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, bei Microtea.

Manches ist jedoch vorhanden, was nicht zur Unterbringung der Pflanze unter oder neben den Phytolaccaceen paßt. Abgesehen von dem Mangel an Außendrüsen, dem sklerenchymatischen Pericykel, sowie den Beeren- oder Kapselfrüchten bei dieser Familie ist besonders bemerkenswert, daß nach den Untersuchungen Walters (1905) bei der Gattung Agdestis, die das Bindeglied darstellen soll, die Unterständigkeit des Fruchtknotens durchaus keine vollständige ist, da „mindestens die Hälfte des Fruchtknotens“ frei zwischen den Perianthblättern herausragt. Mit seinem vollkommen unterständigen Ovar würde also Thelygonum bei den Phytolaccaceen ganz isoliert stehen, wie übrigens auch bei den Chenopodiaceen, zu welchen die von Eichler ebenfalls herangezogene Gattung Microtea bereits von Payer (1857, pag. 301) und neuerdings wieder von Walter (1905) gestellt wird. Übrigens weicht Thelygonum von den Centrospermen auch ab durch seine tenuinucellat-unitegmischen Samenknospen.

Bei der Durchsicht der „Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris“ von Juel (1911) fiel mir die große Übereinstimmung in der Bildung von Nuzellus und Integument bei Hippuris und Thelygonum auf. Die betreffenden Stellen im Text Juels könnten ohne weiteres auf Thelygonum angewandt werden. Daher wunderte es mich nicht, als ich aus Halliers obengenannter Schrift erfuhr, daß er

Thelygonum in die Nähe der Halorrhagidaceen rücken möchte[1]). H. Hallier begründet seine Ansicht (1912, pag. 206) folgendermaßen: Die Thelygonaceen stehen den Halorrhagidaceen nahe „d'après les stipules, l'ovaire infère, la forme du stigma, la forme de l'embryon, la richesse en tannin, la possession de collétères et d'un endoderme bien accusé, enfin les poils simples et unicellulaires". Aus dieser Reihe übereinstimmender Merkmale scheinen mir besonders wichtig zu sein das unterständige Ovar, die Gestalt des Griffels (Hippuris, Gunnera), das Vorkommen von Tannin (vgl. Solereder, 1899) und der Besitz von Colleteren (Gunnera). Sie läßt sich übrigens leicht noch verlängern. Auf die wichtige Übereinstimmung in Aussehen und Entwicklung von Nuzellus und Integument bei Hippuris und Thelygonum wurde bereits hingewiesen. Thelygonum Cynocrambe (und in noch ausgeprägterer Weise Th. japonicum) hat lange, anemophile Filamente und Antheren, gleich Myriophyllum-Arten und anderen Halorrhagidaceen. Die Dehiszenz der Antheren ist die gleiche. Der Bau des Pollens von Thelygonum stimmt weit besser mit der Ausgestaltung desselben bei den Halorrhagidaceen als mit der bei den Centrospermen überein. Während die letzteren nämlich fast ausnahmslos zahlreiche und auf der Oberfläche des Korns verteilte Austrittsstellen oder Keimporen ausbilden, führen unter den Halorrhagidaceen nach H. Fischer (1890) Hippuris vulgaris und Cercodia alata z. B. vier bis fünf Keimporen bzw. Austrittsstellen, die wie die sechs Keimporen von Thelygonum in einer Ebene liegen. Nach Eichler (1878, pag. 463) kommt bei Halorrhagis zuweilen Oligomerie des Ovars (Zwei- bis Einzähligkeit) vor. Monoecie findet sich bei Myriophyllum und Serpicula. Der Embryo ist bei Thelygonum mit relativ langem Stämmchen ausgestattet und liegt in reichlichem Endosperm, wie bei Halorrhagis, Myriophyllum und Hippuris. Vielleicht dürfen hier auch die geschlitzten Stipularscheiden von Thelygonum, welche in etwa den Stipularbildungen bei Gunnera entsprechen, und das Überwiegen der dekussierten Blattstellung bei Halorrhagis-Arten als Vergleichspunkte herangezogen werden.

Man wird zugeben müssen, daß die beträchtliche Zahl von Übereinstimmungen, die hiernach zwischen Thelygonaceen und Halorrhagidaceen bestehen, eine nähere Verwandtschaft beider Familien, wie sie von

1) Schindler hat allerdings die von ihm noch als integumentlos betrachteten Hippuridaceen von den Halorrhagidaceen trennen wollen. Es ist aber sehr fraglich, ob dies berechtigt ist. Vorläufig braucht man der Trennung nicht zuzustimmen (s. Juel 1911, pag. 24; Hallier 1908, pag. 216).

H. Hallier behauptet wird, sehr wahrscheinlich macht. Ob damit Thelygonum zu den Ranalen gehört, ist eine Frage, auf die ich hier nicht einzugehen brauche, da bei der Einordnung in einen weiteren Verband die Thelygonaceen der größeren Familie der Halorrhagidaceen zu folgen haben werden.

Auf jeden Fall wird die Gattung Thelygonum eine selbständige Familie bilden müssen, da sie doch auch manche Verschiedenheiten gegenüber den Halorrhagidaceen aufweist, von denen ich die Abweichung in der Frucht, die bei Thelygonum des für Myriophyllum und Hippuris charakteristischen, durch Umbildung des Integumentes entstehenden „Pfropfens" ermangelt, und in der Form des Kalkoxalats, das bei Thelygonum in Raphiden, bei den Halorrhagidaceen (mit Ausnahme von Hippuris) in kristallreichen Drusen abgelagert wird, hervorheben möchte.

Inhaltsübersicht und Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

I. Bemerkungen über die Keimung und über die somatischen Zellen. Die Keimung erfolgt epigäisch. Die Zahl der zu Paaren angeordneten und an Größe etwas verschiedenen somatischen Chromosomen ist 20. In ruhenden Zellen finden sich Chromatinansammlungen in wechselnder Zahl, welche die der Chromosomen nicht erreicht.

II. Morphologischer Aufbau der Pflanze. Ältere Pflanzen bilden Bereicherungszweige aus, die sich in bezug auf den Wechsel der Blattstellung und der Blütenstellung wie die Hauptachse verhalten. Die Blüten zeigen auffälligen sexuellen Dimorphismus. An den Sproßgipfeln finden sich sehr zahlreiche, große, meist kolbenförmige Schleimdrüsen. Die Spaltöffnungen gehören dem Rubiaceentyp an. Der Bau der Achse ist normal, die Zahl der kleinen Gefäße sehr groß. Die Hauptmasse des Chlorophylls im Stengel findet sich innerhalb des Gefäßbündelringes. Die obere Epidermis der Blätter ist papillös. Alle Teile der Pflanzen führen zahlreiche Raphiden.

III. Das Problem der Blatt- und Blütenstellung. Der Versuch Balicka-Iwanowska's, den Schwerpunkt des Problems in eine Verschiebung der männlichen Blüten zu verlegen, ist abzulehnen. — Der Blattstellungswechsel erfolgt am Vegetationspunkt unvermittelt und kann nicht durch die mechanische Theorie erklärt werden. Der Gefäßbündelverlauf sagt nichts über ihn aus. Über die Art des Blattstellungswechsels gibt aber die an den obersten zweiblätterigen Knoten beobachtete Anisophyllie Aufschluß. Sie stellt die Theorie Irmisch's,

wonach die $^1/_4$-Spirale durch Abortieren je eines Blattes an den oberen Knoten entsteht, auf eine sichere Grundlage. Diese Ansicht wird auch gestützt durch eine zweimal beobachtete Abnormität. Über das Fehlen der männlichen Blüten im unteren Abschnitt der Pflanze und den Zusammenhang ihres Auftretens im oberen Teile mit dem Blattstellungswechsel lassen sich nur Vermutungen äußern.

IV. Die männlichen Blüten. Im Grundplan der männlichen Blüten sind wahrscheinlich den zwei bis drei Perigonblättern ebensoviele Staubblätter superponiert, deren Zahl sich durch Spaltung vergrößert, wie es auch bei Euphorbiaceen, Begoniaceen und manchen anderen Familien vorkommt.

V. Die Entwicklung des Pollens. Thelygonum hat im Haploid 10, im Diploid (Abschnitt 1) 20 Chromosomen. Die glatten runden Pollenkörner sind mit sechs in einem größten Kugelkreise liegenden Keimporen versehen. Die Exine weist Stäbchenbau auf. — Die generative Zelle entsteht im Pollen auf die durch Strasburger bekannt gewordene Weise. Die älteren Pollenkörner werden mit Stärke gefüllt. Bereits innerhalb der Pollenkörner findet die Teilung der generativen Zelle statt. Die Spermakerne haben keine sichtbare Plasmahülle. Die vegetativen Pollenkerne degenerieren, meist unter Zerfall in zwei bis drei Stücke.

VI. Die weiblichen Blüten. Die bei ihnen auftretende eigentümliche Gynobasie kommt durch einseitiges Wachstum des Ovulums und seitliche Verlagerung des Perigons zustande. Der Fruchtknoten ist unterständig.

VII. Die Entwicklung des Embryosacks. In der weiblichen Blüte sind nur ein Fruchtblatt und eine Samenanlage vorhanden. Der Nuzellus ist klein und vergänglich. Das einzige Integument bildet sich durch breite Vorwölbung dicht unterhalb der Spitze des Ovulums. Es schließt über dem Nuzellus zusammen und verlagert durch sein weiteres Wachstum den Embryosack, der sich in der für Angiospermen typischen Weise entwickelt, ins Innere der schwach kampylotropen Samenanlage.

VIII. Die Befruchtung. Thelygonum ist typisch porogam. Es findet doppelte Befruchtung statt; dabei wird stets eine Synergide vom Pollenschlauchinhalt erfüllt. Die Verschmelzung der Polkerne miteinander unterliegt zeitlichen Schwankungen. Die Antipoden degenerieren während oder nach der Befruchtung.

IX. Same und Frucht. Der mit einem ziemlich langen Suspensor ausgestattete Embryo wird schließlich hufeisenförmig. Der Blüten-

stiel beteiligt sich an der Fruchtbildung durch Erzeugung eines aus radial angeordneten Schleimdrüsen bestehenden Wulstes.

X. Zur systematischen Stellung von Thelygonum. Am wahrscheinlichsten ist die Ansicht H. Halliers, daß die Thelygonaceen neben die Halorrhagidaceen, in die Nähe von Hippuris, zu stellen sind.

Literatur.

Balicka-Iwanowska, G., Die Morphologie des Thelygonum Cynocrambe. Flora 1897, pag. 83.

Bonnet, J., Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. Arch. f. Zellf. 1911, Bd. VII.

Correns, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Botan. 1907, pag. 44.

Ders., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neueren Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.

Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms. New York 1903.

Diels, Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.

Eichler, Blütendiagramme. Leipzig 1878, Bd. II.

Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Diss. Breslau 1890.

Franchet, Plantae Davidianae. Nouv. Arch. du mus. d'hist. nat. 1887, Tome X, Sér. 2.

Friemann, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss. Bonn 1910.

Frisendahl, A., Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an Myricaria germanica. Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl. 1912, pag. 48.

Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1910, pag. 30.

v. Guttenberg, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter von Adoxa moschatellina L. und Cynocrambe prost. Gaertn. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1905, pag. 23.

Hallier, H., L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerl. des Sc. ex. et nat. 1912, Sér. IIIb, pag. 1.

Irmisch, Ein kleiner Beitrag zur Naturgeschichte von Thelygonum Cynocrambe. Flora 1856.

Juel, Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nov. Act. Reg. Soc. Upsala 1907, Ser. IV, pag. 1.

Ders., Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris. Nov. Act. Reg. Soc. Upsala 1911, Ser. IV.

Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Lagerberg, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina. Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl. 1909, pag. 44.

Makino, T., Observations on the Flora of Japan. Botan. Mag. Tokyo 1909, pag. 23.

Miyake, K., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, pag. 42.

Murbeck, Über die Embryologie von Ruppia rostellata. Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl. 1902, pag. 36.

Payer, Traité d'organographie de la fleur. 1857.

Penzig, Flore coloriée de poche du littorale méditerranéen. 1902.

Poulsen, Thelygonaceae. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. III, 1a, 1893.

Regaud et Mawas, Sur la structure du protoplasma etc. Compt. rend. de l'Assoc. d. Anat. 1909.

Rosenberg, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora 1904, pag. 93.

Shattuck, A morphological study of Ulmus americana. Botan. Gaz. 1905, pag. 40.

Smith, A Contribution to the life history of the Pontederiaceae. Botan. Gaz. 1898, pag. 25.

Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.

Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacia oleracea. Diss. Amsterdam 1910.

Strasburger, E., Über Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin, 1904.

Ders., Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1905, pag. 42.

Ders., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1908, pag. 45.

Ders., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909.

Ders., Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis annua-Pflanzen. Zeitschr. f. Botan. 1909, pag. 1.

Ders., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Botan. 1910, pag. 47.

Ders., Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botan. 1910, p. 47.

Tischler, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens I. Arch. f. Zellf. 1910, pag. 5.

Walter, H., Die Diagramme der Phytolaccaceen. Diss. Erlangen 1905.

Wefelscheid, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn 1911.

Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl. Leipzig 1911.

Winkler, H., Untersuchungen zur Theorie der Blattstellung I. Jahrb. f. wiss. Botan. 1901, pag. 36.

Wydler, Über die symmetrische Verzweigung dichotomischer Infloreszenzen. Flora 1851.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 106

Autor(en)/Author(s): Schneider Hans

Artikel/Article: Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Thelygonum Cynocrambe L. 1-41