Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen.

Von **Werner Magnus** unter Mithilfe von **Elisabeth Werner**.

(Mit Tafel XI—XIV und 41 Abbildungen im Text.)

Die auffallenden vegetativen Organe der in tropischen Stromnellen lebenden Podostemaceen haben besonders in den klassischen ersuchungen Warming's wiederholte und gründliche Bearbeitung norphologischer und anatomischer Richtung gefunden. Ihre Biologie zumal die Keimungsgeschichte der Samen wurde dann von Goebel Willis klargelegt. Willis konnte sie auf Ceylon, in unmittelbarer ie seines Laboratoriums, im Royal Botanical Garden in Peradeniya Hakinda in den Stromschnellen des Mahaweli Ganga an meist ht zugänglicher Stelle im Leben studieren. Dort finden sich sechs en, die fünf Gattungen angehören, in üppigster Entwicklung (Lawia lanica Tul., Podostemon subulatus Gardn., Dicraea stylosa Wight., elongata Tul., Hydrobrium olivaceum (Gardn.) Tul., Farmeria metzioides (Trimen) Willis). — Hier kamen sie im Dezember 1908 bei inem Aufenthalt in Peradeniya beim Sinken des Flusses im Anfang trockenen Jahreszeit in Blüte. Dr. Willis machte mich in liebensrdigster Weise darauf aufmerksam und zeigte mir die besten Standde der einzelnen Arten.

Da die Embryologie der Podostemaceen aus Cario's und Warng's Darstellungen nur lückenhaft bekannt war, sich aber annehmen , daß Pflanzen, die so wesentlich in ihrem vegetativen Aufbau von normalen Gestaltung abweichen, auch in ihrer generativen Sphäre eressante Abweichungen zeigen würden[1]), entschloß ich mich, ihre iten für eine embryologische Untersuchung zu konservieren.

---

1) Dies ließ sich auch aus einem Vortrag von Wettstein in der Gesellaft deutscher Naturforscher und Ärzte, Abteilung Botanik in Stuttgart 1906 über Entwicklung der Samenanlagen und Befruchtung der Podostemaceen (ref. urw. Rundschau 1906, XXI, pag. 615) folgern. Die Arbeit ist bisher nicht verntlicht worden, doch befindet sich die Originalabbildung einer Samenanlage von inagia Warmingiana in dem Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., 1911.

Nach kursorischer mikroskopischer Untersuchung im Fremdenlaboratorium in Peradeniya wurden die mir geeignet erscheinenden Entwicklungsstadien herauspräpariert und in Flemming'scher Lösung fixiert. Sie wurden nach 24 Stunden ausgewaschen und sukzessive in 70 %igen Alkohol überführt, in dem sie aufbewahrt blieben. Anderes Material wurde in größeren Stücken in absolutem Alkohol konserviert. Das Sammeln und Präpieren geschah unter Mithilfe meiner Frau an drei Tagen: 12., 14. und 17. Dezember 1908. So konnte ich hoffen, die wesentlichsten Entwicklungsstadien gefunden zu haben.

Ehe noch nach meiner Rückkehr mit einer Bearbeitung des Materials begonnen werden konnte, bekam ich Kenntnis von der vorläufigen Mitteilung von Went I über die Embryologie der Podostemaceen, die über eine ganze Reihe von Besonderheiten in der Entwicklung der Samenanlagen berichten konnte. Da der Verfasser eine ausführliche Mitteilung versprach, wurde die Untersuchung meines Materials anfänglich mehr zur eigenen Orientierung vorgenommen. Die Resultate deckten sich in mancher Hinsicht mit der inzwischen erschienenen Arbeit Went's II, die eine ausführliche Bestätigung und Erweiterung der Resultate der vorläufigen Mitteilung bringt. Dennoch glaubten wir, auch so genügend Grund zu haben, unsere Untersuchungen fortzusetzen. Es ist dabei für uns maßgebend gewesen, daß Went für seine Untersuchungen nur in Alkohol konservierte Pflanzen verwenden konnte, während uns sorgfältig fixiertes Material zur Verfügung stand, das allein eine einwandsfreie Lösung mancher unsicherer und unklarer Punkte gestattet. Weiter sind aber die von Went untersuchten Formen der westindischen Podostemaceen ziemlich eng miteinander verwandt und repräsentieren eine bestimmte Gruppe der Familie, die Unterfamilie der Lacideae (Warming). Von den von uns untersuchten ostindischen Formen gehört hingegen eine, Lawia zeylanica, einer ziemlich isoliert stehenden Gruppe der Chlamydatae (Tristicheae [Warming]) an, die wegen ihres ursprünglicheren Blütenbaues mit Blütenhülle als Ausgangspunkt der weiteren Entwicklung der Podostemaceen angesehen wird, während die anderen derjenigen Gruppe angehören (Eupodostemeae [Warming]), welche wohl die extremste Ausbildung in dieser Entwicklungsreihe darstellen. Unter ihnen befindet sich dann noch eine Form, Farmeria metzgerioides, die durch Ausbildung von nur zwei Samenanlagen sich wesentlich von den übrigen Podostemaceen mit zahlreichen Samenanlagen unterscheidet. Dazu kommt, daß, wie bekannt, die ostindischen Formen der Podostemaceen in ihrem vegetativen Aufbau besonders weit reduziert sind. — Die Untersuchung dieser

Pflanzen muß also zusammen mit den von Went untersuchten darüber Aufschluß geben können, ob die Embryonalentwicklung in der ganzen Familie einheitlich oder auch in ihr etwa Entwicklungsreihen in der einen oder anderen Hinsicht vorliegen. Da auch die Mikrosporenbildung bei den einzelnen Angehörigen der Familie nach Warming erhebliche Unterschiede aufweist, erscheint dies von vornherein sehr wohl möglich. — Auf Grund der gefundenen Tatsachen war dann auch die Möglichkeit gegeben, theoretische Erwägungen über die ökologische und phylogenetische Bedeutung des von den normalen Dikotylen abweichenden Verhalten anzustellen, die auch für das Verständnis des normalen Embryosackes der Dikotylen nicht bedeutungslos sein dürften.

Spezieller Teil.

I. Tristicheae.

1. Lawia zeylanica Tul.

Den Angaben von Willis entsprechend wurde diese Pflanze am Rande sehr schnell fließender Wasseradern aufgefunden. Hier bedeckt sie als einzige Art oder öfters auch mit Hydrobrium olivaceum untermischt mit ihrem flechtenartigen, dem Substrat fest anliegenden Thallom glatte Felsen. Während einige geöffnete Blüten schon beim ersten Sammeln gefunden wurden, waren erst beim letzten Male größere Flächen der Pflanze durch das weitere Sinken des Wassers der Luft ausgesetzt und in voller Blüte. Am noch von Wasser bespritzten Uferrande oder noch ganz unter Wasser fanden sich die jüngeren Entwicklungsstadien. Reife Früchte wurden dementsprechend von dieser Spezies nicht aufgefunden, obgleich nach Willis schon eine Woche nach dem Aufblühen die Samen völlig gereift sind.

Die Blüten der Gattung Lawia, ebenso die von Tristicha, mit der es die Untergruppe der Tristicheen bildet, besitzen einen radial symmetrischen Blütenbau ohne Andeutung von Zygomorphie. Sie sind klein und unansehnlich. Einem verwachsenblättrigen dreigespaltenen häutigen Perianth folgen drei, mit den Kelchzipfeln alternierende, introrse Staubblätter mit dem wieder die Karpelle des dreifächerigen Fruchtknoten abwechseln. Seiner dicken zentralen Plazenta, die jedoch nur die Mitte des Faches einnimmt, sitzen zahlreiche kleine anatrope Samenanlagen auf. Der Fruchtknoten trägt drei kurze papillöse Narbenlappen. — Die jüngsten zur Untersuchung gelangten Blütenknospen saßen an der noch vom Wasser bedeckten Pflanze. Sie stehen einzeln in fast allen Vegetationspunkten der Spitze resp. des Randes der

dorsiventralen, dem Boden fest anliegenden Achse, sehr selten inmitte der Spreite und sind von einer mit kleinen Blättchen bedeckten Kupu umschlossen. Sie hatten Perianth, Staubfäden und Fruchtknoten völli entwickelt. Da nach Willis noch in den ersten Wochen des Novembe an diesem Standort noch keine Spur von Blütenanlagen vorhanden is müssen sie sich während der Zeit des Hochwasse gebildet haben. Auch die Samenanlagen ware zumeist schon ausdifferenziert und ließen nur i wenigen Blüten - jüngere Entwicklungsstadien e kennen. Der terminale jugendliche Nuzellus d schon der Plazenta zugekehrt ist, besteht au einer zentralen Zellreihe, die von einer einschich tigen Hülle umgeben ist. Die E. M. Z.[1]) ist noc nicht deutlich zu unterscheiden. — Das äußere In tegument hat sich schon entwickelt, während di Stelle, wo das innere Integument entsteht, durch eine Zellenhervorwö bung an der Basis des Nuzellus zu erkennen ist (Fig. 1). In de jugendlichen Samenanlage ist Stärke nicht vorhanden, wenig in de sich verdickenden Plazenta, sehr reichlich in der Fruchtknotenwandung — In diesem Entwicklungsstadium sind die einzelnen Pollenkörner i



Fig. 1. Lawia. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 375.

der geschlossenen Anthere schon mit de Pollenmembran umgeben. Sie sind noch ein kernig und enthalten keine Stärke, die reich lich in der Antherenwandung, wie im Staub faden, enthalten ist. — Die Samenanlage ist i dem folgenden zur Beobachtung gelangte Entwicklungsstadium fast fertig entwickelt. — Ihr Bau entspricht in seinen Hauptzügen den von Warming geschilderten typischen Bau bei den Podostemaceen (Fig. 2). Ein äußeres zwei- bis dreischichtiges Integument ist mit dem inneren Integument nur mit wenigen Zelle an der Chalaza verwachsen. Vom Funikulus hebt es sich überhaupt nicht ab und bildet mi ihm zusammen das enge Exostom der Mikro pyle. Dieses führt direkt auf den oberen stark angeschwollenen Tei des Nuzellus, der aus dem inneren Integument weit herausragt. Das innere Integument besteht aus zwei Zellreihen. Seine Außenhaut ist rings etwas verdickt und deutlich schon in diesem Stadium kutinisiert

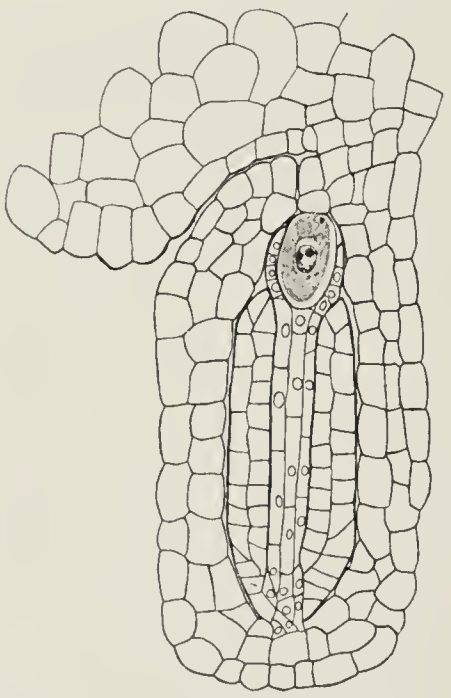


Fig. 2. Lawia. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 300.

1) E. M. Z. = Embryosackmutterzelle.

Es umschließt den sehr langgestreckten unteren Teil des Nuzellus, der aus einer Zentralreihe von etwa fünf großen und langgestreckten Zellen besteht, die von einem einschichtigen Epithel gleichartiger Zellen umgeben werden, die, wie Querschnitte zeigen, aus sechs bis sieben Zellreihen bestehen (Fig. 3). Sie besitzen große, ziemlich inhaltsarme Zellkerne, einen dünnen Protoplasmaschlauch und nur ganz vereinzelte kleinkörnige Stärkekörner. Der zentralen Zellreihe des verschmälerten unteren Teiles des Nuzellus schließt sich unmittelbar der obere zwischen Exostom und Endostom liegende verbreiterte Teil an. Er enthält eine etwas in die Länge gestreckte sehr große Zentralzelle, die die Fortsetzung des mittleren Zellstranges des verschmälerten Teiles bildet. Durch ihren Plasmareichtum und großen Zellkern gibt sie sich als E. M. Z. zu erkennen. Von der sie umgebenden einschichtigen Zellhülle sind die der Mikropyle zugekehrten Zellen auseinander gerückt und durch die wachsende E. M. Z. platt gedrückt (Taf. XI, Fig. 1). In diesem Entwicklungsstadium enthält das äußere Integument und der Funikulus sehr reichlich Stärke; das innere Integument im wesentlichen in seiner äußeren Schicht, während seine innere viel weniger Stärkekörner aufweist. Die Plazenta, ebenso wie die Fruchtknotenwandung ist mit Stärke prall gefüllt. — Die Pollenkörner in den Antheren, die ihren vegetativen und generativen Zellkern in typischer Weise gebildet haben, sind mit Stärke voll gepfropft, während sie aus dem Antherengewebe zu verschwinden beginnt. — Das erste Teilungsstadium der E. M. Z. zeigt die gewohnten Bilder einer heterotypischen Kernteilung in der Anordnung der Chromosomen (Taf. XI, Fig. 2). Es wurden mit einiger Sicherheit an verschiedenen Spindeln 10 gezählt. Dies wäre also als die haploide Zahl der Chromosomen anzusehen. — Die aus der Teilung hervorgegangenen Kerne rücken an die entgegengesetzten Enden der E. M. Z., während sich die Protoplasten fast symmetrisch voneinander trennen (Taf. XI, Fig. 3). Die untere der beiden Zellen wächst heran, während die der Mikropyle zugekehrte mehr und mehr zusammengedrückt wird. Schließlich ist sie nur noch als eine sehr deutliche Kappe sichtbar (Taf. XI, Fig. 4). Da hier noch die Reste der degenerierten Zellen der Nuzellarhülle liegen, sieht es dann aus, als lägen zwei Kappen übereinander. Es darf also aus solchen Bildern nicht etwa auf eine doppelte Zellteilung der E. M. Z. geschlossen werden. Diese Kappe, die bis zur Fertigstellung des Embryosackes unverändert bleibt, besitzt schließlich eine eigentümliche Struktur. Bei

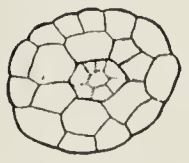


Fig. 3. Lawia. Stadium der E. M. Z., Querschnitt durch Nucellus und inneres Integument. Vergr. ca. 300.

Oberflächenansichten erscheint sie in dem gefärbten Präparat siebartig mit sich nicht färbenden Partien durchsetzt (Taf. XI, Fig. 7). Bei Längsschnitten sind diese Stellen oft als ein nach unten gezackter Rand erkennbar (Taf. XI, Fig. 5 u. 10). Gegen konzentrierte Schwefelsäure erweist sie sich sehr resistent. —

Der Nuzellus ist jetzt vollkommen stärkefrei, sonst aber unverändert. Aus der Fruchtknotenwandung beginnt die Stärke in der Richtung von innen nach außen und von oben nach unten zu verschwinden, so daß sie in der Nähe der Narbenpapillen stärkefrei ist, weiter nach unten nur noch in den äußeren Schichten Stärke enthält, während am unteren Ende noch alle Zellen bis auf die innere Epidermis des Fruchtknotens mit Stärke gefüllt sind. Diese beginnt ihre stark in der Querrichtung gedehnten Zellen zu verdicken und zu kutinisieren und so zur Kapselwand umzuwandeln.

Der Zellkern der unteren Zelle des Makrosporangiums teilt sich in zwei gleich große Kerne (Taf. XI, Fig. 5), zwischen beiden teilt sich der Protoplast nicht, doch sind die Andeutungen einer Zellplatte auf den Spindelfasern erkennbar. Während der untere Kern anfänglich unverändert bleibt, wächst der obere heran (Taf. XI, Fig. 6). Er teilt sich, indem die Teilungsebene mehr oder weniger senkrecht zur Hauptachse der Samenanlage steht (Taf. XI, Fig. 9). Hier konnten bei Querschnitten durch die Samenanlage die fast kugeligen Chromosomen mit ziemlicher Sicherheit zu 10 gezählt werden (Taf. XI, Fig. 8). Der untere Kern hat inzwischen an Größe abgenommen und sein Netzwerk sich zu stark färbbaren Körnern zusammengeballt. Zwischen ihm und den oberen Kernen des Embryosackes hat sich eine große Vakuole herausgebildet (Taf. XI, Fig. 10). Auch die beiden oberen Kerne können durch eine kleinere Vakuole auseinandergerückt werden (Taf. XI, Fig. 10). Beide Kerne teilen sich dann entweder gleichzeitig (Taf. XI, Fig. 11) oder indem die Teilung des einen vorausgeht. Jedoch steht stets die Spindel des am weitesten zur Mikropyle gelagerten Kernes senkrecht zur Hauptachse der Samenanlage, während die des anderen Kernes ihr fast genau parallel verläuft, also senkrecht zur anderen Spindel gerichtet ist. Durch diese Teilung werden drei Kerne nach dem Mikropylenende geführt, während der vierte mehr nach dem Chalazaende zugekehrt liegt. Hier liegt außerdem noch der sich stark färbende Kern, der inzwischen weiter an Volumen verloren hat. Nunmehr zerfällt das Protoplasma in vier Teilstücke (Taf. XI, Fig. 13). Die drei oberen Protoplasten liegen nebeneinander an der Mikropyle (Taf. XI, Fig. 13). Von ihnen besitzen zwei an der von der Mikropyle ab-

gewandten Seite unter dem Kern eine große Vakuole, während die dritte keine deutliche Vakuole besitzt. Der vierte Protoplast enthält zwei Zellkerne, einen größeren, der durch eine Vakuole von dem sehr kleinen sich stark färbenden unteren Kern getrennt ist. Die nach Fertigstellung des Embryosackes befruchtungsfähig gewordene Samenanlage hat inzwischen etwas an Größe zugenommen (Fig. 4). Die Zellen des inneren Integuments haben sich ziemlich stark gedehnt, stärker außen wie innen, so daß das ursprünglich gerade Integument etwas bogig verläuft. Seine ganze Außenhaut, also sowohl nach der Seite des äußeren Integuments wie nach innen zu, ist jetzt mit einer starken Kutikula bedeckt. Auch die Querwände, besonders der inneren Zellschicht, sind gegen konzentrierte Schwefelsäure sehr resistent. Ihr Protoplasma färbt sich stärker an. Der so entstandene erheblich vergrößerte Innenraum wird von den gedehnten Zellen des Nuzellus erfüllt, deren sehr dünne Wände aber noch deutlich zu erkennen sind. An sie legen sich die ganz dünnen Protoplasmaschläuche eng an. Ihr großer Saftraum enthält keine festen Inhaltsbestandteile und ihre Kerne sind sehr klein und inhaltsarm (Querschnittsbild (Fig. 5). Der Nuzellus ist so zum allergrößten Teil von der Kutikula des inneren Integuments umschlossen und steht nur durch einige schmale plasmareiche Zellen mit größeren Zellkernen an der Chalaza mit der übrigen Samenanlage in Verbindung. Auch diese Zellen sind stärkefrei, ebenso wie jetzt die ihr unmittelbar anstoßende Zellregion der Chalaza stärkefrei geworden ist. Nur die äußerste Zellschicht der Samenanlage ist auch hier mit Stärke gefüllt. Ebenso das ganze äußere und, wenn auch etwas weniger, das innere Integument und der Funikulus. Da auch die Plazenta mit Stärke angefüllt ist, fällt außer der stärkefreien Zone an der Chalaza noch eine eng umschriebene stärkefreie und plasmareiche Zellschicht auf, die sich stets neben dem Embryosack vorfindet, die ganze Ansatzstelle des Funikulus an die Plazenta einnehmend. —

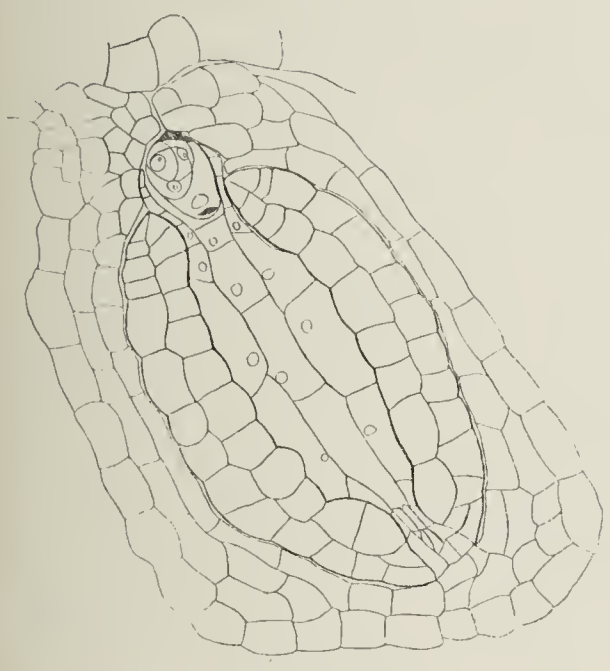


Fig. 4. Lawia. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 300.

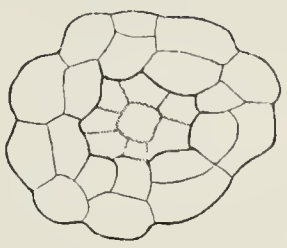


Fig. 5. Lawia. Befruchtungsfähige Samenanlage. Querschnitt. Vergr. ca. 300.

Auch die ganze Plazenta ist mit einer starken Kutikula überzogen, während sie sich auf dem Funikulus und dem äußeren Integument kaum nachweisen läßt. — Bemerkenswert erscheint eine Anomalie, die bei Lawia sehr selten auftritt, häufiger hingegen bei Farmeria. An manchen Samenanlagen, die einen längeren Funikulus besitzen, bleibt der erweiterte Teil des Nuzellus mit dem Embryosack nicht zwischen Endostom und Exostom, sondern schiebt sich weit aus der Mikropyle heraus. Dennoch sind die Zellen der äußeren Hülle in gleicher Weise degeneriert (Fig. 6). Es ist anzunehmen, daß die Erscheinung in ursächlichem Zusammenhang steht mit dem Abrücken der Mikropyle von der Plazenta, der sie sonst eng aufliegt. Ob aus einer solchen Samenanlage ein normaler Samen entstehen kann, vermag ich nicht anzugeben. — Die reifen Samenanlagen finden sich in den Blüten, die auf den der Luft ausgesetzten Pflanzen unter Streckung des Blütenstieles gerade die schützende Hülle der Spatha durchbrechen. In diesen Blüten, die vom Perianth noch eng umschlossen sind, sind in den Antheren die Pollenkörner vielfach ausgekeimt. Schon während der weiteren Blütenentwicklung innerhalb der Spatha hatten sie die anfänglich reichlich vorhandene Stärke verloren. Dann treiben sie aus zahlreichen, die Exine durchsetzenden Keimporen kurze Schläuche, die ihnen ein morgensternartiges Aussehen verleihen (Taf. XI, Fig. 20 *a* und *b*). Einer von diesen Schläuchen hat in den Antheren eine oft bis fünffache Länge des Pollenkornes erreicht und enthält meist zwei Kerne. Es handelt sich hierbei sicherlich um autogame resp. kleistogame Anpassungserscheinungen. In der Tat kommen nach Willis bei Lawia an gewissen Standorten kleistogame Fruchtentwicklungszustände vor. — Die Befruchtung der normalen empfängnisfähigen Samenanlage verläuft folgendermaßen: Der Pollenschlauch, der auf der Oberseite der Plazenta entlang wächst, dringt von hier aus durch die ihr anliegende Mikropyle ein, wächst um die den Embryosack bedeckende Kappe herum und erreicht so den Embryosack. Eine der oberen Zellen, mit der der Pollenschlauch in Berührung tritt, nimmt sofort ein homogenes Aussehen an und speichert stark Farbstoffe. Es entsteht hierdurch ein für das Befruchtungsstadium sehr charakteristischer hakenförmiger Schlauch (Taf. XI, Fig. 14). Während eine weitere Veränderung noch nicht sichtbar wird, legen

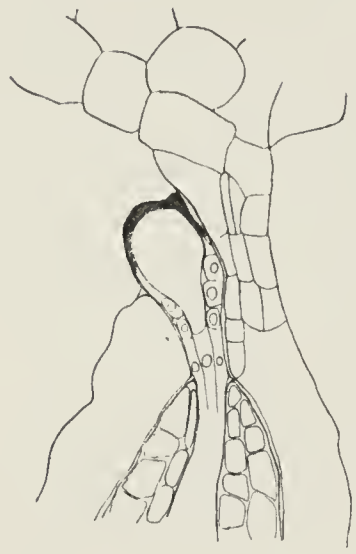


Fig. 6. Lawia. Anormale Samenanlage mit aus dem Exostom herausgewachsenen Nuzelluskopf. Vergr. ca. 300.

sich in dem unteren Protoplasten des Embryosacks die beiden Kerne aneinander und verschmelzen. Die Vorgänge in der homogen gewordenen Zelle lassen sich nicht genau feststellen. Ihr Kern scheint sich sehr bald aufzulösen, ebenso sind die Kerne des Pollenschlauches nicht sicher unterscheidbar. Sie liegen vermutlich an der Spitze des Schlauches in zwei Hervorwölbungen mit dunklerem Inhalt. Denn wenn sie verschwunden sind, ist in dem Protoplasten, der ganz mit Protoplasma erfüllten oberen Zelle ein neuer kleiner, sich anfangs stark färbender Kern sichtbar. Es ist die Eizelle, in die der männliche Kern eingedrungen ist (Taf. XI, Fig. 15). Die Vereinigung dieser Kerne konnte in zahlreichen Bildern verfolgt werden (Taf. XI, Fig. 15, 16, 17). Der männliche Kern, der etwas an Volumen zugenommen

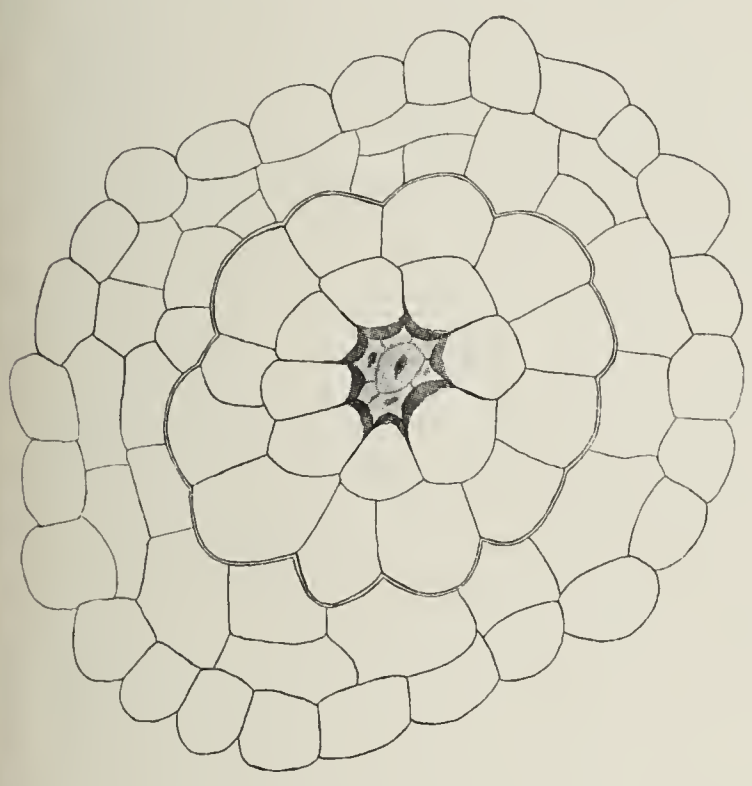


Fig. 7.

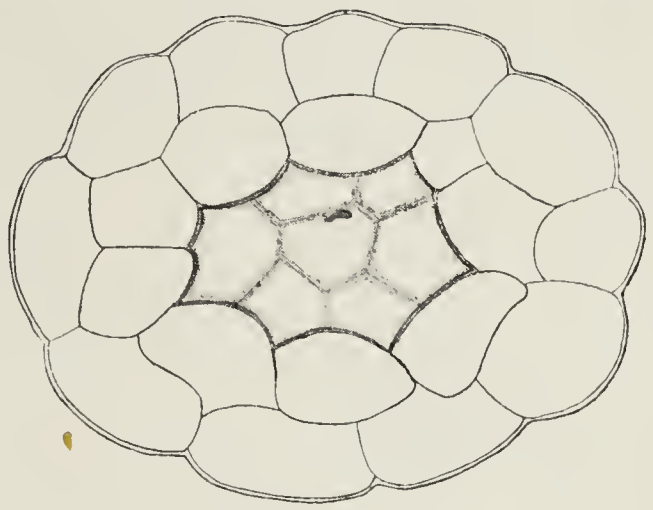


Fig. 8.

Fig. 7. Lawia. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt in der Höhe des Endostoms. Vergr. ca. 625.

Fig. 8. Lawia. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt durch Nucellus und inneres Integument. Vergr. ca. 625.

hat, plattet sich zu einer Kalotte am größeren Kern ab (Taf. XI, Fig. 17). An der breiten Berührungsfläche findet die Vereinigung statt. Auch noch nach der Abrundung des Doppelkernes läßt sich die männliche Seite noch längere Zeit an dem dichten Chromatingerüst erkennen. Zu gleicher Zeit ist aber auch in den unteren Protoplasten ein weiterer Kern eingetreten (Taf. XI, Fig. 15). Er verschmilzt mit dem vereinigten Kern, der dann seine Entstehung aus drei Teilstücken deutlich erkennen läßt. Erst jetzt degeneriert die andere obere Zelle und wird durch die schnell heranwachsende befruchtete Eizelle zusammengedrückt. — Bis zu dieser Zeit haben Veränderungen in der übrigen Samenanlage nicht stattgefunden. Nunmehr wächst das innere Integument unter dem befruchteten Embryo-

sack etwas weiter nach innen aus, indem es den dem Embryosack unmittelbar angrenzenden verschmälerten Teil des Nuzellus weiter zusammenpreßt (Taf. XI, Fig. 18), dessen Zellen dabei unter Dunkelfärbung des Zellkernes degenerieren. Gleichzeitig hat sich die die Verengung begrenzende innere Membran des Integuments stärker verdickt und weiter kutinisiert (Querschnitt Fig. 7). Die weiter nach unten gelegenen Nuzellarzellen sind womöglich noch plasmaärmer geworden, ebenso ihre Kerne noch inhaltsärmer. Ihre Wände sind, wie sich gut aus Querschnitten verfolgen läßt, äußerst dünn aber noch deutlich erhalten (Fig. 8). Die das Nuzellargewebe nach unten fortsetzenden verschmälerten Zellen haben ihre Wände stärker verdickt und kutinisiert, während gleichzeitig ihre Kerne in Degeneration begriffen sind (Fig. 9). Da, wie wir oben sahen, auch die ganze Außenwand des inneren Integuments stark kutinisiert ist, ist jetzt das ganze Gewebe der großen wasserreichen Zellen des Nuzellus nach allen Seiten von den übrigen lebenden Zellen abgeschlossen. Jetzt, während die ersten Teilungen des Embryo einsetzten, beginnen sich die dünnen Wände aufzulösen und schließlich ist der ganze Nuzellarraum erfüllt von der aus dem Zellsaft stammenden Flüssigkeit, in der keine Spur von Zellkern oder Protoplasma nachgewiesen werden kann.

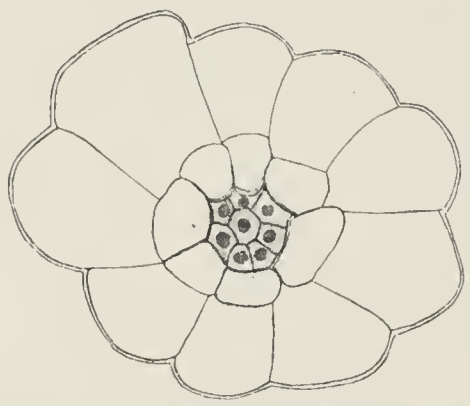


Fig. 9. Lawia. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt durch Hypostase. Vergr. ca. 625.

Die erste Teilungsebene der stark vergrößerten befruchteten Eizelle steht senkrecht zur Samenanlage (Taf. XI, Fig. 18). Im Zellkern des unteren Protoplasten des Embryosackes finden keine Teilungen statt. Vielmehr wird er durch den heranwachsenden Embryo nach der Chalazaseite des Embryo gedrängt und hier schließlich zu einer sich stark färbenden Kalotte zusammengepreßt (Taf. XI, Fig. 19). Der Kern der obersten Embryozelle teilt sich nochmals und scheidet eine schmälere Zelle nach dem Chalazaende zu ab. Sie dehnt sich stark aus und führt die untere Zelle zwischen den auseinander getriebenen Zellen in das sich auflösende Nuzellargewebe hinein (Taf. XI, Fig. 20).

II. **Eupodostemeae.**

Alle Podostemaceen der ostindischen Flora, die nicht den mehr oder weniger ursprünglichen Charakter der Tristicheae zeigen, gehören der in ihrer vegetativen Entwicklung am weitesten von dem normalen dikotylen Typus abweichenden Gruppe der Eupodostemeae an, unter

denen sie wiederum die am weitesten abweichenden Formen darstellen. Von ihnen besitzen die Gattungen Podostemon, Dicraea und Hydrobrium einen so ähnlichen Blütenbau, daß sie lange Zeit in einer Gattung vereinigt wurden, während Farmeria durch die Reduktion der Anzahl der Samenanlagen auf zwei stärker abweicht.

Die Blüte ist bis zu ihrer vollständigen Ausbildung in einer festen Hülle (Spatha) eingeschlossen. Wird durch Sinken des Wasserspiegels die Blütenknospe der Luft ausgesetzt, so wird die Spatha durch den sich streckenden Blütenstiel und die aufblühende Blüte unregelmäßig zerrissen. Die Blüte ist perianthlos, abgesehen von zwei fast haarartigen Gebilden, die zu beiden Seiten des gemeinsamen Antherenstieles stehen. Dieser befindet sich auf der dem Thallus zugekehrten Seite der Blüte inseriert und trägt auf kurzen Teilfilamenten zwei Antheren. — Der Fruchtknoten besteht aus zwei Karpellen mit dünnen Septen und dicker axiler Plazenta, der zahlreiche kleine anatrope Samenanlagen inseriert sind.

2. Podostemon subulatus Gardn.

Die durch ihre langen, im Wasser flutenden, fadenförmigen Blätter auffallenden Pflanzen wurzeln, wie Willis mit Recht hervorhebt, nur in dem ruhigeren Wasser der seitlichen Ausbuchtungen der Stromschnellen. Werden sie beim Sinken des Wasserspiegels der Luft ausgesetzt, vertrocknen die der stark verkürzten Achse aufsitzenden Blätter und die zwischen ihnen stehenden Blüten durchbrechen die Spatha und blühen auf.

Die jüngsten zur Untersuchung gelangten Blüten, die noch völlig unter Wasser liegen, haben innerhalb der Spatha schon ihre wesentliche Entwicklung erfahren. Immerhin war die Samenanlage nur als wenig differenzierter Höcker auf der anfänglich nur schwach verdickten Plazenta sichtbar und in den Theken fanden sich die verschiedenen Entwicklungsstadien des sporogenen Gewebes. Dies gab die erwünschte Gelegenheit, die Bildung der für die meisten Podostemaceen so charakteristischen zu zweien vereinigten Pollenkörner (Taf. XIII, Fig. 42) zu untersuchen.

Pollenentwicklung.

Trotz der Bemerkung Warming's, daß solche Bildungen bei Wasserpflanzen häufig sind, wurde in der Literatur kein anderer normaler Fall aufgefunden, in dem zwei Teilkörner aneinanderhaften, während von Wille einige solche Fälle als Abnormitäten geschildert sind. Stets werden sonst die zusammengesetzten Pollenkörner von

wenigstens vier Teilkörnern gebildet, die der aus der Pollenmutterzelle hervorgegangenen Tetrade entsprechen. Da nun, wie wir schon bei Lawia sahen, eine so wesentliche Abweichung resp. Reduktion von der normalen Teilung des dikotylen Embryosackes vorliegt, lag der Gedanke nahe, ob nicht auch bei der Pollenbildung aus der Pollenmutterzelle solche Reduktionen auftreten möchten und ob etwa das aus zwei Teilkörnern bestehende Pollenkorn direkt aus der Pollenmutterzelle hervorgehe. — Die dicht aneinandergedrängten Pollenmutterzellen besitzen einen großen Kern, der vielfach das für reifende Geschlechtszellen charakteristische Stadium der Chromosomenverlagerung aufweist (Taf. XIII, Fig. 37). Von einer Teilung wurde nur das Endstadium in der Bildung der Tochterkerne beobachtet (Taf. XIII, Fig. 38).

Das Plasma teilt sich in zwei Protoplasten (Taf. XIII, Fig. 39). Diese beiden Hälften der Pollenmutterzelle sind sehr häufig zu beobachten. Jeder Protoplast enthält zuerst nur einen großen, im Ruhestadium befindlichen Kern. Doch konnten in ihnen auch deutliche Kernteilungsfiguren, besonders auch typische Kernspindeln, beobachtet werden (Taf. XIII, Fig. 39).

Für die Trennung der Protoplasten und Bildung der Pollenkörner gaben Präparate von Hydrobrium sehr instruktive Bilder, die deshalb gleich an dieser Stelle beschrieben werden sollen (Taf. XIII, Fig. 40 *a* u. *b*). Auf Freihandschnitten durch in Flemming'scher Flüssigkeit fixiertem Material, die in Choralhydrat etwas aufgehellt wurden, liegen die vier aus einer Pollenmutterzelle hervorgegangenen Teilprotoplasten noch zusammen. Die aus dem letzten Teilungsschritt hervorgegangenen trennen sich nun nicht wie bei der gewohnten Pollenbildung, sondern umgeben sich mit einer gemeinsamen Membran und bilden so das zusammengesetzte Pollenkorn (Taf. XIII, Fig. 40 *a* u. *b*). Es besteht also kein Zweifel, daß auch bei der Bildung des zusammengesetzten Pollens dieser Podostemaceen normale Tetradenbildung eintritt. In der Tat ist, nachdem Strasburger auch für Asclepias die Bildung der Tetraden nachgewiesen hat, kein Fall bekannt, wo sie bei der Pollenkörnerbildung unterbleibt. — Die frei in der Anthere liegenden Pollenkörner enthalten anfänglich nur einen Kern und füllen sich reichlich mit Stärkekörnern (Taf. XIII, Fig. 41). Ihre Exine besitzt keine deutlichen Keimporen und ist mit feinen Wärzchen besetzt. Noch vor der Ausbildung des Embryosackes ist die der Pollenkörner beendet, sie haben ihre Stärke wiederum verloren und nach einer Kernteilung hat sich die generative Zelle abgesondert (Taf. XIII, Fig. 42). Bemerkenswert ist die Berührungswand beider Pollenkörner. Sie ist besetzt mit Tüpfeln, die besonders am Rand

dichtgedrängt stehen (Taf. XIII, Fig. 43). Sie dienen augenscheinlich dazu, einen Stoffaustausch zwischen den Körnern zu erleichtern. — Wie schon Warming beobachtet hat, sind beide Teilkörner fähig, Pollenschläuche zu treiben, und wurden so auch von mir auf den Narben aufgefunden und auch auf Fließpapier, das mit Flußwasser ohne Zuckerzusatz befeuchtet war, zum Auskeimen gebracht. Sehr häufig sieht man aber auch, daß nur eines, das den Narbenpapillen unmittelbar anliegende Pollenkorn, gekeimt ist. So erscheint es zweckmäßig, daß in diesem Falle das keimende Korn durch die Poren hindurch imstande ist, von dem nicht keimenden Nahrung zu beziehen.

Entwicklung der Samenanlage.

In den jungen Entwicklungsstadien der Samenanlage, die nach den undifferenzierten Plazentarhöckern zur Beobachtung gelangten, sind schon alle wesentlichen Teile deutlich erkennbar (Fig. 10; Taf. XII, Fig. 21 u. 22). Das dickere äußere Integument ist über dem Nuzellus gewölbt, ohne sich noch zum Exostom zusammenzuschließen, während das innere Integument erst am Grunde des Nuzellus hervorsprießt. Der Nuzellus besteht aus einer zentralen Zellreihe, die von einem einschichtigen Zellmantel umschlossen wird. Die oberste Zelle der Zentralreihe ist stärker vergrößert und reichlich mit Plasma angefüllt. In ihrem Kern lassen sich alle für die Sporenmutterzelle charakteristischen Veränderungen erkennen. Die Zusammenziehung des Chromatins an einer Seite der Kernwandung (Taf. XII, Fig. 21), die Ausbildung eines feinen Kernfadens, in denen vielfach zwei Windungen dicht nebeneinander liegen (Taf. XII, Fig. 22). Schließlich die Wiederausbreitung eines einheitlichen Kernfadens durch den ganzen Kern. Auch am Plasma treten nach der Mikropyle zu eigentümliche, für dieses Stadium häufiger beschriebene plasmatische Strukturen auf, die hier am besten mit Spiralen oder Locken verglichen werden können (Taf. XII, Fig. 22). Die an die E. M. Z. nach unten anschließenden Zellen der Zentralreihe des Nuzellus (Fig. 10) sind tafelförmig

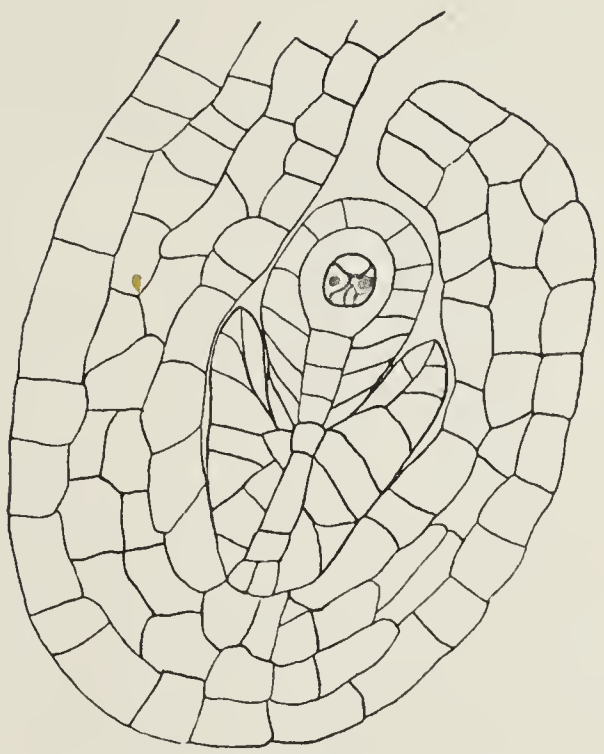


Fig. 10. Podostemon. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 500.

ebenso wie die sie umgebenden Zellen der äußeren Hülle. Durch Dehnung dieses Teilungsgewebes findet die erhebliche Längsstreckung des Nuzellus statt, die in der unmittelbar an der E. M. Z. anstoßenden Zellregion beginnt (Fig. 11) und sich bald weiter nach unten fortsetzt (Fig. 12). Von Lawia unterscheidet sich jetzt die Samenanlage dadurch deutlich, daß über der E. M. Z. die Nuzellarhülle nicht degeneriert, sondern sie lückenlos umschließt und so bis zur Befruchtung erhalten bleibt (Fig. 11; Taf. XII, Fig. 30). Auch in der Verteilung der Stärke ist ein Unterschied bemerkenswert. Neben den Integumenten, von denen das innere nur relativ wenige feinkörnige Stärke enthält, enthält hier auch die ganze

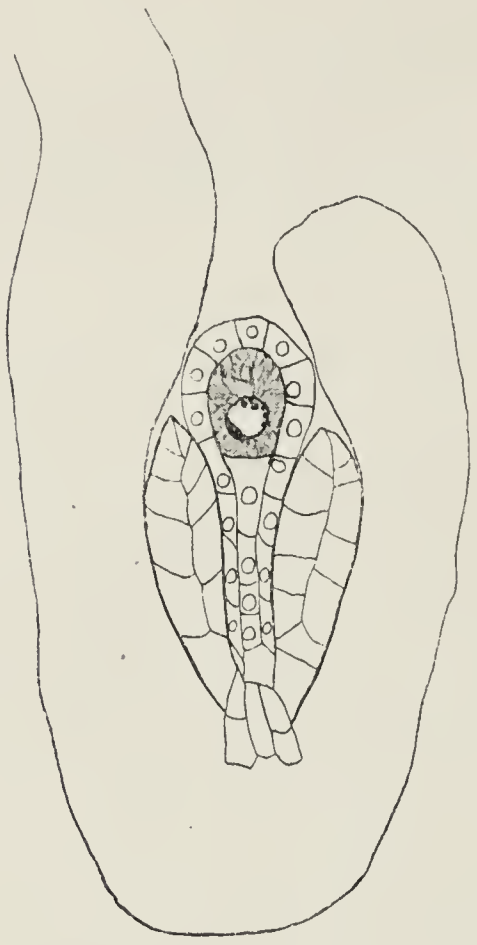


Fig. 11. Podostemon. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 400.

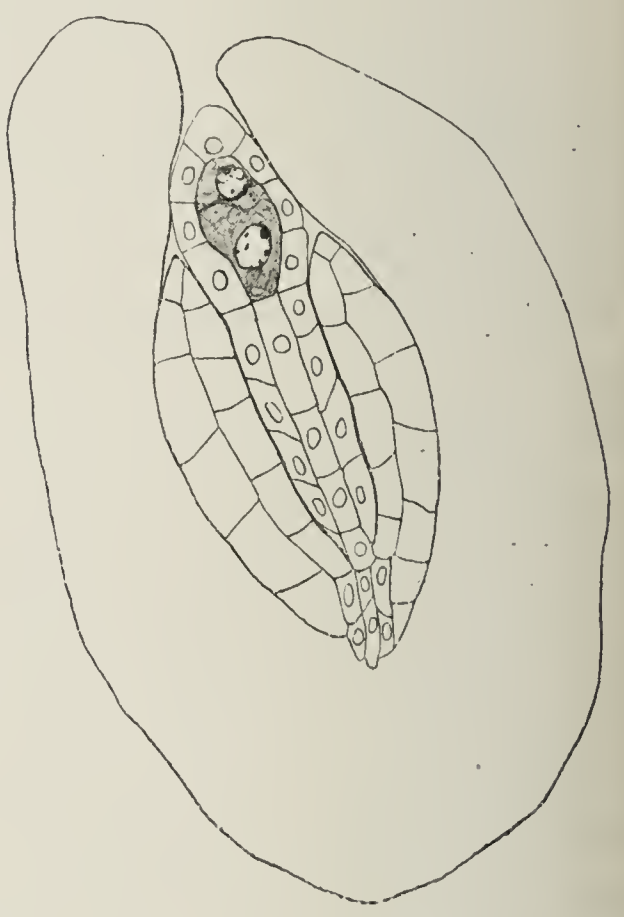


Fig. 12. Podostemon. Stadium der geteilten E. M. Z. Vergr. ca. 400.

zentrale Zellreihe des Nuzellus anfangs reichlich ziemlich feinkörnige Stärke (Taf. XII, Fig. 24), während die Außenzellschicht ganz stärkefrei ist. Nur in der die E. M. Z. umhüllenden Schicht treten einzelne Stärkekörner auf. — Ganz wie bei Lawia ist auch hier die Außenhaut des inneren Integuments schon deutlich kutinisiert. Die erste Teilung der E. M. Z verläuft nach dem gewohnten heterotypen Schema. Die Chromosomen zu zählen, gelang nicht, da sie sehr eng aneinander kleben (Taf. XII, Fig. 23). Die scharf zugespitzte Spindel erstreckt sich bis fast an die Hautschicht. Individualisierte Zentrosomen treten nicht auf. Die aus der Teilung resultierenden Zellen sind anfänglich gleich-

groß mit gleichgroßem Kern (Taf. XII, Fig. 24). Bald wächst die untere heran, während gleichzeitig die obere an Volumen abnimmt und der Kern sich unter stärkerer Farbspeicherung verkleinert (Taf. XII, Fig. 25). Schließlich wird die ganze Zelle als eine sich stark färbende Kappe am oberen Ende abgelagert (Taf. XII, Fig. 26). Die folgende Zellteilung zu beobachten gelang nicht, nur die aus der Teilung hervorgegangenen, sich schon abrundenden Kerne, wurden gesehen, die noch durch einige Spindelfasern miteinander verbunden sind (Taf. XII, Fig. 27). Sie liegen an der oberen und der unteren Seite der Zelle. Eine Protoplasmateilung findet nicht statt. Beide Kerne sind ganz gleich groß und der untere läßt auch in der Folge keinerlei Degenerationserscheinungen, wie wir sie bei Lawia sahen, erkennen. — Etwa in diesem Stadium, etwas früher oder später, hat sich die oberste, dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle der Zentralreihe des Nuzellus wesentlich gestreckt, ebenso wie die sie umhüllenden Zellen, während die nach dem Chalazaende zu gelegenen kaum gewachsen sind. Gleichzeitig ist die Stärke der zentralen Zellreihe fast verschwunden, während die umhüllenden Zellen jetzt wenige Stärkekörner enthalten. Alle Zellen sind sehr plasmaarm und besitzen große Zellkerne, die aber sehr arm an färbbarer Substanz sind (Fig. 13; Taf. XII, Fig. 27). Auch die Zellwände sind sehr dünn, aber deutlich zu erkennen. — Nunmehr teilen sich beide Kerne im Embryosack gleichzeitig, wie sich aus dem zur Beobachtung gelangten gleichzeitigen Knäuelstadium beider Kerne ergibt (Taf. XII, Fig. 28).

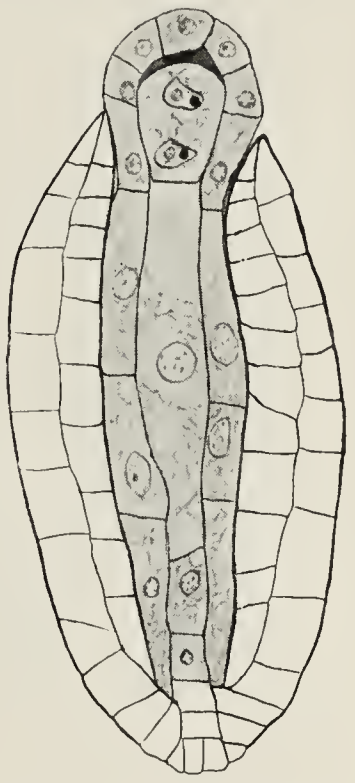


Fig. 13. Podostemon. Stadium des zweikernigen Embryosackes. Vergr. ca. 400.

Die aus der Teilung hervorgegangenen vier Kerne liegen so in der Zelle, daß die zwei der Mikropyle zugekehrten nebeneinander, die der Chalaza zugekehrten untereinander liegen (Taf. XII, Fig. 29). Die Teilungsspindel des oberen Kerns stand also senkrecht zur Achse der Samenanlage, die des unteren ihr parallel. Sehr bald findet eine Abgrenzung der Protoplasten statt, die bei der durch die Fixierung verursachten Plasmolyse sich scharf voneinander ablösen (Taf. XII, Fig. 30). Auf diese Weise ist der zur Befruchtung fertige Embryosack gebildet. In den beiden oberen Zellen treten meist sehr deutliche, von der Kappe ausgehende Streifungen auf, die an den Fadenapparat in den Synergiden einiger anderer Dikotylen erinnern. — Die Ausbildung des Embryo-

sackes unterscheidet sich also von der von Lawia dadurch, daß die der Kappenbildung folgende Teilung bei Lawia einen bald degenerierenden Kern entstehen läßt, während er bei Podostemon erhalten bleibt und teilungsfähig ist. Während aber bei Lawia nunmehr der obere Kern eine zweimalige Teilung erfährt, so daß aus ihm vier Kerne entstehen, teilt er sich bei Podostemon nur einmal zu zwei Kernen, während der untere gleichfalls zwei Kerne ausbildet. Bei Lawia liegen im reifen Embryosack drei Protoplasten an der Mikropylenseite, von denen einer der Eikern ist und darunter ein weiterer Protoplast mit einem größeren und einem in Degeneration begriffenen Kern. Bei Podostemon liegen an der Mikropylenseite nur zwei Protoplasten. Der darunter liegende

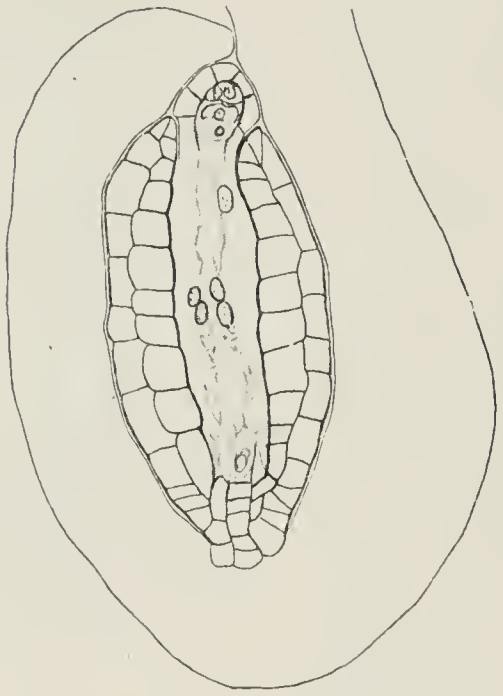


Fig. 14. Podostemon. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 180.



Fig. 15. Podostemon. Junger Embryo. Vergr. ca. 625.

ist das Ei, während an der Chalazaseite ein einkerniger Protoplast liegt. — Während dieser Zeit haben sich die Zellwände des inneren Integument noch stärker kutinisiert. Ebenso sind die Wände der zwischen ihnen gelegenen schmalen Zellen der Chalaza stark kutinisiert. Alle diese Zellwände färben sich mit Kalilauge gelb und sind gegen konzentrierte Schwefelsäure sehr resistent. Holzreaktion geben sie nicht. — Der von ihnen umschlossene bisher von den vergrößerten Nuzellarzellen eingenommene Raum ist jetzt nicht mehr durch Zellwände gekammert. Er enthält von festen Bestandteilen nur sehr geringe Reste des Protoplasma der aufgelösten Zellen und deren Zellkerne, welche noch größer und ärmer an färbbarer Substanz geworden sind (Fig. 14).

Wärend ganz wie bei Lawia auch hier neben dem Embryosack n Funikulus eine stärkefreie Zone sich von den sonst mit Stärke erüllten Integumenten und der Plazenta abhebt, sind nur die sich kutinierenden schmalen Zellen der Chalaza stets stärkefrei, während die ngrenzenden bei Lawia stärkefreien Zellen, wie die übrigen Zellen des ntegu ments Stärke enthalten.

Zur Befruchtung muß sich der Pollenschlauch seinen Weg zwischen en Zellen der den Embryosack umhüllenden Nuzellarschicht bahnen Taf. XII, Fig. 31), die von einer deutlichen Cuticula bedeckt ist. Bei seinem Eindringen in den Embryosack degenerieren beide oberen Zellen und s werden im Protoplasma zwei kleine Kerne sichtbar, von denen einer nit dem Eikern verschmilzt (Taf. XII, Fig. 31—33). Öfters treten n dem verschmolzenen Kern eigentümliche Chromatinballungen auf Taf. XII, Fig. 34). Eine Verschmelzung mit dem Zellkern des nteren Protoplasten konnte nicht beobachtet werden. Diese Zelle vird, während die befruchtete Eizelle heranwächst, mehr und mehr usammengepreßt (Taf. XII, Fig. 32) und degeneriert zuletzt (Taf. XII, Fig. 33). Dann teilt sich der befruchtete Eikern (Taf. XII, Fig. 35). Auch bei dieser Spindel konnte nicht mit Sicherheit die Zahl der Chromosomen festgestellt werden, die aber auf etwa 20 Doppelchromosomen geschätzt werden kann. Von den so entstehenden zwei Zellen des Embryo verlängert sich die untere in den mit wässeriger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum (Taf. XII, Fig. 36). Dieser ist nicht wie bei Lawia durch die gegeneinander wachsenden Integumente noch weiter vom oberen Teil des Nuzellus getrennt worden. Immerhin hat der Proembryo augenscheinlich einen gewissen Widerstand der trennenden Wand zu überwinden. Denn öfters dringt er zuerst mit einem Fortsatz an der Seite ein, wobei auch noch jetzt die degenerierte unterste Zelle des Embryosackes als sich dunkel färbende Kappe vorhanden ist (Taf. XII, Fig. 36).

Bei der weiteren Entwicklung des Embryos wächst die oberste Zelle stark heran, indem sie unter Auflösung der äußeren Nuzellarhülle den Raum des ganzen oberen Teiles des Nuzellus ausfüllt. Sie enthält stets zwei Kerne. Ihr schließt sich an eine schmale Zelle und der anggestreckte Embryoträger, der an seiner Spitze die Embryonalkugel rägt (Fig. 15). Während der Embryo so seine erste Teilung im unteren Hohlraum erfährt, sind hier die letzten Reste fester Inhaltsbestandteile, Kern und Protoplasma, vollständig verschwunden. — Der Embryo schwimmt also in einem mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraum, der rings durch Cuticula von der übrigen Samenanlage ge-

trennt ist. — Für die weitere Entwicklung stand mir Material nic zur Verfügung.

3. Dicraea elongata Tul.

Die stielrunden Thalli dieser Pflanze fluten oft mehrere Dez meter lang an ziemlich schnell fließenden Stellen. Sie sind mit kleine Blättern bedeckt und tragen an dem dem Substrat zugekehrten End reichlich Blütenknospen. Je nachdem die einzelnen Teile des Thallu der Luft ausgesetzt sind, blühen die Blüten auf, so daß an einem Thallus stück sich ziemlich alle Entwicklungsstadien befinden können.

Die Spezies zeigte sehr junge Entwicklungsstadien der Blüte; i ihnen erscheinen die jungen Samenanlagen als leicht gekrümmte Hervor wölbungen der Plazenta, die aus einer zentralen Zellreihe und de einschichtigen Hülle bestehen (Fig. 16). Während dann aus der de



Fig. 16. Dicraea. Embryonalhöcker der Samenanlage. Vergr. ca. 400.

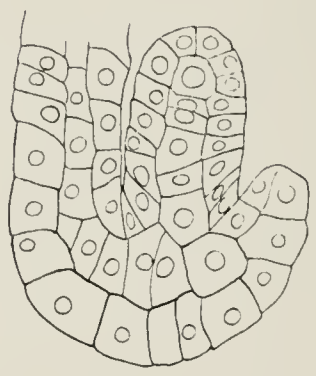


Fig. 17. Dicraea. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 400.

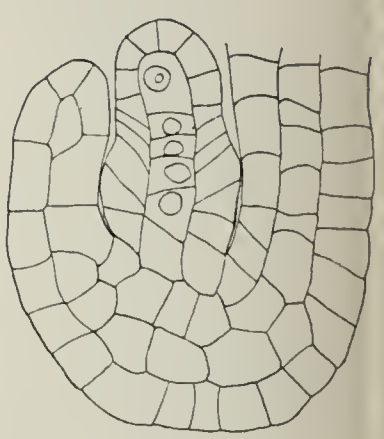


Fig. 18. Dicraea. Jugendliche Samenanlage (etwa älter). Vergr. ca. 400.

Raphe abgewandten Seite das äußere Integument hervorwächst, treten in der einschichtigen Zellhülle des Nuzellus Zellteilungen auf (Fig. 17). An der dem äußeren Integument unmittelbar anschließenden Zone entwickelt sich das innere Integument (Fig. 18). Eine weitere Schicht tafelförmiger Zellen entsteht durch wiederholte Zellteilung in der Zone unterhalb der obersten sich stark vergrößernden Zelle der zentralen Zellreihe, der E. M. Z., und bildet die Streckungszone des Nuzellus (Fig. 19). Nuzellus, ebenso wie das innere Integument, sind zu dieser Zeit ganz stärkefrei, während das äußere Integument, ebenso wie Plazenta und Fruchtknotenwand mit Stärke angefüllt sind. Die fertig ausgebildeten Pollenkörner mit vegetativem und generativem Zellkern sind stärkefrei. Hingegen enthält die Antherenwand etwas, der Staubfaden reichlich Stärke.

Die der E. M. Z. unmittelbar anstoßende Zelle der Zentralreihe des Nuzellus dehnt sich sehr bald (Fig. 20), wobei die Zellen der Hüll-

hicht stark zusammengedrückt werden. — Gleichzeitig hat sich die .M. Z. stark gestreckt. Sehr deutlich sind in ihrem oberen und unteren eile Protoplasmaballungen, wie sie schon für Podostemon beschrieben urden. — Zwischen diesem Entwicklungsstadium und dem reifen mbryosack konnten nicht alle Zwischenstadien aufgefunden werden, mmerhin genügend, um die Entstehung der Zellteilungen im reifen mbryosack mit Sicherheit feststellen zu können. — In dem jüngsten eser Entwicklungsstadien liegt am mikropylen Ende des Embryosackes ne kappenförmige Zelle mit homogenen Inhalt. Ihr schließt sich ne große Zelle mit großem Zellkern an, der am Chalazaende eine einere Zelle mit kleinerem Zellkern folgt (Taf. XIII, Fig. 44). Es kann um einem Zweifel unterliegen, daß ganz wie bei Podostemon sich erst die obere Zelle s der E. M. Z. abge-ennt hat, während die ntere Zelle das Produkt nes zweiten Teilungs-hrittes ist. Bei dem ächsten Stadium sehen ir die obere Zelle zu ner kleinen dunkel ge-rbten Kappe reduziert, ährend in der darunter egenden Zelle eine Kern-ilung erfolgt ist, bei er die Kernspindel in er Richtung der Längs-hse der Samenanlage egt. Die Kerne sind och durch Spindelfasern miteinander verbunden (Taf. XIII, Fig. 46). Während nunmehr die obere Kappe bis zu einem ganz kleinen dunkel efärbten Gebilde zusammenschrumpft, hat sich der Protoplast zwischen en beiden Kernen geteilt, so daß jetzt drei Protoplasten im Embryo-ck übereinander liegen. von denen die beiden obersten einen gleich-roßen Zellkern, der unterste einen kleineren Kern besitzt (Taf. XIII, ig. 47). Nunmehr teilt sich auch der untere kleinere Kern (Taf. III, Fig. 49 *c*, Querschnittsbilder des Embryosackes) und es kann eine rennung der Protoplasten stattfinden (Taf. XIII, Fig. 48 u. 50). Diese rotoplasten können entweder genau nebeneinander liegen (Taf. XIII, Fig. 8) oder etwas schräg nach der Längsachse des Embryosackes verschoben

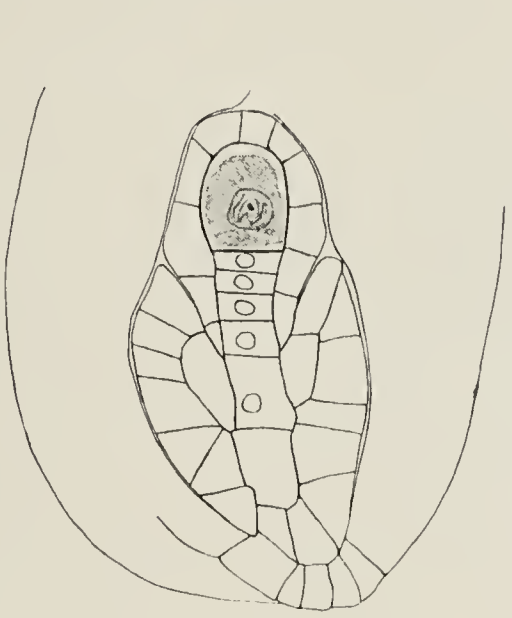


Fig. 19.

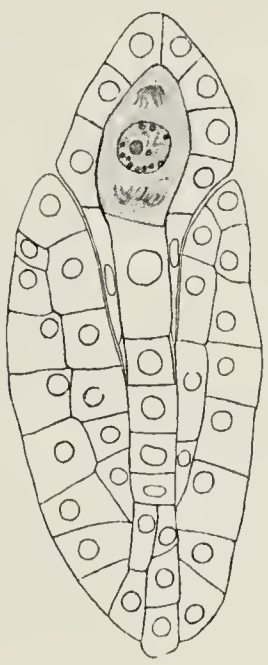


Fig. 20.

Fig. 19. Dicraea. Jugendliche Samenanlage (noch älter). Vergr. ca. 500.
Fig. 20. Dicraea. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 500.

sein (Taf. XIII, Fig. 50). Ihre Kerne sind ausgezeichnet durch den Besitz sich stark färbender Chromatinballen. — Die Entwicklung der übrigen Samenanlage verläuft folgendermaßen: Schon während der ersten Teilung der E. M. Z. haben sich die zwischen dem inneren Integument gelegenen Zellwände der Zellen des Nuzellus aufgelöst. Der so entstandene Hohlraum ist mit dem Protoplasma und den Zellkernen dieser Zellen erfüllt (Fig. 21). Diese Zellkerne liegen öfters in dichten Klumpen geballt (Taf. XIII, Fig. 45). Direkte oder indirekte Kernteilungen kommen aber nicht vor. Die Kerne färben sich anfangs ziemlich stark mit Anilinfarbe (Taf. XIII, Fig. 45), werden aber bald inhaltsärmer (Fig. 22).

Weder in dem den Hohlraum erfüllenden Protoplasma ist Stärke vorhanden, noch enthielten die Nuzellarzellen zu irgendeiner Zeit

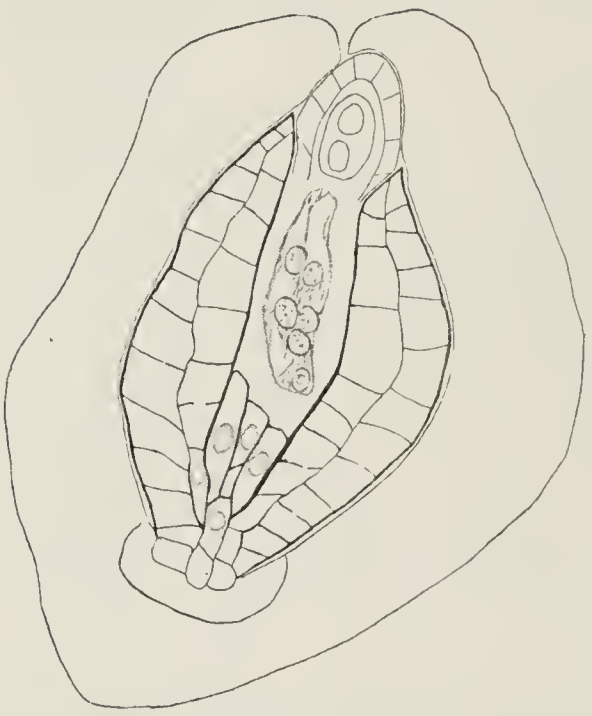


Fig. 21.

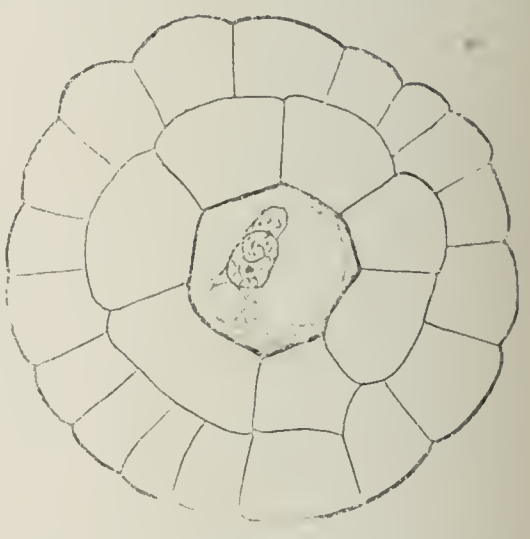


Fig. 22.

Fig. 21. Dicraea. Stadium der geteilten E. M. Z. Vergr. ca. 350.
Fig. 22. Dicraea. Stadium der geteilten E.M.Z. Querschnitt durch Nuzellarhöhle und inneres Integument. Vergr. ca. 625.

Stärke, ebensowenig wie die sie nach der Chalaza begrenzenden Zellen. Alle übrigen Zellen des äußeren und inneren Integuments ebenso wie die der Plazenta sind mit Stärke gefüllt. Auch die Fruchtknotenwand enthält reichlich Stärke, bis auf die innerste Zellreihe, die schon groß und kutinisiert sich zur Fruchtschale umbildet. Die Außenhaut des inneren Integuments ist schon deutlich kutinisiert.

Während der weiteren Ausbildung des Embryosackes wächst die Samenanlage beträchtlich heran, wobei gleichzeitig der Hohlraum an Länge und Breite erheblich zunimmt (Fig. 23). Die Samenanlagen mit fertigem Embryosack enthalten in ihm nur noch wenige Reste vom Protoplasma mit schwach färbbaren Zellkernen. Die ihn an der Chalaza begrenzenden unteren Zellen sind jetzt stark verdickt und ku-

tinisiert (Fig. 23), wie sich auch deutlich auf Querschnittsbildern erkennen läßt (Fig. 24). Da auch die Wände des inneren Integuments stark kutinisiert sind, ist der innere Hohlraum schon jetzt von den Zellen der übrigen Samenanlage abgeschlossen. Unmittelbar nach der Befruchtung sind im noch etwas vergrößerten Hohlraum auch die letzten Reste von Protoplasma und Zellkern verschwunden (Fig. 25). — Während also der Bau der übrigen Samenanlage dem der bisher beschriebenen Podostemaceen im wesentlichen gleicht und nur in der Entwicklungsfolge Unterschiede aufweist, unterscheidet sich der fertige Embryosack sehr wesentlich von den bisher beschriebenen. Denn bei Dicraea folgt unterhalb der noch völlig erhaltenen umhüllenden Zellschicht des Nu-

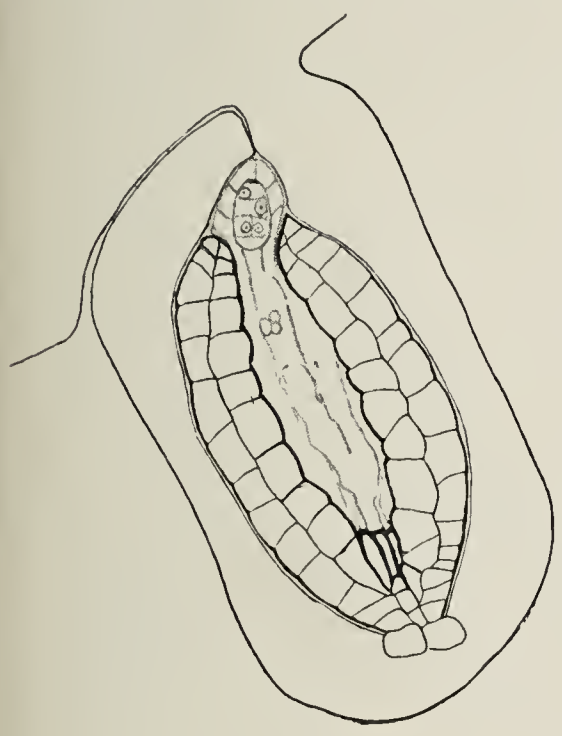


Fig. 23. Dicraea. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 220.

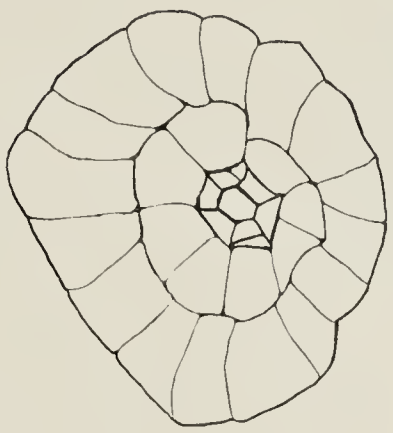


Fig. 24. Dicraea. Befruchtungsfähige Samenanlage. Querschnitt durch Hypostase. Vergr. ca. 375.

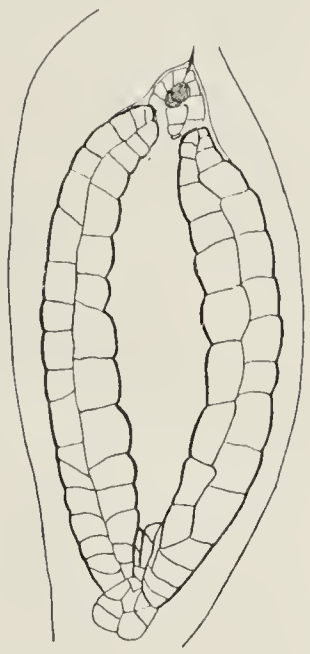


Fig. 25. Dicraea. Befruchtete Samenanlage. Vergr. ca. 150.

zellus auf den geringen Rest einer kappenförmigen Zelle ein mit dichtem Protoplasma gefüllter Protoplast mit einem großen fast homogen erscheinenden Kern, weiter ein Protoplast mit großem Kern mit deutlicherem Chromatinnetz; sein Protoplasma ist stark vakuolig. Auf den Chromatinreichtum der Kerne, der sich nach unten anschließenden kleinen Protoplasten, die sich vielleicht nicht immer zu trennen brauchen, wurde schon hingewiesen. In den Hunderten zur Untersuchung gelangten reifen Samenanlagen wurde der Embryosack stets in genau gleicher Anordnung der Zellen angetroffen.

Der Unterschied zu Podostemon liegt hauptsächlich darin, daß hier die Spindel bei der Teilung des oberen Zellkernes in der Achse der

Samenanlage liegt, während die des unteren Kernes senkrecht zu ihr steht, während bei Podostemon gerade umgekehrt die Kernspindel des oberen Zellkernes senkrecht zur Achse der Samenanlage und die des unteren ihr parallel steht. Noch größer ist aber der Unterschied, wenn wir die Herkunft des Eikernes in Betracht ziehen. Während bei Podostemon der Eikern aus der Kernteilung des unteren Kernes hervorgeht, geht er bei Dicraea aus der Kernteilung des oberen Zellkernes hervor. — Wie nämlich die folgenden Entwicklungsstadien zeigen, ist der Eikern der untere aus der Teilung des oberen hervorgegangene Kern. Im reifen Embryosack ist also die Eizelle der zwischen dem oberen großen und den unteren kleinen Protoplasten gelegene Protoplast. — Nachdem der Pollenschlauch durch die Zellhülle der Spitze des Nuzellus sich hindurch gezwängt hat, degeneriert die obere Zelle und

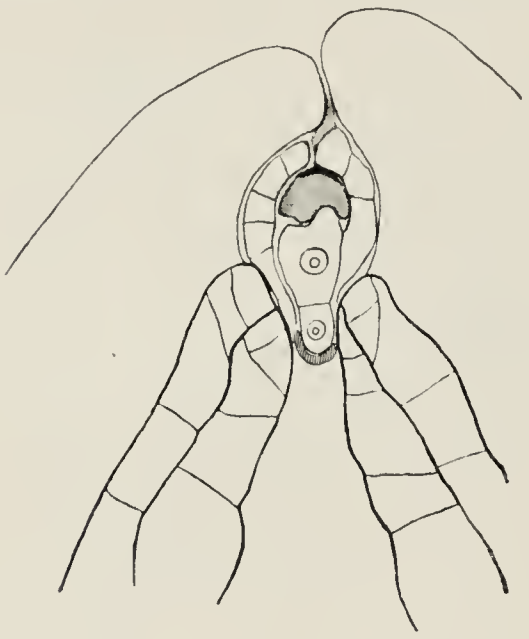


Fig. 26. Dicraea. Zweizelliger Embryo. Vergr. 375.

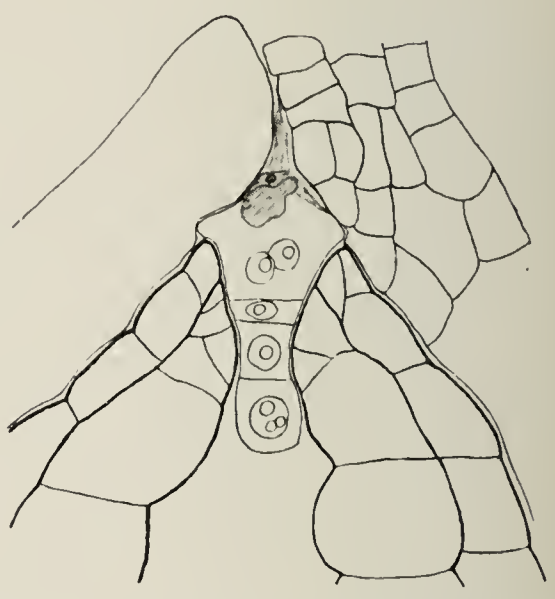


Fig. 27. Dicraea. Junger Embryo. Vergr. 375.

die befruchtete Eizelle wächst stark heran. Die beiden unteren Zellen sind noch deutlich an ihrer Basis zu erkennen (Taf. XIII, Fig. 51). Auch am zweizelligen Embryo läßt sich noch der Pollenschlauch, die degenerierte obere Zelle und die Reste der unteren Zellen erkennen, die wie eine Hülle die Spitze des jungen Embryo umgeben (Fig. 26). Die nächsten Stadien der Embryonalentwicklung decken sich mit der für Podostemon beschriebenen. Die Stelle der degenerierenden Nuzellarkappe nimmt jetzt die große Trägerzelle ein, die stets zwei große dicht aneinander liegende Kerne enthält. Sie hat seitliche Hervorwölbungen getrieben, mit denen sie sich in das Gewebe des äußeren Integuments und des Funikulus hinein zu zwängen beginnt (Fig. 27). Ihr folgen zwei ungleich lange Zellen des Embryoträgers, denen sich die noch ungeteilte Embryonalkugel anschließt. — Während nun

die Embryonalkugel sich teilt und weiterhin der entstehende Embryo den vorgebildeten Hohlraum zwischen dem Integument ausfüllt, hat die obere große Zelle mit ihren beiden großen Zellkernen zahlreiche lange fadenförmige Fortsätze seitlich in das Gewebe des äußeren Integument und des Funikulus hineingesendet. Sie verlaufen fast genau in der Längsrichtung der Samenanlage nach der Chalaza zu, so daß sie das ganze innere Integument umspinnen. Auf Mikrotomschnitten lassen sich nur die Anfänge der Fortsätze erkennen (Taf. XIII, Fig. 52). Bei vorsichtiger Präparation des Alkoholmaterials in konzentrierter wässeriger Kalilauge gelingt es aber, die ganze Zelle frei zu bekommen. Sie hat quallenförmige Gestalt (Taf. XIII, Fig. 54). Die Zahl der Arme schwankt zwischen 8 und 10.

Die Fertigstellung des Samens erfolgt durch Umbildung der äußeren Zellschicht des äußeren Integuments in eine Schleimschicht. Es quillt zu diesem Zwecke die äußere Zellhaut in das Innere der Zellen vor und drückt das Lumen mit seinen wenigen Stärkekörnern halbmondförmig zusammen (Taf. XIII, Fig. 52). Bei der Quellung werden in dieser Schicht radiär zur Außenseite verlaufende Poren sichtbar (Taf. XIII, Fig. 53 *b*), die, von der Oberfläche gesehen, wie runde Tüpfel erscheinen (Taf. XIII, Fig. 53 *a*). Unmittelbar über der Haustorialzelle an der Mikropylenseite unterbleibt ihre Bildung oder ist wenigstens sehr gering (Taf. XIII, Fig. 52). Die inneren Zellen des äußeren Integuments werden zusammengedrückt durch die etwas vergrößerte und stark verdickte äußere Zellschicht des inneren Integuments, die sich auch dem Embryoträger fest anlegt Sie enthält noch immer etwas Stärke, ebenso wie die innere Schicht, die im reifen Samen meist auch zerdrückt ist.

4. Hydrobrium olivaceum (Garden.), Tul.

Wie Willis eingehend in der Lebensbeschreibung der Podostemaceen ausführt, werden die den Felsen eng anliegenden und sie fast lückenlos überdeckenden Thallome der Pflanzen an den Rändern sehr schnell strömender Adern der Stromschnellen gefunden. — Wohl bei keiner Form läßt sich so deutlich die Abhängigkeit des Aufblühens vom Sinken des Wasserspiegels und der damit verbundene Übergang zum Luftleben erkennen. Während an dem vom Wasser überfluteten Teil die Blüten noch von der schützenden Spatha umschlossen sind, entfalten sich die kurz gestielten Blüten dicht daneben an den Stellen, welche vom Wasser nicht mehr erreicht werden. Vielleicht nur wenige Zentimeter weiter vom Wasserrand entfernt, stehen die reifen Früchte.

die nicht größer sind als die Fruchtknoten der eben entfalteten Blüte. — So konnte auch leicht Material von fast allen wesentlichen Entwicklungsstadien eingesammelt werden. Dennoch bereitete die Untersuchung auf Mikrotomschnitten durch den sehr spröden Fruchtknoten ziemliche Schwierigkeiten. — Die junge hakenförmige Samenanlage besteht genau wie bei den übrigen Podostemaceen aus einer, von einer einschichtigen Hülle umschlossenen zentralen Zellreihe (Fig. 28). Ihr Bau läßt sich auch auf Querschnitten gut verfolgen, die senkrecht zur Krümmung verlaufen und so die zentrale Zellreihe mit den umhüllenden Zellen zweimal durchschneiden (Fig. 29). Das innere Integument wölbt sich ziemlich weit oben an dem jugendlichen Nuzellus hervor, zu einer

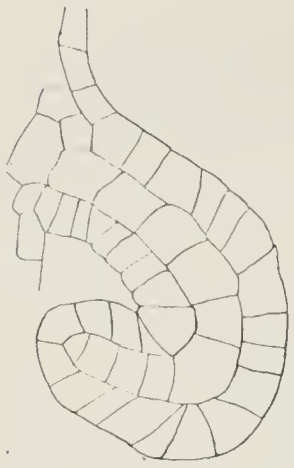


Fig. 28.

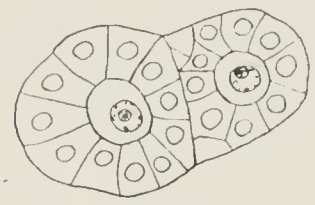


Fig. 29.

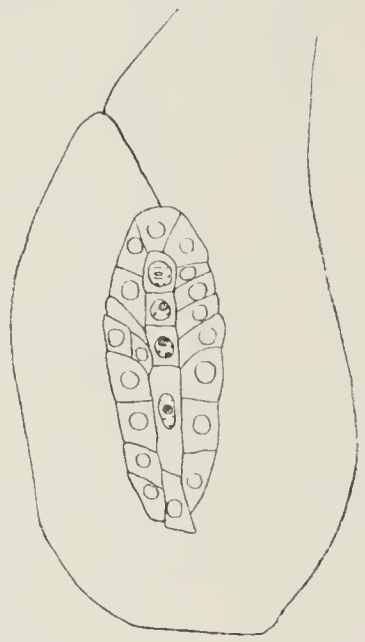


Fig. 30.

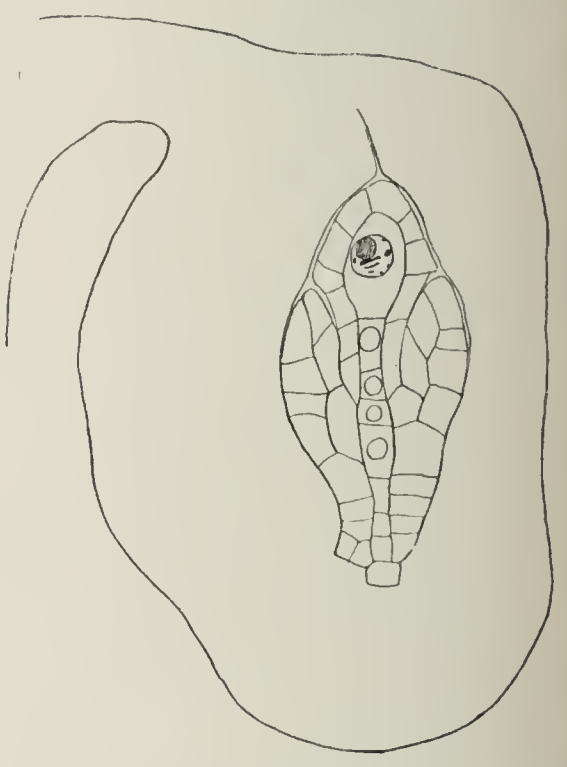


Fig. 31.

Fig. 28. Hydrobrium. Embryonalhöcker der Samenanlage. Vergr. ca. 375.
Fig. 29. Hydrobrium. Embryonalhöcker der Samenanlage. Querschnitt. Vergr. ca. 375.
Fig. 30. Hydrobrium. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 300.
Fig. 31. Hydrobrium. Jugendliche Samenanlage (etwas älter). Vergr. ca. 300.

Zeit, wo das äußere Integument eben fertig gebildet ist (Fig. 30). Sonst gleicht die jugendliche Samenanlage mit der E. M. Z. durchaus der der übrigen Podostemaceen (Fig. 31). Auch hier beginnt dann die der E. M. Z. unmittelbar anschließende Zelle der zentralen Zellreihe sich zu strecken. ebenso wie die sie umgebenden Zellen der Nuzellarhülle, während gleichzeitig die E. M. Z. sich dehnt.

Ehe noch aber in ihr irgendwelche Teilungen sichtbar werden, beginnen bereits die gestreckten Zellen nebst einigen benachbarten ihre Zellwände aufzulösen (Fig. 32; Taf. XIV, Fig. 55). Ihre, wie ein Querschnittsbild zeigt (Fig. 33), anfangs noch getrennten Protoplasten enthalten sehr

chromatinreiche Zellkerne. Sehr bald aber vereinigen sie sich zu einer einheitlichen Protoplasmamasse, indem sich ihre Kerne in der Mitte des sich beim weiteren Wachstum der Samenanlage vergrößernden Hohlraumes zu einem Klumpen zusammenballen (Fig. 34). Hier bleiben sie auch während des weiteren Wachstums des Hohlraumes liegen, indem sie entweder fest aneinander gepreßt einen fast traubenartigen Körper bilden (Taf. XIV, Fig. 61) oder mehr oder weniger lose durch Plasma miteinander verbunden sind (Taf. XIV, Fig. 60). Irgendwelche auf Kernteilung schließende Bilder wurden nie beobachtet. — Zur Bildung des Embryosackes scheidet die E. M. Z. eine bald kappenartig degenerierende Zelle

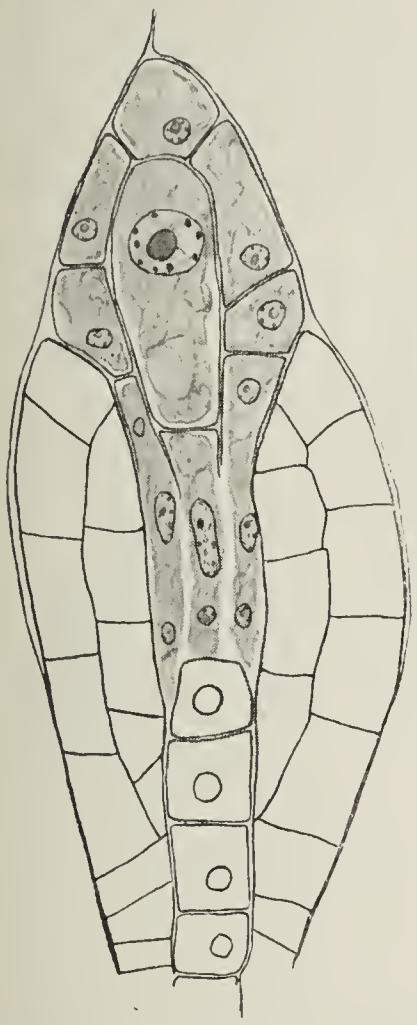


Fig. 32.

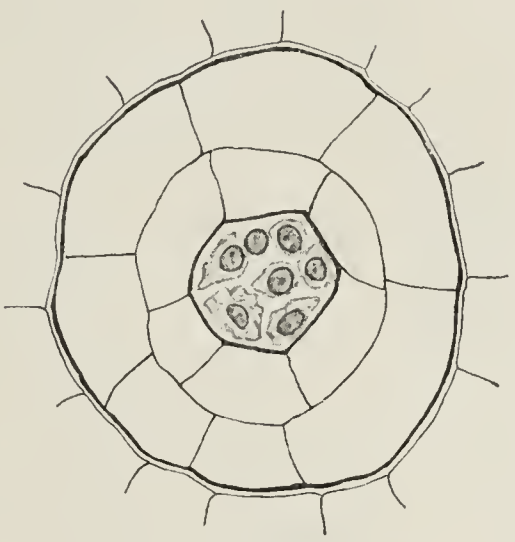


Fig. 33.

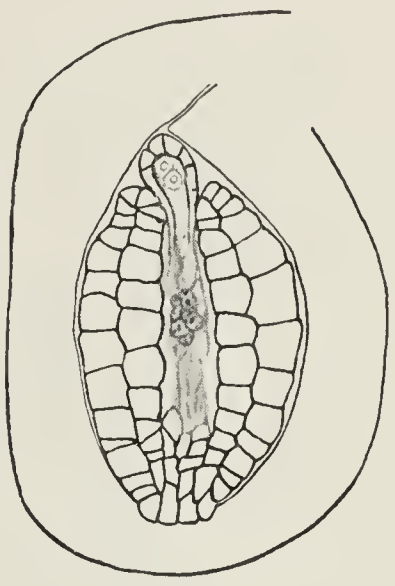


Fig. 34.

Fig. 32. Hydrobrium. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 800.

Fig. 33. Hydrobrium. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 800.

Fig. 34. Hydrobrium. Stadium der zweikernigen E. M. Z. Vergr. ca. 275.

nach dem Mikropylenende ab und teilt sich dann parallel zur Längsachse der Samenanlage (Taf. XIV, Fig. 56). Zwischen den beiden Kernen findet eine Protoplastenteilung nicht statt. Sie rücken an beide Seiten des sich weiter verlängernden Embryosackes und teilen sich dort noch einmal (Taf. XIV, Fig. 57). Diese so entstandenen vier Kerne liegen anfänglich im ungeteilten Protoplasma. Seine Teilung in einzelne Protoplasten findet dann so statt, daß die beiden am Mikropylenende liegenden Kerne an Volumen abnehmen und ihre getrennten Protoplasten mehr oder weniger halbmondförmig um den darunter liegenden Protoplasten mit großem Zellkern gruppieren (Taf. XIV, Fig. 58). Diesen schließt sich nach unten ein

kleiner Protoplast mit sehr stark verkleinertem Zellkern mit starkem Chromatingehalt an. Der stark vergrößerte Hohlraum ist zu dieser Zeit noch ziemlich reichlich mit Protoplasma erfüllt und auch der Kernballen besteht aus chromatinreichen Kernen (Fig. 35). Bei der Befruchtung konnte nur die Vereinigung eines männlichen Kernes mit dem Eikern beobachtet werden (Taf. XIV, Fig. 62). Auch hier beginnt die Embryonalentwicklung in gewohnter Weise mit der Bildung einer Haustorialzelle mit zwei Zellkernen. Bald entwickeln sich seitliche Fortsätze, die in das Gewebe des äußeren Integuments und des Nuzellus eindringen (Fig. 36). In den reifen Samen, deren Samenschalenstruktur der von Dicraea durchaus gleicht, lassen sich in konzentrierter Kalilauge die Spuren dieser Haustorienarme von der degenerierten Zelle bis weit über die Mitte des Samens nach der Chalaza zu verfolgen.

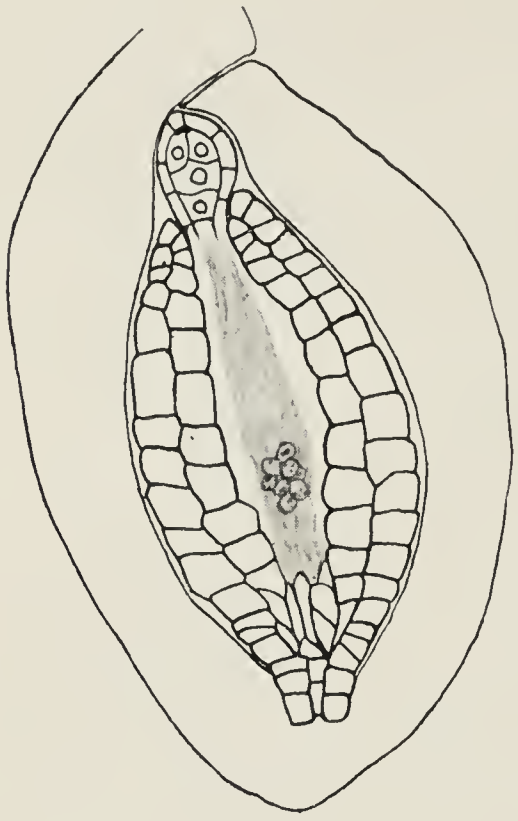


Fig. 35. Hydrobrium. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 275.

5. Farmeria metzgerioides (Trimen), Willis.

Wie Willis mit Recht hervorhebt, sind die Stellen, wo Farmeria im Mahaweli - Ganga gefunden wird, sehr charakteristisch. Sie werden meist nicht direkt von den Sonnenstrahlen getroffen, sondern sind durch überhängende Steine oder Uferpflanzen beschattet. Die Blüte gleicht in ihrer Gestalt im ganzen dem der übrigen untersuchten ostindischen Eupodostemeen, doch wird nur ein Staubfaden gebildet. Sie bleibt zum größten Teil in der Spatha eingeschlossen und nur Griffel- und Staubfäden sehen hervor. — Wesentlich weicht der Bau des Fruchtknotens von dem anderer Podostemaceen ab. Statt zahlreicher Samenanlagen enthält er nur zwei, die links und rechts an der Basis der mächtigen Plazenta in dem oberen Fach des zweifächerigen Fruchtknotens inseriert sind. Das dem Substrat zugekehrte Fach ist ganz reduziert und nach dem Griffelende zu verschoben. Die Samenanlagen

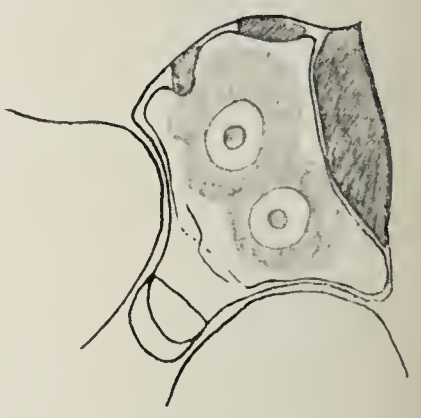


Fig. 36. Hydrobrium. Junger Embryo. Vergr. ca. 550.

sind sehr groß. Sie übertreffen in ihrer Länge die von Podostemon um fast das Doppelte. — Nur eine einzige Blüte enthielt jüngere Stadien der Embryosackentwicklung. In beiden Samenanlagen befand sich am Mikropylende eine Kappe von zwei zusammengefallenen Zellen (Taf. XIV, Fig. 63 u. 64). Der primäre Kern des einen Embryosackes war ungeteilt, während sich der andere soeben parallel der Längsrichtung der Samenanlage geteilt hatte (Taf. XIV, Fig. 64). Sonst gelangten nur reife Samenanlagen zur Beobachtung. Ihr äußeres Integument, das ebenso wie die Plazenta mit Stärke vollgepfropft ist, ist besonders mächtig entwickelt. Es ist vielschichtig, während es bei den übrigen Podostemaceen zwei- bis dreischichtig ist. — Sehr auffallend ist auch der große Unterschied der einzelnen Zellen und Zellkerne zu dem der anderen Podostemaceen, während die Größe der den Embryosack umgebenden Nuzellarhüllzellen in radialer Ausdehnung bei Hydrobrium ca. 6 μ beträgt, erreicht sie hier eine Größe von ca. 12 μ. Dementsprechend ist auch die Größe des Embryosackes, seiner Zellen und Zellkerne. Der Embryosack gleicht sonst sehr demjenigen von Hydrobrium (Taf. XIV, Fig. 65). Auch hier folgen unter einem Kappenrest zwei Protoplasten mit kleineren Zellkernen, die, wie die manchmal noch sichtbaren verbindenden Spindelfasern zeigen, aus einer Zelle hervorgegangen sind. Sie umschließen mehr oder weniger halbmondförmig einen Protoplasten mit sehr großem Zellkern. An diesen schließt sich wiederum ein kleinerer Protoplast mit ziemlich kleinem Zellkern an. Doch ist dieser Protoplast lange nicht so reduziert wie der entsprechende bei Hydrobrium. — Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Entwicklung in gleicher Weise wie dort erfolgt ist. — Der sich an den Embryosack anschließende Hohlraum enthält nicht gar zu reichlich Protoplasma, und durch den ganzen

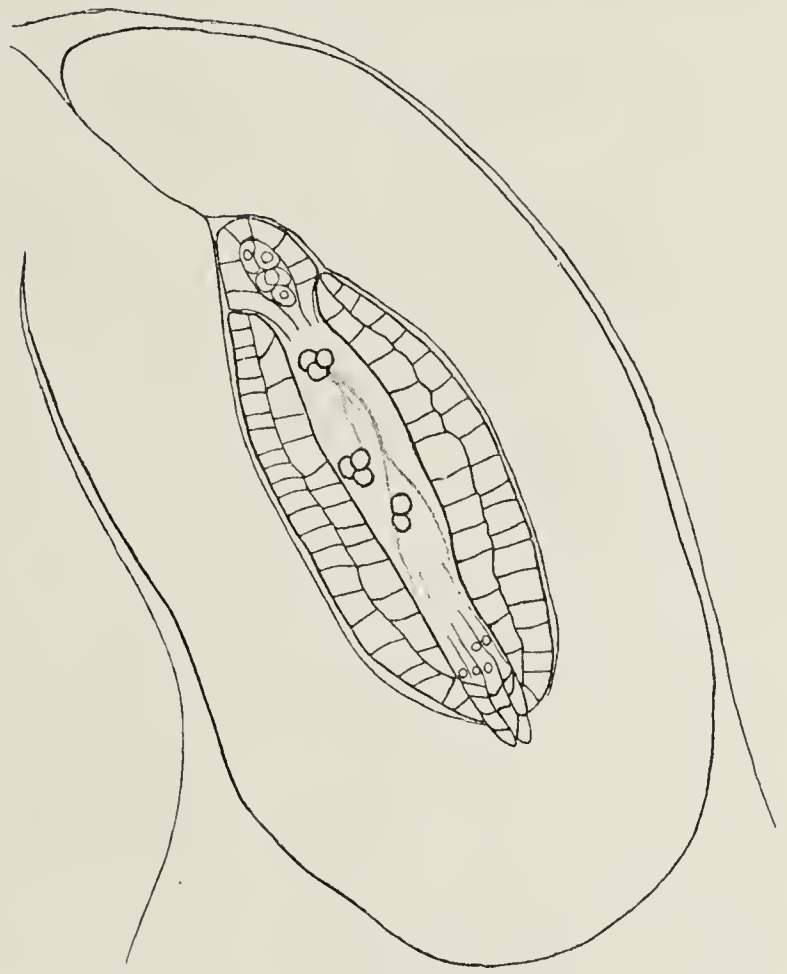


Fig. 37. Farmeria. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 150.

Raum zerstreut, meist in Gruppen zu zwei oder drei vereinigte sehr große aber ziemlich chromatinarme Zellkerne (Fig. 37 u. 38). Der Hohlraum ist ganz stärkefrei, ebenso die unmittelbar anstoßenden Zellen an der Chalazaregion, während noch zwei weitere anstoßende Zellschichten sehr kleine Stärkekörner enthalten. Stärkefrei ist auch hier wieder die Stelle, wo der Funikulus der Plazenta ansetzt. — Die den Hohlraum begrenzende Wand des inneren Integuments, ebenso wie deren äußere Haut ist mit einer starken Cuticula bedeckt, die stärker ist als z. B. die den Fruchtknoten an der Außenseite überziehende. — Die großen Zellen der inneren Zellschicht des inneren Integuments sind zum größten Teil mit einer schleimigen Substanz erfüllt, die die Reaktionen des „Zellu-

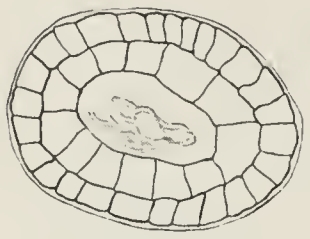


Fig. 38.

Fig. 38. Befruchtungsfähige Samenanlage. Querschnitt durch Nuzellarhöhle und inneres Integument. Vergr. ca. 150.
Fig. 39. Farmeria. Befruchtete Samenanlage. Vergr. ca. 150.
Fig. 40. Farmeria. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt. Vergr. ca. 150.
Fig. 41. Farmeria. Samenanlage mit abgestorbenen Sexualzellen. Querschnitt durch die auswachsenden Zellen des inneren Integuments. Vergr. ca. 150.

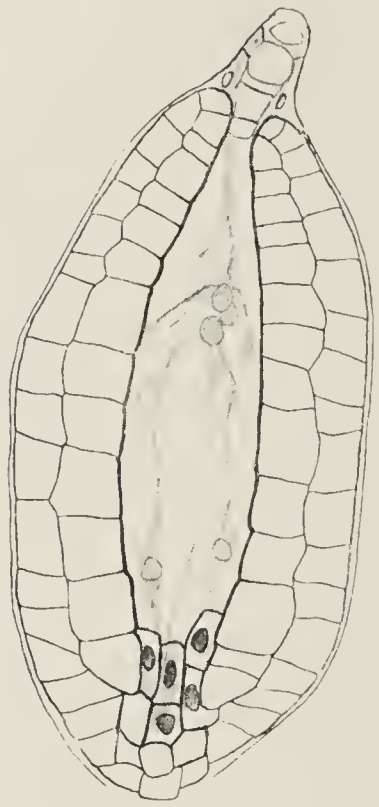


Fig. 39.

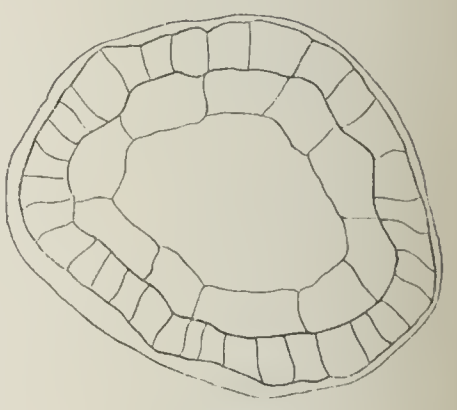


Fig. 40.

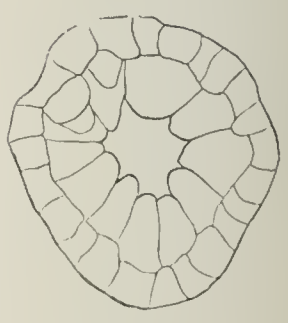


Fig. 41.

loseschleims“ zeigt. Stärke liegt in diesen Zellen hauptsächlich der inneren Zellwand an. — Die Fruchtknotenwand ist ganz stärkefrei. Die Embryonalentwicklung erfolgt genau wie bei den übrigen Podostemaceen. Die Entstehung des Doppelkerns in der großen Haustorialzelle (Taf. XIV, Fig. 66) konnte durch die Beobachtung einer Teilungsfigur festgestellt werden. Die Kernteilung verläuft in normaler Weise nur wird die Wand zwischen den Zellkernen nicht ausgebildet (Taf. XIV, Fig. 67). Nach der Befruchtung wächst die Samenanlage noch erheblich heran (Fig. 39 und 40) und es lassen sich jetzt nur noch Reste des Protoplasmas und der noch substanzärmer gewordenen Zellkerne nachweisen. — Auffallend viele Samenanlagen waren unbefruchtet und ihre Embryo-

säcke in Degeneration begriffen. In diesen Fällen wachsen die Zellen des inneren Integuments in den Hohlraum hinein (Fig. 41). Die den Hohlraum nach der Chalaza begrenzenden Zellen enthalten sehr große, sich tief färbende fast homogene Kerne und reichliches Protoplasma. Sie haben etwas verdickte Wände, sind aber noch nicht kutinisiert, wie zu dieser Zeit die entsprechenden Zellen der anderen Podostemaceen, aber auch nicht nachweisbar verholzt. — Reife Früchte konnte ich nicht auffinden. — Nach Willis bleiben die Samen im Fruchtknoten innerhalb der Spatha, wo sie unter Durchbrechung derselben auskeimen.

Allgemeiner Teil.

I. Vergleichende Embryologie der Podostemaceen.

Die Embryonalentwicklung der Podostemaceen scheint auf den ersten Blick eine recht gleichförmige zu sein, während sie sich in sehr wesentlichen Punkten von der der anderen Angiospermen unterscheidet. Im einzelnen ergeben sich aber in den untersuchten Formen mannigfache Unterschiede, so daß eine vergleichende Übersicht zugleich unter Berücksichtigung der für die Unterfamilie der Lacideae von Went gefundenen Resultate zu ihrem Verständnis beitragen dürfte. Die erste Entwicklung der Samenanlage ist in ihren wesentlichen Zügen schon von Warming erkannt und von Went für Oenone Imthurni genau beschrieben worden. Sie verläuft für alle Podostemaceen sehr ähnlich. Die erste Anlage der Samenanlage besteht aus einer zentralen Zellreihe, die von einer einschichtigen Hülle umgeben wird (Fig. 16). Durch eine hakenförmige Krümmung scheidet sich Raphe und Nuzellus (Fig. 28). An seiner Basis differenziert sich das äußere zwei- bis dreischichtige Integument (Fig. 17). Gleichzeitig treten nahe der Basis des jugendlichen Nuzellus etwas schräg verlaufende Teilungswände auf. Sie wölben sich hervor und differenzieren sich zu dem inneren Integument. — Ein deutlicher Unterschied macht sich hier in der zeitlichen Entwicklungsfolge zwischen den einzelnen Arten geltend. Während sich bei Lawia (Fig. 1) das innere Integument schon kurz nach der Anlage des äußeren bildet und nach der von Cario gegebenen Abbildung für Tristicha hypnoides ihre Bildung fast gleichzeitig erfolgt, hat bei Dicraea (Fig. 18) das äußere Integument schon fast den Gipfel des Nuzellus erreicht, ehe sich das innere Integument hervorwölbt und bei Hydrobrium (Fig. 30) hat sich das äußere Integument schon zur Mikropyle zusammengeschlossen, wenn das innere Integument sich noch nicht gebildet hat. Oenone Imthurni scheint nach Wents Dar-

stellung in diesem Verhalten zwischen Lawia und Dicraea zu stehen. — Die oberste Zelle der zentralen Zellreihe des Nuzellus vergrößert sich jetzt stark unter gleichzeitiger Kernvergrößerung und Plasmaansammlung und wandelt sich so zur E. M. Z. um. Ihrem Wachstum in die Breite folgend, schwillt das vordere Ende des Nuzellus knopfförmig an (Fig. 19). Gleichzeitig teilen sich in dem darunter liegenden verschmälerten Teil des Nuzellus, der von dem jugendlichen inneren Integument umschlossen wird, die der E. M. Z. zunächstliegenden Zellen (Fig. 1 u. 18). Sie bilden die Wachstumszone des Nuzellus. — Jetzt wächst die Samenanlage erheblich in die Länge, wobei das äußere und das innere Integument und der Nuzellus stark gedehnt werden. Das innere Integument bleibt dabei stets unterhalb der knopfartigen Verdickung, so daß diese zwischen äußerem und innerem Integument liegen bleibt (Fig. 2 u. 31). — Das innere Integument ist schon sehr früh sowohl an seiner Innen- wie Außenseite mit einer deutlichen Cuticula überzogen, während Nuzellus und äußeres Integument keine nachweisbare Cuticula besitzen. — Die in der knopfförmigen Verdickung liegende stark vergrößerte E. M. Z. weist alle für eine solche charakteristischen Veränderungen auf: Zusammenziehung des Chromatin an einer Seite (Taf. XII, Fig. 21), Verdoppelung des Chromatinfadens (Taf. XII, Fig. 22), ebenso im Plasma eigentümlich lockenförmige Strukturen (Taf. XII, Fig. 22). Bei Lawia werden die Zellen der die E. M. Z. umgebenden Hülle an der Spitze früh degeneriert, so daß die E. M. Z. unmittelbar an das Gewebe des Funikulus anstößt (Fig. 2; Taf. XI, Fig. 1). Bei allen übrigen untersuchten Formen bleibt die Hülle bis nach der Befruchtung erhalten. — Größere Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Formen weist der verschmälerte Teil des Nuzellus auf. Bei Lawia dehnen sich die Zellen der zentralen Reihe und der umhüllenden Schichten gleichmäßig in die Länge und stehen in der fertigen Samenanlage zu 4 bis 5 übereinander (Fig. 2 u. 4).

Bei Podostemon dehnt sich stärker nur die oberste dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle, während die unteren bald im Wachstum stehen bleiben (Fig. 13). Bis zur Fertigstellung des Embryosackes resp. bis zum beendeten Größenwachstum der Samenanlage bleiben diese Zellen, deren Plasma mehr und mehr verschwindet, erhalten und lösen sich erst dann auf.

Bei Dicraea und Hydrobrium dehnt sich ausschließlich die oberste dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle sowohl der zentralen wie der umhüllenden Zellreihe (Fig. 20 und 31). Ehe aber noch das erste Längenwachstum der Samenanlage beendet ist, haben

sich die Wände dieser Zellen und der ihnen benachbarten aufgelöst (Fig. 32; Taf. XIV, Fig. 55) und die freigewordenen Protoplasten verschmelzen bald zu einer einheitlichen Protoplasmamasse (Fig. 34), in der die Zellkerne der aufgelösten Zellen enthalten sind. Sie erfüllt einen Hohlraum, der an der Seite begrenzt wird von der Cuticula des inneren Integuments, am oberen Ende von der E. M. Z. resp. der sie umgebenden Hülle, nach unten zu, also an der Chalaza, durch etwas langgestrekte Zellen mit ziemlich großen Kernen und reichlichem Protoplasma. Durch weiteres Wachstum der Samenanlage wird dieser Hohlraum in die Länge gestreckt. Dabei nimmt er bei Dicraea an Protoplasma erheblich ab und die Zellkerne werden chromatinärmer (Fig. 23), während bei Hydrobrium noch im reichlichen Protoplasma stark färbbare Kerne liegen, die sich in der Mitte des Hohlraumes zu einem Klumpen zusammenballen (Fig. 35; Taf. XIV, Fig. 60 u. 61). Oenone Imthurni und Mourera fluviatilis dürften sich nach Went's Darstellung im ganzen ebenso verhalten, wenn auch Went die Frage offen läßt, ob etwa mehrere übereinander liegende gedehnte Zellen bei der Bildung des Hohlraums mitwirken. —

Für die Teilung der E. M. Z. ist es charakteristisch, daß der fertige Embryosack kaum größer ist als die ursprüngliche E. M. Z. In allen Fällen teilt sich ihr Kern mit einer Spindel, die in der Richtung der Samenanlage steht (Taf. XI, Fig. 2 und Taf. XII, Fig. 23). Die Teilung ist eine heterotypische; nur für Lawia konnten die Chromosomenpaare mit einiger Sicherheit als 10 gezählt werden (Taf. XI, Fig. 2). Der obere der beiden sich bildenden Protoplasten verkleinert sich und rückt immer weiter an das Mikropylenende (Taf. XI, Fig. 3 und Taf. XII, Fig. 25), wo er sich schließlich zu einer Kappe umformt (Taf. XI, Fig. 4 und Taf. XII, Fig. 26). Diese ist recht umfangreich bei Lawia und späterhin von eigentümlicher Struktur. Sie ist wie von porenartigen verdünnten Stellen durchsetzt (Taf. XI, Fig. 7), die ihr auf dem Querschnitt ein zackiges Aussehen verleihen (Taf. XI, Fig. 10). Ziemlich groß ist diese Kappe noch bei Podostemon (Taf. XII, Fig. 30), etwas kleiner bei Farmeria (Taf. XIV, Fig. 63 u. 64), während sie bei Dicraea (Taf. XIII, Fig. 50) und besonders Hydrobrium (Taf. XIV, Fig. 59) ein im fertigen Embryosack noch gerade nachweisbares dunkel gefärbtes rundliches Gebilde darstellt. Oenone und Mourera verhalten sich nach Went hierin etwa wie Lawia. — In dieser Zelle kann nach Went eine weitere Kernteilung eintreten. Dementsprechend wurden bei Farmeria zwei Kappenzellen beobachtet, bei allen übrigen Arten jedoch niemals eine Kern- oder Zellteilung.

Bei allen Podostemaceen folgt eine weitere Teilung der unteren Zelle in gleicher Richtung (Taf. XI, Fig. 5, Taf. XII, Fig. 27 und Taf. XIV, Fig. 56). — Weiterhin treten nun nacheinander so viele Verschiedenheiten in den Teilungen und dem Verhalten der Kerne und Protoplasten auf, daß schließlich die fertigen Embryosäcke eigentlich für jede einzelne Art sehr charakteristisch, untereinander aber recht verschieden sind. — In dem weiteren Verhalten der beiden zuerst gebildeten Zellen steht Lawia und ebenso Oenone und Mourera im Gegensatz zu den übrigen Arten. Während bei jenen die untere Zelle sich sehr schnell verkleinert und nicht weiter teilungsfähig ist, geht sie bei den anderen Formen noch eine weitere Teilung ein. Während aber bei ersteren die obere Zelle noch zwei weitere Teilungen erfährt, teilt sie sich bei den letzteren nur noch einmal. Es wird nun der weitere Vergleich verschieden ausfallen, je nachdem man die aus dem zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. hervorgegangenen Kerne in allen Embryosäcken als identisch ansieht oder annimmt, daß die beiden Kerne in der letzteren Gruppe dem ersten weiteren Teilungsschritt des oberen Kernes der ersteren Gruppe entsprechen. — Im ersteren Falle können eigentlich nur die Glieder der ersten Gruppe unter sich verglichen werden, nämlich Lawia und die von Went untersuchten Lacideae, die sich nach ihm in dieser Beziehung alle gleich verhalten. Bei Lawia teilt sich der am Mikropylenende der Samenanlage gelegene Kern zuerst so, daß seine Spindel mehr oder weniger senkrecht zur Längsrichtung des Nuzellus steht (Taf. XI, Fig. 8 und 9). Eine Protoplastenabgrenzung findet nicht statt. Einer der Kerne wird dann weiter nach dem unteren Ende des Embryosackes hingeführt (Taf. XI, Fig. 10). Bei der folgenden zumeist gleichzeitigen Teilung dieser Kerne (Taf. XI, Fig. 11) scheinen die Kernspindeln stets mehr oder weniger senkrecht zueinander zu stehen, indem die des oberen Kernes senkrecht zur Längsachse des Embryosackes, die des unteren ihr parallel verläuft. Die so entstandenen Kerne liegen anfänglich frei im Protoplasma (Taf. XI, Fig. 12). Bei Mourera fluviatilis und vermutlich in gleicher Weise bei den übrigen von Went untersuchten Lacideae teilt sich der obere Kern stets mit einer Spindel in der Richtung der Längsachse der Samenanlage. Bei der folgenden Kernteilung stand, wie sich aus der Lage der Tochterkerne schließen läßt, gleichfalls die Spindel des oberen Kernes senkrecht zur Längsachse des Embryosackes, die untere ihr parallel. Während bei der ersten Kernteilung eine Trennung der Protoplasten nicht erfolgt, glaubt Went annehmen zu dürfen, daß beim zweiten Teilungsschritt der Kernteilung unmittelbar eine Teilung der

Protoplasten folgt. In dem nunmehr fertigen Embryosack liegen daher zwei Protoplasten nebeneinander an der Mikropyle und zwei darunter hintereinander gelagert. Von ihnen ist der obere ziemlich groß, der untere sehr klein mit kleinem Zellkern und enthält außerdem noch den letzten Rest des degenerierten Kernes vom zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. — Bei Lawia hingegen rücken von den vier anfänglich frei im Protoplasma liegenden Zellkernen drei an das Mikropylenende und erst jetzt findet eine Protoplastensonderung statt (Taf. XI, Fig. 13). Unterhalb der drei an der Mikropyle gelegenen Zellen liegt eine große vierte Zelle, welche außer einem normalen Kern gleichfalls den kleinen stark degenerierten Kern des zweiten Teilungsschrittes der E. M. Z. enthält. Zwischen dem Schicksal dieses Kernes bestehen also zwischen Lawia und den Lacideae keine Unterschiede. — Wie sich aus der weiteren Entwicklung ergibt, ist bei Lawia eine der drei am Mikropylenende gelegenen Zellen die Eizelle, so daß im Anschluß an die gewohnten Verhältnisse im normalen Embryosack die beiden anderen neben ihr liegenden Zellen als Synergiden anzusprechen sind, während der vierte der gleichen Kerntetrade angehörende Kern dann als oberer Embryosackkern zu bezeichnen wäre. — Bei den Wentschen Lacideae ist die Zelle, die unterhalb der beiden der Mikropyle anliegenden liegt, die Eizelle. So steht auch Went nicht an, diese beiden Zellen als Synergiden zu bezeichnen und dementsprechend den unter der Eizelle liegenden verkleinerten Kern als oberen Polkern anzusehen. — Sieht man dann, was zunächst liegt und auch von Went geschehen ist, den degenerierten Kern des Chalazaendes als nicht weiter geteilten Kern des Antipodenapparates an, so wird der Hauptunterschied zwischen den fertigen Embryosäcken von Lawia und der Lacideae darin liegen, daß sich das obere Ende des Embryosackes bei Lawia von dem eines normalen weder durch Bildung noch Anordnung unterscheidet, abgesehen vielleicht davon, daß eine etwas deutlichere Trennung der Protoplasten stattfindet, während bei den Lacideae sich hierin einige Abweichungen ergeben; nämlich in der Richtung der Spindel beim ersten Teilungsschritt der Kerntetrade, in der dem zweiten Teilungsschritt folgenden Protoplastenteilung, in der dadurch bedingten abweichenden Lagerung des Eikernes von dem Mikropylarende entfernt und schließlich in der starken Reduktion des darunter gelegenen oberen Polkernes. — Von der zweiten Gruppe in der Embryosackentwicklung der von uns untersuchten Arten, bei denen sich beide aus dem zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. hervorgegangenen Kerne teilen, und zwar je einmal, läßt nur Dicraea einen Vergleich mit denen der ersten Gruppe zu, wenn wir

diese Kerne als gleichwertig ansehen. — Dicraea zeigt gegenüber allen zur Untersuchung gelangten Podostemaceen die Besonderheit, daß zwischen diesen Kernen bereits eine Protoplasmateilung eintritt (Taf. XIII, Fig. 44). Bei ihr teilt sich der obere Kern genau wie bei den Lacideae mit einer der Längsrichtung des Embryosackes gleichlaufenden Spindel (Taf. XIII, Fig. 46), der aber auch hier sofort die Protoplastenteilung folgt (Taf. XIII, Fig. 47). Ohne weitere Teilung entwickelt sich aus dem unteren Kern der Eikern, während der obere, gleichfalls ungeteilt, als Synergide funktioniert (Taf. XIII, Fig. 48). — Aus der nicht mit dem oberen Kern synchron verlaufenden Teilung des kleineren unteren Kernes gehen zwei stark färbbare Kerne hervor, die sich mit getrennten Protoplasten umgeben (Taf. XIII, Fig. 50), oder wohl auch ungeteilt bleiben können.

Nach der für den „Antipodenapparat“ von Lawia und den Lacideae vorläufig gemachten Annahme wäre also der Unterschied zwischen Dicraea und ihnen der, daß der Antipodenapparat von Dicraea noch nicht ganz so weit zurückgebildet ist und noch den ersten Teilungsschritt eingeht. — Ein derartiger Vergleich unter Identifizierung des unteren, aus dem zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. hervorgegangenen Kernes mit den übrigen Arten der zweiten Gruppe ist nicht möglich, denn hier geht aus dem unteren Kern der Eikern hervor. — Große Ähnlichkeit weisen aber diese Pflanzen mit den Embryosäcken der ersten Gruppe auf, wenn wir annehmen, daß der zur Bildung des Antipodenapparates führende Teilungsschritt hier ganz unterblieben ist. Nehmen wir das an, so verhalten sich die Kernteilung und Bildung des fertigen Embryosackes bei Podostemon genau entsprechend der der Lacideae, während zwischen Hydrobrium (wahrscheinlich auch zwischen Farmeria) und Lawia insofern Ähnlichkeiten bestehen, als keine unmittelbare Protoplastenteilung der Bildung der Kerntetrade folgt (Taf. XIV, Fig. 57) und gleichzeitig der Eikern nicht direkt unter den Synergiden liegt, sondern mehr oder weniger von ihnen umschlossen wird (Taf. XIV, Fig. 65) und so der Mikropyle näher rückt. Der untere Kern verkleinert sich wie bei den Lacideae, am stärksten bei Hydrobrium (Taf. XIV, Fig. 59).

Die befruchtungsfähige Samenanlage hat bei allen Podostemaceen einen sehr ähnlichen Bau. Nur Lawia unterscheidet sich von den übrigen dadurch, daß noch zur Zeit der Befruchtung die Zellwände des Nuzellus erhalten sind (Fig. 4), während bei Podostemon sie zu dieser Zeit aufgelöst werden und bei Hydrobrium, Dicraea, Farmeria und den Lacideae der Hohlraum zwischen den inneren Integumenten schon

früher gebildet worden ist. — Da aber kurz nach der Befruchtung auch bei Lawia die Zellen sich auflösen, handelt es sich wiederum nur um eine zeitliche Verschiebung des gleichen Prozesses, der bei Lawia erst in der fertig ausgebildeten Samenanlage nach der Befruchtung, bei Hydrobrium schon vor der Teilung der E. M. Z. einsetzt. — Das Verhalten der Stärke bei der Entwicklung der Samenanlagen wurde bei unserer Untersuchung näher berücksichtigt, weil, wie wir noch sehen werden, dadurch eine ökologische Deutung des ungewöhnlichen Baues der Samenanlage erleichtert wird. Verhält sich auch die Stärke in allen untersuchten Formen sehr ähnlich, lassen sich doch gewisse Unterschiede feststellen. Allen gemeinsam ist ihre reichliche Aufspeicherung im äußeren Integument der noch jugendlichen Samenanlage, während gleichzeitig auch Plazenta und Fruchtknotenwand mit ihr erfüllt sind. Aus dieser kann sie im Laufe der weiteren Entwicklung verschwinden, so bei Lawia, wobei zuerst eine Abnahme der Stärke am oberen Ende der Fruchtknotenwand und von außen nach innen stattfindet. In anderen Fällen kann sie aber noch in der Wand des reifen Fruchtknotens enthalten sein, so z. B. bei Farmeria. Nach dem äußeren Integument füllt sich sehr bald das innere Integument. Podestemon unterscheidet sich hierin etwas von den übrigen, indem das innere Integument bis ziemlich spät nur relativ wenige und sehr kleine Stärkekörner enthält. Dafür führt anfänglich die Zentralreihe des Nuzellus reichlich Stärke und später treten auch einige Stärkekörner in den umhüllenden Zellen auf. Vereinzelt kommt sonst nur noch Stärke im Nuzellus von Lawia vor, während bei den anderen Arten der Nuzellus stets stärkefrei bleibt. — Mit sehr auffallender Regelmäßigkeit findet sich bei allen untersuchten Formen eine stärkefreie Zone am Funikulus am Ansatz an die mit Stärke vollgepfropfte Plazenta neben dem oberen knopfförmigen Teil des Nuzellus. — Eine weitere stärkefreie Zone findet sich bei Lawia anfänglich in den der Chalaza zunächst liegenden Zellen, während bei den anderen Formen dies nur die Chalazazellen selbst oder höchstens bei Farmeria noch eine benachbarte Zellschicht ist. Bei Podostemon wurde etwas Stärke in der Nuzellarhülle, und bei Farmeria Stärke im Embryosack aufgefunden. — Sehr auffällig ist bei allen Podostemaceen die Cuticularisierung der Oberhaut des inneren Integuments, die sehr früh einsetzt; sehr bald sind auch die den Grund des Nuzellus einnehmenden Chalazazellen cuticularisiert. Auch bei ihnen tritt dieser Prozeß verschieden früh ein, am frühesten wohl bei Dicraea, bei der dann die Zellwände sich noch stärker verdicken, am spätesten bei Farmeria und Lawia, erst nach der Befruch-

tung. In allen Fällen, früher oder später, wird aber der Innenraum durch cuticularisierte Schichten von den übrigen Geweben der Samenanlage getrennt und steht nur noch mit dem Embryosack in Zusammenhang. Bei Lawia wird er anfänglich auch gegen diesen dadurch nach oben abgeschlossen, daß das innere Integument ziemlich dicht gegeneinander wächst und sich an dieser verengten Stelle noch verdickt. — Bei Farmeria enthalten die inneren Zellschichten des inneren Integuments große Schleimmassen. Auch bei den anderen Podostemaceen zeichnet sich das Protoplasma dieser Zellen durch stärkere Färbbarkeit aus. — Die Befruchtung konnte ich nur bei Lawia eingehender verfolgen. Überall scheint sich aber der Inhalt des Pollenschlauches zuerst in eine Zelle (Synergide) zu ergießen, die dann degeneriert. Ein männlicher Kern verschmilzt mit dem Eikern, der zweite bei Lawia mit dem unteren Kern des Embryosackes, der aus der Verschmelzung des kleineren degenerierten Kernes und des Embryosackkernes entstanden ist. Bei den übrigen konnte der zweite männliche Kern nicht aufgefunden werden. — Auch bei Mourera fluviatilis glaubt Went zwei generative und einen vegetativen Kern im Pollenschlauch feststellen zu können, die sich in eine der Synergiden ergießen. Nur ein generativer Kern dringt dann in das amöboide Fortsätze aussendende Ei. Ich habe solche Formveränderungen nicht beobachten können, indes liegt der Gedanke an Schrumpfungen im Fixierungsmittel nahe — Die befruchtete Eizelle zerdrückt bei ihrem Wachstum die übrigen Zellen des Embryosackes, ebenso wie die der Nuzellarhülle. Sie scheidet nach unten eine Zelle ab, aus der durch weitere Teilungen Embryoträger und Embryokugel entstehen. In der oberen Zelle findet schließlich eine Kernteilung statt, der eine Zellteilung nicht folgt. Die zweikernige Zelle, die bei allen Formen in gleicher Weise aufgefunden werden konnte, entsendet Fortsätze in den Funikulus und in das äußere Integument nnd funktioniert so augenscheinlich als Haustorium (Taf. XIII, Fig. 54). Der wachsende Embryo füllt die ganze vorgebildete Höhlung aus. Die Samenschale bildet sich aus den verdickten Zellen des inneren Integuments, während aus den äußeren Zellen des äußeren Integuments eine Schleimschicht gebildet wird. Nach Goebel erfolgt die Samenreife sehr rasch, nach Willis kaum 10 Tage nach der Anthese. Die reife Frucht ist nicht größer wie der Fruchtknoten, die Samen selbst kaum größer wie die reife Samenanlage.

II. Ökologische Deutung.

Man könnte sich nun vielleicht damit begnügen, die geschilderten Besonderheiten in der Embryonalentwicklung der Podostemaceen, ihre

Abweichungen von dem normalen Bau der Angiospermen-Samenanlage und wiederum die aufgefundenen Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Arten als Tatsachen hinzunehmen, deren Bedeutung nicht weiter feststellbar. Oder man könnte vielleicht noch an eine korrelative Beziehung zwischen der starken Reduktion des vegetativen Aufbaues und einer Reduktion in der generativen Sphäre denken. —

Dennoch schien es untersuchenswert, ob nicht diese Besonderheiten in gleicher Weise wie die des vegetativen Aufbaues als zweckentsprechende Anpassungen an die extremen Lebensbedingungen der Podostemaceen auzusehen sind. — Denn Befruchtung und Samenentwicklung verläuft unter Umständen, die nicht weniger von den normalen Lebensbedingungen abweichen, wie die der vegetativen Organe, allerdings in gerade entgegengesetzter Richtung. Die ganze Pflanze ist während ihres vegetativen Lebens stets von Wasser bedeckt. Ihr Bau ist dementsprechend auch der für Wasserpflanzen typische. Der völlige Mangel an Spaltöffnungen korrespondiert mit einer weitgehenden Reduktion des Leitungssystems. — Diese dem Leben im feuchten Medium angepaßte Pflanze wird nun beim Sinken des Wassers oft fast plötzlich der größten Trockenheit ausgesetzt. Schon in kurzer Zeit müssen die dem nackten Felsen anhaftenden Thallome, wenn auch vielfach mit dicken Zellwänden versehen, unter der Hitzewirkung der tropischen Sonne ausdörren. Zu dieser Zeit ist aber die Blüte eben erst entfaltet und jetzt erst findet die Befruchtung statt. — Die Samenentwicklung ist also die eines extremen Xerophyten. Etwas früher oder später, jedenfalls sehr bald, vermag der vegetative Teil kein Wasser und damit auch keine Nährstoffe mehr zu liefern. — Im Blütenstiel scheint außerdem für die Wasserleitung wenig Vorsorge getroffen zu sein. Denn wie schon Cario für Tristicha zeigt, werden die im Knospenzustand vorhandenen Gefäßanlagen bei der Streckung schnell zerstört. Es entsteht dort ein Interzellularraum, in dem dann die Reste der Gefäße, wie Willis (vgl. Taf. IX) richtig angibt, ähnlich wie im Interzellularraum des Maisgefäßbündels liegen. Auch Goebel I sah diese Interzellularen mit Luft gefüllt. — Nur spärliche Gefäßbündel verlaufen auch in der Plazenta, die nach der Samenanlage zu keine Auszweigungen besitzen, geschweige denn, daß sich Gefäßbündel, wie es sonst häufig der Fall ist, durch den Funikulus bis zur Chalazagegend hinzögen — Die Embryoentwicklung wird also nur dann ermöglicht sein, wenn erstens alle Nährstoffe, besonders auch Wasser dem sich entwickelnden Embryo lokal zur Verfügung stehen und er zweitens gegen Vertrocknung geschützt ist resp. die Gefahr der Vertrocknung durch sehr schnelle Reifung herabgesetzt

wird. — Wir wollen sehen, ob diesen Voraussetzungen durch den Bau der Samenanlage entsprochen wird. —

Ihre auffälligste Unregelmäßigkeit ist zweifellos der Hohlraum, welcher sich früher oder später unterhalb des E. S. durch Auflösung des Nuzellargewebes bildet und in den der Embryo kurz nach der Befruchtung hineinwächst. Zu dieser Zeit ist bei allen Podostemaceen der Hohlraum mit Flüssigkeit erfüllt und enthält keine oder kaum nennenswerte Reste von Protoplasma und Kernen. Von dem benachbarten Gewebe ist er völlig abgeschlossen, denn er wird begrenzt von den stark kutinisierten Innenwänden des inneren Integuments und durch die verkorkten Zellen an der Chalaza. Nur nach der Seite des sich entwickelnden Embryos ist er geöffnet. So stellt er für ihn ein ideales Wasserreservoir dar. Er scheint noch speziell gegen Wasserverlust dadurch geschützt zu sein, daß die benachbarten Zellen des inneren Integuments bei Farmeria deutlich Schleim enthalten, während die eigentümliche Farbstoffspeicherung dieser Zellen auch bei den anderen Arten auf eine Verschleimung des Protoplasmas hindeutet. — Die bei der Bildung des Hohlraumes auftretenden Verschiedenheiten dürften im Zusammenhang mit den übrigen Unterschieden in der Samenanlagenentwicklung gleichfalls vikologisch verständlich zu machen sein. Wie sich aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte ergab, findet die Bildung des Hohlraumes zu verschiedenen Zeiten der Embryonalentwicklung statt. Am spätesten bei Lawia, nämlich erst nach der Befruchtung. Hier werden die großen wasserspeichernden Zellen des Nuzellus anfänglich auch nach der Seite des Embryos hin durch Zusammenschließen der verkorkten Wände des inneren Integuments geschützt (Fig. 7). Dies dürfte im Zusammenhang stehen mit der frühzeitigen Auflösung der Nuzellarkappe des Embryosackes. Bei Podostemon wird der Nuzellus nicht mehr durch viele Zellteilungen gekammert und seine Auflösung erfolgt schon zur Zeit der Fertigstellung des E. S., noch früher bei Dicraea und Hydrobrium und wohl auch bei Farmeria und den Lacideae nach Went. Damit Hand in Hand geht die immer frühzeitigere Ausbildung der umschließenden Integumente. Bei dieser vor der Fertigstellung des Embryosackes stattfindenden Auflösung der Nuzellarzellen fallen nun Plasma und Zellkerne nicht sogleich der Auflösung anheim, sondern bleiben wie bei Dicraea bis zur Befruchtungszeit erhalten oder können sogar im extremen Fall, wie bei Hydrobrium, zu dieser Zeit noch zu einem Klumpen geballt im ziemlich dichten Plasma eingebettet liegen. Zum Verständnis dieser verschiedenen Modifikationen werden wir die Versorgung des sich entwickelnden Embryosackes mit Nährstoffen zu

untersuchen haben. — Im Normalfalle wird bei den Angiospermen der sich entwickelnde Embryosack durch den Nucellus von der Chalazaseite her ernährt. Bei Lawia läßt sich ein Gleiches aus der Verteilung der Stärke schließen. Während das äußere Integument mit großkörniger Stärke vollgepropft ist, fehlt sie oder tritt in Form der für Wanderstärke charakteristischen kleinen Stärkekörner in den für Nährstoffleitung wohl geeigneten langgestreckten Zellen des Nuzellus und rings um ihre Ansatzstellen an der Chalaza auf. Dennoch scheint nicht ausschließlich auf diese Weise die Ernährung zu erfolgen, denn unmittelbar neben dem sich entwickelnden Embryosack findet sich im Funikulus eine stärkefreie plasmareiche Zone, die auf einen Stoffverbrauch an dieser Stelle hinweist. Nur noch von hier aus erfolgt die Ernährung, wenn die Nuzellarzellen zu wasserspeichernden Zellen angeschwollen sind und durch die Verkorkung der Chalazaregion von dem Stoffaustausch mit den umgebenden Zellen abgeschnitten sind. Bei Podostemon ist die Ernährung durch den Nuzellus noch weiter beschränkt. Hier zeigt die große Mittelzellreihe des Nuzellus durch ihren hohen Stärkegehalt, daß sie für die Fortleitung der Kohlenhydrate weniger in Betracht kommt, ebenso sind auch schon die der Chalaza zunächst liegenden Zellen mit Stärke vollgepfropft, also nicht mehr an ihrer Fortleitung beteiligt. Da auch die Auflösung der Nuzellarzellen und der Abschluß der gebildeten Höhlung durch Cuticularisierung der Chalazaregion bald erfolgt, wird schon sehr früh der Hauptstrom der Ernährung durch die stärkefreie Stelle des Funikulus geleitet. — Wenn sich bei Dicraea und Hydrobrium schon in einer sehr frühen Entwicklungsstufe der Nuzellus auflöst, kann es nicht wundernehmen, daß der sich bildende Embryosack auch noch von der Höhlung her eine gewisse Nahrungszufuhr erfährt. Unzweifelhaft werden vom Embryosack die in ihrem Protoplasma und Kernen aufgespeicherten Stoffe verwendet. So kommt dann im ersten Anfang der Embryoentwicklung zu der Hauptfunktion der Wasserspeicherung mehr als Nebenfunktion die der Nährstoffspeicherung hinzu. — Noch einen Schritt weiter ist wohl die Entwicklung bei Farmeria gegangen, indem hier durch den ziemlich lange mit den Kernen der aufgelösten Zellen erfüllten Hohlraum auch die Leitung der Kohlenhydrate erfolgen dürfte. Das läßt sich wenigstens mit einiger Sicherheit aus dem Fehlen der Stärke an der Chalazaregion und dem langen Ausbleiben ihrer Verkorkung schließen. — Die Wasserspeicherung kann aber für Farmeria auch nicht die gleiche Bedeutung wie für alle übrigen untersuchten Podostemaceen besitzen, da Farmeria einerseits ausschließlich an schattigen Stellen vorkommt, andererseits die in der

Spatha eingeschlossenen Fruchtknoten einen viel stärkeren Transpirationsschutz genießen. — Im engsten Zusammenhang mit diesen Aufgaben des Hohlraums läßt auch die weitere Besonderheit der Podostemaceensamenanlage, nämlich die starke Reduktion in der Embryosackausbildung, ebenso wie die dabei auftretenden Modifikationen der einzelnen Arten eine ökologische Ausdeutung zu.

Die Rückbildung des Embryosackes gegenüber der normalen Angiospermensamenanlage erstreckt sich, ganz allgemein gesprochen, hauptsächlich auf den Antipodenapparat. Bei Lawia und den Lacideae unterbleibt die gewohnte Vierteilung des Kernes am Chalazaende des Embryosackes und dieser Kern degeneriert bald. Bei den übrigen Arten wird er überhaupt nicht mehr gebildet — Alle Untersuchungen, die sich mit der physiologischen Bedeutung des normalen Antipodenapparates befassen, scheinen darin übereinzustimmen, daß ihnen bei der primären Ernährung des Embryoapparates resp. des befruchteten Eies große Bedeutung zukommt. Es mag dahingestellt bleiben, ob es sich dabei im einzelnen um die Verarbeitung und Umwandlung der dem Embryosack zugeführten Stoffe oder unter Umständen um die Auflösung und Resorption des Nuzellus oder um eine spezielle Ausbildung und Wirkung als Haustorienzelle handelt. Auch ändert es an der ernährungsphysiologischen Bedeutung nichts, wenn, worauf Huss Wert legt, die oft enorme Größenentwicklung der Antipoden entwicklungsmechanisch durch ihre Lage oberhalb der Zuleitungsbahn des Embryosackes zu erklären ist. Denn schon in den ersten Stadien der Embryoentwicklung werden auch sie aufgelöst und ihr reicher protoplasmatischer Inhalt dient dem Embryosack als Nahrung. Die entwicklungsmechanische Deutung schließt keineswegs die ernährungsphysiologische aus. — Wenn nun bei den Podostemaceen die Ausbildung des Antipodenapparates sehr reduziert ist oder ganz nnterbleibt, so scheint daraus zu folgen, daß für ihn eine ernährungsphysiologische Aufgabe nicht mehr vorhanden ist. Dies steht mit der angenommenen Hauptfunktion des Hohlraumes als Wasserspeicher in bester Übereinstimmung. Eine Nahrungszufuhr zur Zeit der Befruchtung von der Chalazaseite kann nicht mehr erfolgen und die Ausbildung des Antipodenapparates daher unterbleiben. — Im einzelnen ergeben sich aber sogar noch weitergehende Beziehungen zwischen der Ausbildung des Embryosackes und des Nuzellarhohlraum. — Bei Lawia, wo der bis nach der Befruchtung erhaltene Nuzellus noch die größte Übereinstimmung mit der normalen Angiospermenanlage zeigt, bleibt der eine Antipodalkern bis zur Vierkernbildung des Eiapparates an der Chalaza erhalten (Taf. XI, Fig. 11). Er degeneriert

erst bei der Umformung des Nuzellus zum typischen Wassergewebe (Taf. XI, Fig. 12) und, indem er mit dem oberen Polkern und dem zweiten generativen Kern bei der Befruchtung verschmilzt, dient er als ganz rudimentäres Endosperm dem Embryo mit als erste Nahrung (Taf. XI, Fig. 15). Noch früher scheint er bei den Lacideae nach Went zu verschwinden. Wissen wir auch hier nichts Genaueres über die Entstehung des Hohlraumes, wird er jedenfalls früher wie bei Lawia gebildet. — Bei Podostemon, wo nur anfangs eine ganz geringe Nahrungszufuhr durch den Nuzellus erfolgt und zur Zeit der Befruchtung ein fast inhaltsleerer nuzellarer Hohlraum vorhanden ist, wird ein Antipodenapparat überhaupt nicht mehr gebildet. Aber auch der unmittelbar an dem Hohlraum liegende Polkern ist wenig entwickelt (Taf. XII, Fig. 30) und degeneriert sehr bald (Taf. XII, Fig. 32), wie es auch Went für den Polkern der Lacideae angibt. — Gut ausgebildet ist hingegen der Polkern bei Farmeria, da hier neben der Wasserspeicherung auch wieder eine geringe Ernährung des Embryo durch den Hohlraum hindurch erfolgen dürfte. — Sehr eigentümlich ist, wie wir sahen, der Embryosack bei Dicraea ausgebildet. Hier liegen von den vier Zellen des reifen Embryosackes zwei Protoplasten mit kleinen, stark chromatinhaltigen Kernen unmittelbar dem Nuzellarhohlraum an (Taf. XIII, Fig. 48 u. 50). So ähneln sie in ihrer Lage und Aussehen den Antipoden des normalen Embryosackes und es dürfte ihnen in der Tat eine entsprechende Funktion zuzuschreiben sein. Denn der sehr früh gebildete nuzellare Hohlraum enthält anfänglich reiches Protoplasma und Zellkerne, die unter Mitwirkung dieser antipodenartigen Kerne zur Ernährung des Eies mit verwendet werden.

Anfänglich reichlich Protoplasma enthält auch der Nuzellarhohlraum bei Hydrobrium, dennoch ist hier der Polkern nur ziemlich rudimentär entwickelt. Dafür finden wir aber ein ungewohntes Verhalten der Kerne der Zellen, die zur Bildung des Hohlraumes aufgelöst werden. Sie besitzen starken Chromatingehalt und treten zu einem dichten Klumpen in der Mitte des Hohlraumes zusammen, wo sie bis nach der Befruchtung erhalten bleiben. Somit liegt es nahe, ihnen die Funktion zuzuschreiben, bei der Ernährung des Eies und auch noch des ganz jugendlichen Embryos mitzuwirken. Da sie somit Antipodenfunktion haben, ist es angängig von ihnen als „Ersatzantipoden“ zu sprechen (Wettstein), wobei aber nicht die Hauptfunktion des Hohlraumes als Wasserspeicher vergessen werden darf. —

Die Reduktion des Embryosackes wird noch weiter verständlich, wenn die Notwendigkeit der schnellen Embryoentwicklung mit berücksichtigt wird. In einer normalen Angiospermensamenanlage verläuft die Entwicklung

so, daß der Embryosack in den sich auflösenden Nuzellus hineinwächst und sich der Embryo in ihm fast stets unter Vermittlung des Endosperms ernährt. Zweifellos ist nun mit der Ausschaltung des Endosperms resp. des ganzen Embryosackes und seiner vermittelnden Tätigkeit ein Zeitgewinn gegeben. Ein solcher Zeitgewinn ist besonders deutlich in dem Fall, wo gleich Anfangs, wie bei Hydrobrium im Hohlraum reichlich Protoplasma vorhanden ist. Hier können schon die „Ersatzantipoden" in Tätigkeit treten zu einer Zeit, wo erst die Teilungen in der Makrospore einsetzen. Indem so die Eizelle mehr oder weniger direkt vom Sporophyten ernährt wird, haben wir bei dem Podostemaceen, wenn man so will, die Endentwicklung des Phanerogamenstammes. Während in seinem Beginn die Ernährung im Archegonium durch die Vermittlung des wohlentwickelten Prothalliums erfolgt, wird dieses immer weiter reduziert, bis in der Angiospermensamenanlage die Ernährung durch die freien Zellen der Antipoden und des nach der Befruchtung sich entwickelnden Endosperms erfolgt. Bei den Podostemaceen werden Embryosack und Antipoden ausgeschaltet und das Ei sogleich nach seiner Bildung durch den Sporophyten ernährt. — Dieser direkten Ernährung ist auch die weitere Eigentümlichkeit der Podostemaceensamenanlage dienstbar, das Heraustreten des die Makrospore enthaltenden knopfförmigen Nuzellarteiles aus dem inneren Integument. Denn hierdurch wird sie in unmittelbare Berührung mit dem Funikulus gebracht, durch den, wie wir sahen, die Haupternährung erfolgen muß. — Unmittelbar nach der Befruchtung wird dann die obere Zelle des jugendlichen Embryo zu einer typischen Haustorialzelle. Ihr reicher Protoplasmagehalt und die Vermehrung der Kernsubstanz durch eine Kernteilung, der eine Wandbildung nicht folgt, ist die charakteristische Struktur nahrungsvermittelnder Zellen. Es mag hierfür nur auf die häufig zwei Kerne enthaltenden Tapetenzellen der Antheren oder auf die zwei Kerne in den Suspensoren der Leguminosenembryonen (Guignard I) oder auf die vieler Antipoden hingewiesen werden. Die bald entstehenden zahlreichen fadenförmigen Auswüchse durchwachsen das ganze äußere Integument und den Funikulus. Auch durch diese „Embryonalhaustorien" vermag ohne Vermittlung des Embryosackes der Embryo direkt dem Sporophyt seine Nahrung zu entnehmen. — Für diese direkte Ernährung steht in der in allen Blütenteilen und besonders in der dicken Plazenta aufgespeicherten Stärke reichliches Material zur Verfügung. Schon Willis weist darauf hin, daß „to this is to be ascribed the very great rapidity with wich the plant is able to open its flowers and to ripe its seeds".

Aus unserer Erörterung dürfte unzweifelhaft folgen, daß sich wohl alle aufgefundenen Besonderheiten der Podostemaceensamenanlage unter dem Gesichtspunkt zweckentsprechender Anpassung an eine möglichst beschleunigte Samenentwicklung unter xerophytischen Lebensbedingungen verstehen lassen. — Übrigens dürften auch die für viele Podostemaceen charakteristischen zu zweien vereinten Pollenkörner als Anpassungen an diese extremen Bedingungen aufzufassen sein. — Da ihre Trennungswände stark getüpfelt sind und häufig nur ein Korn keimt, kann das Nahrungsmaterial des anderen, besonders aber sein Wassergehalt, mit bei dem Auskeimen in der ausdörrenden Sonne Verwendung finden. — Mag nun auch vielleicht bei Nachuntersuchungen am lebenden Material die eine oder andere Einzelheit in der ökologischen Ausdeutung der Samenanlage sich verschieben, kann doch als nachgewiesen gelten, daß der bekannten Organisation der vegetativen Sphäre der Podostemaceen, die mit den extremen Standortsbedingungen im Einklang steht, eine gleich zweckentsprechende Organisation der generativen Sphäre an die Seite zu stellen ist; und es kann ganz allgemein gefolgert werden, daß die generative Sphäre, falls die Lebensbedingungen es mit sich bringen, in nicht geringerem Grade veränderungsfähig ist, wie die vegetative, daß, mit anderen Worten, der von Nägeli geprägte scharfe Unterschied zwischen Organisations- und Anpassungsmerkmale der Organismen zu verschwimmen beginnt. Gewiß mag hinzukommen, daß auch in gewissem Sinne für die generative Sphäre Geltung hat, was Goebel von der vegetativen der Podostemaceen sagt: „Daß die große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Vegetationskörper nicht auf eine Anpassung sich zurückführen läßt, sondern darauf, daß an einem pflanzliche Mitbewerber und viele tierische Feinde ausschließenden Standort die durch den „Gestaltungstrieb“ entstandenen Formen sich größtenteils erhalten konnten.“ Dennoch geht Went viel zu weit, wenn er in Ablehnung des von Wettstein gebrauchten Ausdruckes „Ersatzantipode“ jede teleologische Ausdeutung der Podostemaceensamenanlage verwirft und meint: „Die einzig mögliche Erklärung im naturhistorischen Sinne muß eine kausalmechanische sein.“

Die Berechtigung anatomische Verhältnisse unter ihrer ökologischen resp. physiologischen Bedeutung für den Gesamtorganismus dem Verständnis näher zu bringen, dürfte kaum zu bestreiten sein, aber auch ebensowenig durch Vergleich, wie wir es taten, innerhalb einer Verwandtschaftsreihe die Stufen ihrer Entwicklung zu verfolgen. Damit ist natürlich nach keiner Richtung hin ausgesagt, durch welche Faktoren

diese Entwicklung ermöglicht wird und sicherlich kann unter Umständen, wie Went an einer anderen Stelle sagt „eine nützliche Eigenschaft gerade so gut ganz unabhängig von irgendeinem Vorteil für die Pflanze entstanden sein und dieser erst nachher in irgendeiner Weise genützt haben". Aber selbst in diesem Falle ist es durchaus berechtigt, diesen Nutzen klar für die Pflanze hervorzuheben, denn nur dieser Vorteil ermöglicht vielleicht unter den gegebenen Bedingungen ihre Existenz. Ich würde nicht anstehen, dem wissenschaftlichen Sprachgebrauch folgend, diese vorteilhafte Organisation als „Anpassungsmerkmal" zu bezeichnen. Denn als Anpassungsmerkmal ist zu bezeichnen das „Angepaßtsein" der Ökologismus im Sinne Detto's und es wird damit nichts darüber ausgesagt, wie er zustande gekommen ist, über seine „Ökogenese." Ebensowenig natürlich ein Vergleich der Ökologismen und der Feststellung der wahrscheinlichen Stufen ihrer Entwicklung irgendetwas über die Art, in welcher die „Ökogonese" zustande gekommen ist, aussagt. Damit wird die Berechtigung einer kausal-mechanischen Betrachtungsweise nicht geläugnet und es ist z. B. Went's Hinweis beachtenswert, daß in der Organisation der Podostemaceen die Tendenz zur Bildung lysigen entstehender Hohlräume gegeben ist. Das mag in der Tat die Entstehung der Ökologie der Samenanlage erleichtert haben. Widersprechen möchte ich aber, wenn er meint, „vielleicht wird sich also eine Erklärung finden lassen, wenn man die letztere Eigenschaft als gegeben nimmt und jetzt die lokalen Bedingungen in der Samenanlage in ihren Folgen auf die dort gelegenen Zellen studiert" oder wenn er sagt, daß „die Einflüsse, welche bedingen, daß der Embryosack unter gewöhnlichem Verhalten zu einem so großen sackartigen Gebilde wird, hier auf andere Zellen wirken". Warum vergrößert sich der Embryosack nicht, wie so sehr häufig, in den sich auflösenden Nuzellus hinein? Warum ist er so weitgehend anders gebildet und was bedeuten alle seine Modifikationen? Alles Fragen, die nicht der kausal-mechanischen aber wohl der ökologischen oder, wie sie Haberlandt nennt, der physiologisch-anatomischen Betrachtungsweise zugänglich sind.

III. Morphologische Deutung.

Die Samenanlagen der Podostemaceen unterscheiden sich in ihrer allgemeinen Ausbildung ebenso wie in ihren Besonderheiten wesentlich von den übrigen Angiospermen-Samenanlagen. Scheint so auch ihr Bau, den wir ökologisch verständlich machen konnten, im ersten Augenblick recht isoliert zu stehen, muß doch der Versuch unternommen werden, ihn zu der gewohnten Morphologie der Angiospermen-Samen-

anlage in Beziehung zu bringen. Auf diese Weise wird sich feststellen lassen, inwieweit wirklich die Samenanlage der Podostemaceen neuartige Bildungen enthält oder nur durch geringe Umformung die bekannten Merkmale der Angiospermen-Samenanlage ihren Zwecken dienstbar macht.

Als ökologisch äußerst wichtig wurde die Umhüllung der Nuzellarhöhle durch eine vom Wasser nur schwer passierbare Hülle angesehen. Sie kommt durch die Cuticularisierung des inneren Integuments und der Verkorkung der Chalazaregion zustande. — Daß das innere Integument schon frühzeitig eine starke Cuticula besitzt, wird von Ikeda für die Liliacaee Tricyrtis hirta und von Juel für Saxifraga granulata berichtet. Ein weiterer Fall scheint in der Literatur nicht beschrieben zu sein [1]), abgesehen von den gleich näher zu besprechenden Scrophulariaceen. Ist nun eine solche frühe Umhüllung des Nuzellus mit einer cuticularisierten Haut in der normalen Samenanlage wirklich so selten? Daß sie bisher bei der Darstellung der Samenanlage meist nicht erwähnt wurde, könnte einen guten Grund haben. Man ist ohne weiteres von der Ansicht ausgegangen, daß eine solche Cuticula immer nur die erste Andeutung für die Ausbildung der Samentegumente darstellt, also auch hierin „der Bau der Samenanlage mit dem fertigen Samen in Beziehung steht“. Da nun die Bedeutung der Samentegumente in der Ökologie des reifen Samens gesehen werden muß, in seiner Verbreitung, seiner Ruheperiode oder Keimung, wurden die sehr frühzeitig während der Embryonalentwicklung auftretenden Zellhautmodifikationen, besonders Cuticularbildungen, vernachlässigt. Nach ihrer ganzen Anordnung müssen sie aber für Embryosack und wachsenden Embryo von größter Bedeutung sein. Dabei kommt es dann erst in zweiter Linie darauf an, ob die Cuticula ausschließlich hierzu dient, oder, wie in vielen Fällen, späterhin bei der Ausbildung der Samenanlage mitwirkt. — Für die physiologische Wirkung ist es bedeutungslos, ob diese verkorkte, den Embryosack einhüllende Haut an den Integumenten gebildet wird oder außen am Nuzellus oder gar in seinem Innern. In der Tat wird für die Crassulaceen von Rombach die sehr frühzeitige Umhüllung des Nuzellus von einem dickwandigen und bleibenden, später stark lichtbrechenden Häutchen beschrieben. Diese ist, wie ich feststellen konnte, gleichfalls eine stark cuticularisierte Haut. — Obgleich nun diese Bildungen eine eingehendere monographische Behandlung erforden, mag im Vergleich zu den Podostemaceen auf einige typische

---

1) Auch die eingehende Zusammenstellung von Coulter und Chamberlain erwähnt nur Tricyrtis.

Fälle hingewiesen sein. Ein sehr auffälliges Beispiel bietet die die Innenseite des inneren Integuments bedeckende Cuticula bei den Cruziferen (Raphanus, Arabis). Sie ist schon sehr früh stark verdickt rings um den Nuzellus, der späterhin von dem wachsenden Embryosack erfüllt wird. Sie ist hingegen sehr dünn an der Nuzellusspitze, wo sich der junge Embryosack und bald die große Suspensorzelle befindet, die als Haustorium zu betrachten ist. Dies Verhalten ähnelt den Podostemaceen, bei denen der junge Embryosack und später die Haustorialzelle nicht von Cuticula umgeben sind, während der sich entwickelnde Embryo in die von dicker Cuticula umgebene Höhle hineingeführt wird. — Schon sehr früh mit Cuticula bedeckt ist die Innenseite des inneren Integuments bei vielen anderen Choripetalen, so bei Violaceen (Viola cornuta), Malvaceen (Lavatera), Leguminosen (Phaseolus), Geraniaceen (Pelargonium, Erodium), Saxifragaceen (Sedum maximum). Unter den Monokotylen mit gleichem Verhalten seien die Alismaceen (Butomus) erwähnt. Bei den Oxalideen ist die Innenseite des äußeren Integuments, wie auch Billings angibt, schon früh kutinisiert und umschließt sackartig den Nuzellus und das innere Integument, dessen Cuticula sehr dünn bleibt. Bei den Ranunculaceen (Delphinium consolida und Clematis) ist der Nuzellus sehr früh von einer dicken Cuticula umschlossen, die aber der Außenhaut des Nuzellus angehört. Osterwalder ist diese Cuticula auch bei Aconitum aufgefallen und Huss irrt, wenn er meint, daß dies selbstverständlich wäre und dafür Haberlandt anführt, der sagt, daß die Cuticula, aus der äußersten cutinreichsten Membranlamelle bestehend, als dünnes ununterbrochenes Häutchen die ganze Außenfläche der Epidermis überzieht und niemals fehlt. Die den Nuzellus der Ranunculaceen überziehende Cuticula ebenso wie die übrigen hier beschriebenen Cuticularbildungen heben sich stets von den übrigen Außenwänden der Samenanlagen in ihrer Ausbildung aufs schärfste ab. — Die Herkunft der den Embryosack an der Mikropyle umhüllenden Cuticula bei den Umbelliferen (Foeniculum capillaceum) soll vorläufig dahingestellt bleiben. — Für das einzige meist dicke Integument der Sympetalen ist eine besondere Ausbildung der Innenepidermis, die nach der frühzeitigen Auflösung des Nuzellargewebes meist direkt an den Embryosack anstößt, vielfach beschrieben worden. Besonders die eingehenden Arbeiten der Schüler Goebel's haben über ihre tafelartigen, plasmareichen Zellen, auch Tapeten genannt, berichtet, die von Goebel als „Epithel" bezeichnet werden. Dies Epithel ist nicht auf die Sympetalen beschränkt, sondern tritt auch bei einigen Choripetalen, wie Geraniaceen und Linaceen, auf. Bei den Scrophulariaceen

Digitalis, Linaria und Scrophularia hatte aber schon Balicka-Iwanowska erwähnt, daß der Embryosack von einer Cuticula bedeckt ist, die die Mikropyle, wo auch die Tapete nicht mehr gebildet wird, frei läßt. Schmid stellt dann die Verbreitung dieser Cuticula bei allen Scrophulariaceen fest und ihre Ausbildung in sehr jugendlichen Entwicklungsstadien. Sie erfährt noch eine spezielle Bestätigung für Euphrasia durch Wurdinger. — Bei allen übrigen untersuchten epithelbesitzenden Sympetalen wird aber die Cuticula weder von Balicka-Iwanowska, noch von Billings in ihren sonst so gründlichen Untersuchungen erwähnt, ebensowenig, soweit ich sehe, in den anderen die Embryologie dieser Familien behandelnden Arbeiten, von denen nur als neueste die über die Kompositen von Lavialle angeführt sein mag. — In allen von mir untersuchten Fällen ist das Epithel schon sehr früh von einer oft dicken Cuticula bedeckt. Als sehr demonstratives Beispiel sei auf die Campanulaceen hingewiesen (Campanula rotundifolia), wo in Schwefelsäure die schlauchförmige, den ganzen Embryosack umgebende Cuticula sich scharf abhebt und nur nach der Mikropyle zu an Dicke abnimmt. Eine sehr deutliche Cuticula an der Integumentinnenwand besitzen weiter die Dipsaceen (Scabiosa), Compositen (Chrysanthemum indicum, Achillea ptarmica), Plumbaginaceen (Armeria), Globulariaceen (Globularia cordifolia). In allen Fällen ist nur der eigentliche Embryosack umgeben, während etwa vorhandene Haustorien stets von der dicken Haut frei bleiben. Diese Beispiele zeigen zur Genüge, daß die frühzeitige Ausbildung einer Cuticularhülle um den Nuzellus resp. Embryosack eine weit verbreitete Erscheinung bei den Angiospermen ist. Wenn also diese Cuticula, die als physiologische Einheit vielleicht einen eigenen Namen, etwa Embryodermis, verdient, keine Besonderheit der Podostemaceen-Samenanlage darstellt, dürfte auch eine scharfe Grenze zwischen ihren Funktionen nicht zu ziehen sein. Können auch die Einzelheiten ihrer Bedeutung in der normalen Angiospermen-Samenanlage hier nicht untersucht werden, dürften sie doch im allgemeinen die gleichen sein, wie sie sonst die im Innern von Geweben auftretenden verkorkten Schichten besitzen, nämlich gegenüber der gewöhnlichen Zellulose, neben größerem mechanischem Widerstand, besonders eine Stoffe schwer passierbare Scheide zu bilden. Nehmen wir dies als gegeben an, so liegt die Deutung nahe. Es sollen die dem Embryosack zugeleiteten und dort besonders im Endosperm verarbeiteten Nährstoffe von der Abwanderung in die umhüllenden Teile der Samenanlage geschützt werden, ganz ebenso wie bei den Podostemaceen hauptsächlich der wichtigste Nährstoff, das Wasser, geschützt wird.

Da nun vielfach die Cuticula die Außenwand des „Epithels“ ist, wird noch ganz kurz auf dessen Bedeutung einzugehen sein. Balicka-Iwanowska weist ihm eine fermentative Tätigkeit zu, indem es einerseits dazu dienen soll, das zur Ernährung der wachsenden Makrospore verwendete Gewebe einzuschmelzen, andererseits Baustoffe in sie überzuführen. „Elles entourent les parties en voi d'accroissement rapide ayant par consequent besoin d'une nutrition active.“ Billings und Goebel II schließen sich dieser Meinung an, wenn auch letzterer hervorhebt, daß diese Funktion bisher nur aus äußerlichen Betrachtungen erschlossen werden kann. Guignard legt auf die verdauende Bedeutung Wert. Ed. Schmid, indem er sich auf das Vorkommen der Cuticula bei den Scrophulariaceen stützt, meint, daß eine solche Cuticularisierung nur eine Hemmung ihrer vermeintlichen Funktion als eine die Makrospore ernährende Schicht sein würde. Er kann daher in der besonderen Gestaltung der Tapetenschicht keine ernährungsphysiologische Bedeutung weder zum Embryosack noch zum Endosperm erblicken. Andererseits glaubt er aber auch, die verdauende Tätigkeit des Tapetums ablehnen zu müssen, er betrachtet es vielmehr als embryonales Gewebe, mit ausgeprägt interkalarem Wachstum, das geeignet ist, dem Wachstum der Samenanlage zu folgen. Die meist dicke Cuticula der Scrophulariaceen führt Schmid dazu, auf die von Hegelmaier für das Kompositenepithel geäußerte Ansicht zurückzugreifen. Hegelmaier will diese Schicht als ein Schutzmittel für das zarte Endosperm auffassen. „Es sei zwar schwierig“, meint er, „eine ganz bestimmte Vorstellung von der Art der schädlichen Einflüsse, welche fern zu halten sind, und damit auch von der eventuellen Wirkung der Schutzrichtung zu gewinnen, eher als an die Abhaltung eines mechanischen Druckes ist an die chemischen Schädlichkeiten vonseiten des verschleimenden Gewebes zu denken.“ So meint auch Wurdinger, daß es wirklich schwer sei, einzusehen, wozu das Endosperm eines Schutzes bedarf. — Obgleich nun die von Hegelmaier angenommene Schutzwirkung eine ganz andere, wie die von uns erörterte, zeigt doch der von ihm gewählte Name Endodermis, daß auch ihm die Ähnlichkeit mit der Wurzelendodermis aufgefallen ist. — Es dürfte somit das Epithel nur als ein Spezialfall der weit verbreiteten Embryodermis aufzufassen sein und eine nahrungszuleitende Funktion jedenfalls nicht besitzen. Im Gegenteil scheint gerade dort, wo eine sehr typische Embryodermis oft mit Epithelausbildung den Embryosack umgibt, korrelativ die Ausbildung der Haustorien gefördert zu sein. Die Haustorien müssen dem Endosperm Nahrung herbeischaffen, welcher die Embryo-

dermis, ebenso wie sie ihren Austritt hindern soll, ihren seitlichen Zutritt erschweren muß. Es steht somit die Embryodermis der Podostemaceen in ihrer Morphologie und Funktion keineswegs isoliert da, sondern besitzt Analoga zu zahlreichen anderen Angiospermen. Der Unterschied zwischen ihr und diesen liegt nur darin, daß sie bei den Podostemaceen ganz besonders frühzeitig angelegt wird. — Ehe noch die Befruchtung stattgefunden hat, beginnt sich das ganze innere Integument zur festen Samenschale umzuformen, also nur gleichfalls verfrüht ein für die übrigen Angiospermen häufiger Vorgang. —

Zum völligen Abschluß der Nuzellarhöhle verkorken bei den Podostemaceen die an der Chalaza zwischen den Ansatzstellen des inneren Integuments gelegenen Zellen. Es ist nun schon lange bekannt, daß sich bei sehr vielen Angiospermen unterhalb der Chalaza Zellen vorfinden, die sich durch starke Lichtbrechung und oft gelbliche Färbung ihrer Membran auszeichnen. Sie sind oft unregelmäßig verdickt, zeigen meist deutliche Holzreaktion und sind gegen Säurewirkung resistent. Diese Zellregion ist von van Tieghem ausführlich bearbeitet worden und hat den Namen Hypostase erhalten. Ihre Bedeutung sieht van Tieghem darin, daß sie dem wachsenden Embryosack ein unüberwindliches Hindernis entgegensetzt, gegen die Basis der Samenanlage vorzudringen. Da sie ganz unverdaulich ist, bildet sie zumeist die allein bei der Samenreife bestehenbleibende Basis des Nuzellus. — Diese Deutung vermag aber einer unbefangenen Beobachtung nicht stand zu halten. Schon Modilewsky meint, daß ihr wahrscheinlich eine ganz andere Rolle zuzuschreiben ist. Ich möchte nach ihrer ganzen Anordnung nicht anstehen, in ihr der Nahrungszufuhr dienende Zellen zu sehen, wie es wohl auch Huss für die Ranunculaceen annimmt. Das ist in manchen Fällen deutlich aus ihrer Anordnung zu erkennen. Bei den Umbelliferen z. B. bilden sie eine direkte Verbindung langgestreckter Zellen zwischen dem Leitungsgewebe des Funikulus und dem Embryosack. Sie werden nicht aufgelöst, sie sind unverdaulich, weil es von größter Wichtigkeit ist, daß die Verbindung zwischen dem leitenden Gewebe des Funikulus und dem Embryosack nicht durch absterbende Zellen gestört werde. Erst beim Aufhören der Leitung nach Ausbildung der Samenschale gehen sie zugrunde und werden dann vielfach selbst verkorkt und zu einem Teil derselben umgebildet, wie es z. B. für Saxifraga granulata von Juel beschrieben worden ist. — Bei den Podostemaceen dienen diese Zellen nur sehr kurze Zeit der Leitung und meist noch vor der Befruchtung sterben sie ab, werden verkorkt und bilden dann einen Teil der Höhlenwandung. Sie ähneln somit

durchaus den homologen Zellen der gewohnten Angiospermenanlage, nur durchlaufen sie ihre Entwicklung viel rascher und erreichen viel frühzeitiger ihre endgültige Ausbildung.

Auch die Auflösung des Nuzellargewebes und seine Umwandlung in einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum läßt sich leicht zu bekannten Erscheinungen in Beziehung setzen. Die Auflösung des Nuzellus durch den wachsenden Embryosack dürfte als die gewöhnliche Art der Ernährung anzusehen sein und gar nicht selten schon vor der Befruchtung, wie z. B. bei den Kompositen, stößt der Embryosack direkt an das innere Integument an. Auch das anfängliche oder dauernde Erhalten einer Kappe an der Mikropyle kommt häufig vor, wofür als ein sehr typisches Beispiel auf die stark verdickten Zellen der Crassulaceen (Hubert und Rombach) hingewiesen sein mag. Nur in recht wenigen Fällen bleibt ein größerer oder geringerer Teil des Nuzellusgewebes bis zur Samenreife erhalten und dient dann fast stets, indem er sich mit Reservestoffen füllt, als Nährgewebe des keimenden Samens (Perisperm). Juel weist nun mit Recht darauf hin, daß eigentlich kein prinzipieller Unterschied besteht zwischen der Ausbildung des Nährgewebes im Nuzellus für den Embryo im keimenden Samen und für den sich bildenden Embryo. Er spricht in diesem Sinne von einem transitorischen Perisperm bei Saxifraga und vermutet, daß es bei vielen Angiospermen vorkommt. — Die Auflösung des Nuzellus der Podostemaceen ist also wiederum nur ein spezieller Fall einer verbreiteten Erscheinung. Hier wird ein Wachstum des Embryosackes nicht abgewartet, sondern der Nuzellus löst sich zumeist in einem sehr frühen Stadium der Samenentwicklung selbständig auf. Beide Prozesse sind, wie Rombach sagt, voneinander unabhängig geworden. Wiederum tritt also ein gewohnter Vorgang in einem verfrühten Stadium der Entwicklung, die Auflösung des Nuzellus vor dem Auswachsen des Embryosackes, auf, das dann ganz unterbleibt. Der Hinweis von Rombach ist beachtenswert, daß bei den wegen anderer Umstände in die Verwandtschaft der Podostemaceen gesetzten Crassulaceen das Nuzellusgewebe schon sehr frühzeitig einen sehr lockeren Bau besitzt. — Bei Lawia speichert der Nuzellus für den wachsenden Embryo in seinen Zellen besonders den wichtigsten Nährstoff, das Wasser, und bildet so ein transitorisches Perisperm, bei den übrigen Podostemaceen löst er sich noch früher auf und an seine Stelle tritt der Wasser und bis zu einem gewissen Grade auch andere Nährsubstanzen speichernde Hohlraum. Bis zu dieser Zeit findet genau in gleicher Weise, wie bei den anderen Angiospermen, durch die langgestreckten Zellen des Nu-

zellus die Leitung des Nährmaterials resp. Speicherung von Stärke, wie bei Podostemon, statt. — Die Samenanlage enthält aber noch außerdem in den meisten anderen Zellen reichliche Stärke und das Nährmaterial, das den Samenanlagen im allgemeinen erst im Laufe der Entwicklung langsam zugeführt wird, ist hier schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium abgelagert. So erfolgt auch nur kurze Zeit die Zuleitung der Nährstoffe zum Embryosack vom Nuzellus her. Unmittelbar nach der Befruchtung bildet sich die Haustorialzelle des Embryo und nunmehr werden die Nährstoffe von der Mikropylarseite her zugeleitet. — Es bedarf kaum des Hinweises, wie verbreitet diese Art der Embryonalernährung ist und wie sie an den mannigfaltigsten Stellen in der Angiospermenreihe auftritt. Hierher gehören besonders alle diejenigen Fälle, in denen Mikropylarhaustorien des Embryosackes gebildet werden. Sehr ähnlich dem von Merz für Utricularia beschriebenen Nährgewebe an der Basis des Funikulus, finden wir auch bei den Podostemaceen an der gleichen Stelle ein Zellgewebe, das sich als nahrungsvermittelndes deutlich zu erkennen gibt. —

Um das abweichende Verhalten der Embryosackentwicklung der Podostemaceen einer morphologischen Deutung zu unterziehen, muß man sich die beiden Hauptpunkte der normalen Entwicklung des Angiospermen-Embryosackes vergegenwärtigen. 1. Die E. M. Z. teilt sich in vier Makrosporen, wobei in einer heterotypischen und folgenden homoïotypischen Teilung die Chromosomenzahl reduziert wird. 2. Nur eine dieser Makrosporen entwickelt sich weiter und aus ihr werden durch dreimalige Teilung zwei polar an der Mikropyle und an der Chalaza angeordnete Vierergruppen von Kernen gebildet. — Aus ihnen differenziert sich 1. die an der Mikropyle gelegene zum Eiapparat, bestehend aus der Eizelle und den beiden Synergiden, 2. die an der Chalaza zu dem aus drei Energiden bestehenden Antipodenapparat, 3. die zwischen beiden Kerngruppen gelegenen Polkerne, von denen einer der Mikropylen-, der andere der Chalaza-Vierergruppe entstammt und die schon vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern verschmelzen können. — Dieser typische Entwicklungsgang der ganzen Gruppe der Angiospermen ist so regelmäßig, daß die wenigen bisher bekannt gewordenen Fälle eines atypischen Entwicklungsganges um so mehr auffallen. Sie sind in den letzten Jahren verschiedentlich zusammengestellt worden [1]), so daß hier nur auf die im Vergleich zu

---

1) Coulter and Chamberlain, Ernst II, Mc Allister, Went II, Smith, Brown and Sharp.

den Podostemaceen interessierenden Fälle hingewiesen werden braucht. — Die Makrosporenbildung braucht von der Teilung im Embryosack nicht scharf geschieden zu sein. Es braucht der Embryosackbildung nur ein Teilungsschritt voranzugehen, oder die E. M. Z. kann sich direkt zum Embryosack umwandeln. In diesen Fällen finden also die Reduktionsteilungen teilweise oder ganz während der Embryosackbildung statt. Daß nun wirklich die vier Makrosporen zur Bildung eines Embryosacks zusammentreten können, ergibt sich neben anderen Beispielen aus den Beobachtungen von Mc Allister an Smilacina, wo die ursprünglich durch typische Tetradenbildung entstandenen Makrosporen nach Auflösung ihrer Wände und folgender Zweiteilung einen normalen Embryosack zu bilden imstande sind. Bei Epipactis kann nach Brown und Sharp sowohl ein normaler Embryosack aus einer Makrospore gebildet werden, wie in anderen Fällen aus zwei ursprünglich getrennten Makrosporen. Unter den untersuchten Podostemaceen wird bei Lawia, ebenso wie bei den von Went untersuchten Lacideae von der Tochterzelle der E. M. Z. durch einen weiteren Teilungsschritt nach der Chalaza zu eine Zelle abgeschieden. Da sie bei den Lacideae sehr schnell degeneriert, konnte Went nicht entscheiden, ob sie, wie er vermutet, dem chalazalen Teil des normalen Embryosacks homolog zu setzen ist oder eine durch eine weitere Tetradenteilung entstandene Makrospore darstellt. Smith will nur letztere Möglichkeit gelten lassen. Bei Lawia, wo dieser Kern noch im fertigen Embryosack vorhanden ist und späterhin mit dem oberen Polkern fusioniert, dürfte es unzweifelhaft sein, daß es sich entsprechend Went's Vermutung wirklich um den nicht weiter geteilten Kern des Antipodenapparats handelt. — Entsprechende Fälle, in denen die Bildung des Antipodenapparats auf dem Einzellenstadium stehen bleibt, sind von einigen anderen Pflanzen bekannt. Von der Balanophoree Helosis (Chodat und Bernard) bei der der Kern sehr frühzeitig degeneriert und von der Alismacee Limnocharis (Hall), bei der er sich zu einem einkernigen haustorienartigen Gebilde umwandelt. Nicht ohne Analoga ist aber auch der Fall, daß überhaupt die ganze Bildung des Antipodenapparats ausfällt und nur der obere Teil eines normalen Embryosacks gebildet wird. Dies ist dann anzunehmen, wenn im übrigen die Umwandlung der mikropylaren Vierergruppe normal verläuft und insbesondere der Eikern der Schwesterkern des nach der Chalaza zu gelegenen, also des einen Polkerns ist. So ist es bei Cypripedium (Pace) und bei Oenothera (Geerts) und anderen Onagraceen (Modilewsky) und der Campanulaceae Clintonia (Smith) gefunden worden. Das Gleiche gilt

nach unserer Beobachtung für Podostemon, Hydrobrium und Farmeria. Nur unterscheiden sie sich von den Onagraceen und Clintonia dadurch, daß bei diesen drei früher oder später degenerierende Makrosporen am Chalazaende liegen, denen dort sicherlich im gewissen Sinne eine Antipodenfunktion zufällt. — Ganz ohne Analogon scheint hingegen der Fall von Dicraea zu sein, bei der die Eizelle die Schwesterzelle der an der Mikropyle gelegenen Zelle, also einer einzigen Synergide ist, während sich zwei weitere Kerne an der Chalaza entwickeln. Hier kann man mit gleichem Recht sagen, der mikropylare und chalazale Teil des Embryosacks sind beide auf dem Zweizellenstadium stehen geblieben und das Ei ist nur durch eine Teilung des Mikropylenkerns des zweikernigen Sackes hervorgegangen oder aber auch: hier wird, wie bei Podostemon, Hydrobrium und Farmeria nur der Eiapparat gebildet, aber ein vom Normalen abweichender Kern der Vierergruppe wandelt sich zum Eikern um oder aber schließlich auch hier wird der gewohnte Kern zum Eikern, nur daß die Anordnung der Kerne um 180° gedreht ist.

Indem man aber diese Möglichkeiten erwägt, wird man ganz unwillkürlich dazu geführt, die Berechtigung einer solchen Fragestellung zu prüfen. Kann denn überhaupt eine so weitgehende morphologische Unterscheidung der im Embryosack vorhandenen Energiden vorgenommen werden? Die Voraussetzung einer solchen Unterscheidung scheint die Annahme, daß in der E. M. Z. resp. in der Makrospore eine ganze bestimmte Kernteilungsfolge vorgezeichnet ist und aus diesen Kernteilungen ganz oder zum Teil ungleichwertige Energiden hervorgehen. Die Regelmäßigkeit der Embryosackentwicklung in der ganzen Angiospermenreihe gibt dieser Anschauung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, andererseits haben wir schon gehört, daß in der gleichen Pflanze zur Ausbildung eines normalen Embryosackes manchmal eine, manchmal mehrere Makrosporen verwendet werden können, also die Zellteilungsfolge resp. die Differenzierung der entstehenden Energiden nicht genau vorher bestimmt ist. Auch wissen wir von Rosenberg, daß in dem apogamen Embryosack von Taraxacum irgendeine Zelle des Somatophyten, also sogar unreduzierte Kerne, zum normal gestalteten Embryosack auswachsen können. Dennoch kann ich Brown und Sharp darin nicht folgen, die hieraus schließen wollen, daß überhaupt nicht von einer Spezialisierung der Kerne im Embryosack gesprochen werden kann und besonders nicht von einer morphologischen Bewertung der einzelnen Energiden. — Der Embryosack ist ein Organ der Pflanze wie jedes andere. Auch ein Drüsenhaar kann aus einer

ganz bestimmten Anzahl von Zellen bestehen, die unter sich wiederum genau spezialisiert sind. Dennoch kann das Haar aus irgendeiner beliebigen peripher gelegenen Zelle gebildet werden, sei es aus der Epidermis, sei es aus einem tiefer gelegenen Gewebeteil, falls dieses nur meristematisch genug ist, sich regenerativ zu einer Epidermis umzubilden. Und wie wir die einzelnen Teile unterscheiden können, die aus einer bestimmten Zellteilungsfolge hervorgegangen sind, kann auch bei der morphologischen Ausgestaltung der Makrosporenteilung von der Wertigkeit der Energiden des fertigen Embryosackes und den dazu führenden Kernteilungen gesprochen werden. — Besteht nun aber wirklich eine solche morphologische Wertigkeit der einzelnen Zellelemente des Embryosackes? Diese Frage wird ohne weiteres bejaht von einer Reihe von Forschern, die eine Homologisierung der Elemente mit den in den Makrosporen der Gymnospermen auftretenden morphologischen Differenzierungen vorgenommen haben. Als ein Beispiel soll hier nur auf die geistreiche Hypothese von Porsch hingewiesen werden, der in den beiden Vierergruppen des normalen Embryosackes zwei Archegonien sieht. Von den an der Mikropyle gelegenen setzt er die Synergiden gleich den Halszellen eines einfachen Gymnospermenarchegoniums, während er dem Polkern dem Bauchkanalkern gleich setzt. Dieser soll aber als reduzierter Eikern betrachtet werden, da es in der Tat bekannt ist, daß er zuweilen, z. B. bei Thuja, befruchtet werden kann und einen kleinen Gewebekörper hervorbringt. Dieser wird dem aus der doppelten Befruchtung hervorgegangenen Endosperm an die Seite gestellt. Das untere Archegon soll durch Überernährung vegetativ werden und sich so zu den Antipoden umbilden. Diese Theorie hat vielfach Anklang gefunden, zumal sich durch sie auch die atypischen Embryosäcke erklären lassen. Beim Fehlen des Antipodenapparates wird die Bildung von nur einem Archegonium angenommen. In der Bildung der vielkernigen Embryosäcke wird die Bildung überzähliger Archegonien gesehen, da sich hier, wie besonders bei Euphorbia von Modilewsky II gezeigt wurde, Kerntetraden polar anordnen. — Sicherlich lassen sich nun aber diese Fälle auch anders deuten. Bei dem vielkernigen Embryosack unterbleibt die normale Teilung der E. M. Z. und es ist leicht verständlich, wie verschiedene Makrosporen sich zu einem großen vereinigten Embryosack ausbilden. — Die Entstehung der reduzierten Embryosäcke sehen wir deutlich in der Reihe der Podostemaceen, wobei bei Lawia und den Lacideae der für den Antipodenapparat bestimmte Kern noch gebildet wird, während er bei den anderen gar nicht mehr zur Ausbildung ge-

langt. Sind wir auch hier der Ansicht, daß die Rückbildung stattfindet, weil eine Ausbildung der Antipoden physiologisch nutzlos wäre, ließe sich auch hier solange die Fiktion eines einzigen Archegoniums aufrecht erhalten, als wirklich, worauf Porsch großen Wert legt, bisher stets zwei „Halszellen“ aufgefunden wurden. Nun zeigt uns Dicraea, daß dies keineswegs notwendig zu sein braucht, sondern auch einmal eine Vierergruppe im Embryosack gebildet werden kann, bei der Eikern und Synergidenkern Schwesterkerne sind.

Ich glaube, daß gerade durch das Beispiel von Dicraea klar gezeigt wird, wie wenig eigentlich mit dem Homologisieren des Angiospermen-Embryosacks erreicht wird. Die Brücke, die Porsch von den Gymnospermen zu den Angiospermen über Ephedra baut, scheint recht locker gefügt zu sein. Nach wie vor fehlt das wesentlichste Bindeglied, nämlich das Verschwinden des Prothalliums. Es würde die Gleichsetzung des Antipodenapparates mit einem zweiten Archegonium wohl erst dann berechtigt sein, wenn irgendwo in der ganzen Reihe der Angiospermen mit ihren so vielfach modifizierten Samenanlagen seine Befruchtung einträte. Das findet aber auch dort nicht statt, wo, wie bei der Chalazogamie der Pollenschlauch in seine Nähe geführt wird. Ich glaube, der einzig mögliche Standpunkt für die Homologisierung des Embryosacks ist der, den Porsch selbst bei der Deutung des Endosperms einnimmt. „In dem Endosperm“, sagt er, „gegenwärtig noch den Charakter eines Embryo zu finden, ist phylogenetisch ebenso vergeblich, als in dem historisch wohl sicher einen Phyllom entsprechenden Kronenblatt der Angiospermen Blattscheide, Blattstiel und Lamina hineindeuten zu wollen. Beide Bildungen sind eben, obwohl phylogenetisch gleicher Herkunft, im Detail gegenwärtig nicht mehr vergleichbar.“ In ganz gleicher Weise scheint die Homologisierung der beiden Vierergruppen mit Archegonien „to be pressing morphology to an absurdity“ (Coulter und Chamberlain). Die acht freien Energiden haben in der normalen Angiospermensamenanlage bestimmte physiologische Funktionen übernommen. Fallen diese fort, können auch wie bei Dicraea ganz neue Kernfigurationen gebildet werden. Bei Tulipa silvestris (Guignard III) und zum Teil bei Juglans (Karsten) wurde keine bestimmte Lage der Kerne festgestellt. Bei Peperomia und bei Ornithogalum (zit. nach Coulter und Chamberlain) liegt gleichfalls nur eine Synergide neben dem Eikern. Hier wie bei Dicraea wäre es eine Absurdität, eine morphologische Wertung hineindeuten zu wollen. Damit soll keineswegs der Anschauung Beifall gezollt werden, die da meint, den Angiospermen-

Embryosack nun von den mit zahlreichen freien Energiden versehenen Embryosack der Gnetaceen ableiten zu müssen. Diese Bewertung hätte nicht mehr innere Wahrscheinlichkeit. — Das Einzige, was wir sicher von dem Angiospermen-Embryosack aussagen können, ist, daß er eine Tendenz hat, Vierergruppen von Kernen zu bilden, eine Tendenz, wie sie zahlreichen anderen Gametangien auch zukommt. So dürfte vielleicht mit Dangeard es am zweckentsprechendsten sein, den Angiospermen-Embryosack als ein Gametangium anzusehen, ohne dabei zu vergessen, daß er historisch der gekeimten Makrospore der Gymnospermen mit Prothallium und Archegonium entspricht.

Die der ziemlich normal verlaufenden Befruchtung folgenden Stadien der Embryonalentwicklung sind nach zwei Richtungen hin ungewöhnlich: Es wird kein Endosperm gebildet und der Embryo durchbricht kurz nach der Befruchtung den Embryosack, indem er durch den Suspensor in die Nuzellarhöhle geführt wird, und die große Haustorialzelle mit zahlreichen Fortsätzen in das Gewebe des Funikulus und des äußeren Integuments eindringt. Offenbar stehen beide Vorgänge in engster Beziehung. Da eine Ernährung des jugendlichen Embryos durch das Endosperm nicht stattfindet, entzieht er seine Nahrung direkt dem mütterlichen Organismus und diese Ausschaltung der vermittelnden Rolle des Endosperms ergibt, wie wir oben ausführten, einen weiteren Zeitgewinn für die Samenreife. — Es ist sehr merkwürdig, daß eine gleich gerichtete Entwicklung an einer ganz anderen Stelle in der Angiospermenreihe auftritt, nämlich bei den Orchideen. Auch hier wird oft kein Endosperm gebildet, und gleichzeitig wächst an der Mikropyle der Embryo zu den mannigfach gestalteten Haustorien aus, wie sie von Treub I, II eingehend beschrieben wurden. In der Orchideenreihe läßt sich noch ihre Entstehung aus der gewohnten Embryonalentwicklung verfolgen, denn es kommen sowohl Formen mit geringer Endospermentwicklung, wie solche ohne Embryohaustorien vor. Inwieweit auch hierbei spezielle ökologische Anpassungen mitsprechen, läßt sich ohne genau darauf gerichtete Untersuchung nicht sagen. Treub I meint, „man könnte sich vielleicht den Nutzen dieser Differenzierung für den Embryo vorstellen, indem man voraussetzt, daß die Embryonen, welche einen speziellen Absorptionsapparat besitzen, dadurch in den Stand gesetzt sind, die ersten Stadien ihrer Entwicklung unter dem Schutze einer ziemlich dicken Cuticula (des Embryo) durchzumachen. Es wäre außerdem möglich, daß die Cuticula, die eine längere Zeit hat, sich zu verdicken und zu verstärken, den erwachsenen Embryo mehr vor schädlichen Einflüssen schützt, denen die von Listera und Epipactis,

die immer ohne Suspensoren sind, nicht ausgesetzt sind.“ Es bleibt zu prüfen, ob nicht auch hier die Schnelligkeit der Samenreife, bewirkt durch direkte Ernährung, als wesentlicher Faktor anzusehen ist. — Daß der Embryo während seiner Entstehung Haustorien in die Mutterpflanze entsendet, scheint sonst nur noch bei Tropaeolum vorzukommen, bei der lange, vielzellige Haustorien den Fruchtknoten durchziehen. Die älteren Angaben, daß auch Tropaeolum des Endosperm ganz entbehre, scheinen unrichtig zu sein. Es bleibt aber zu untersuchen, inwieweit die Ernährung durch den Embryosack stattfindet (vgl. Leidicke). Bei einer orientierenden Untersuchung fiel mir auf, daß schon in sehr jugendlichem Entwicklungszustand der Embryo in einer lufterfüllten Embryonalhöhle liegt.

Die Entwicklungstendenz der höheren Pflanzen wird mit Recht in einem immer weiteren Zurücktreten des Gametophyten gegenüber dem Somatophyten, der Generation mit einem x-Chromosomen gegenüber der mit zwei x-Chromosomen, gesehen. Wenden wir dies für die Podostemacaeen und Orchideen und vielleicht auch für Tropaeolum konsequent an, so hätten wir in ihnen eine Fortentwicklung zu sehen, die über das gewohnte Verhalten der Angiospermen hinausführt. Während dort der neue Somatophyt während der Embryonalentwicklung durch die Vermittlung des Gametophyten im Embryosack ernährt wird, tritt er hier unmittelbar nach der Befruchtung mit dem mütterlichen Somatophyten in direkte Berührung; die eine Generation ist völlig ausgeschaltet. Die Orchideen mit ihren weitgehenden Anpassungserscheinungen an Insektenbesuch werden durch ihren ganzen morphologischen Aufbau wohl mit Recht als eine der höchst entwickelten Pflanzenformen angesehen. Es dürfte somit kein Zufall sein, daß gerade bei ihnen der über die Angiospermenreihe hinausgehende Fortschritt in der Reduzierung des Gametophyten auftritt. Wenn wir nun in der Podostemaceenreihe, die sicherlich an einer ganz anderen Stelle der Angiospermen entstanden ist, gleiche fortschreitende Entwicklungstendenzen vorfinden, wird man dazu geführt, auch in ihnen nicht, wie man leicht durch den vegetativen Aufbau geneigt ist, rückgebildete Formen zu sehen, sondern im Gegenteil Formen, die unter extremen Lebensbedingungen neben weitgehenden Anpassungen der vegetativen Sphäre einen Anstoß zur Fortentwicklung der generativen Sphäre erfahren haben, die weit über das normale Maß der Angiospermen hinausgeht. Ich halte daher auch die Vorstellung von Rombach für verfehlt, die eine Rückkehr der Podostemaceen zur Landform in den Crassulaceen sieht. Ich würde es,

wenn man eine Verwandtschaft annehmen will, für eher denkbar halten, daß die im allgemeinen xerophytische Anpassung der Crassulaceen, die sich auch auf die generative Sphäre erstreckt (vgl. d'Hubert), die Möglichkeit gegeben hat, für die Anpassung an die generativ-xerophytische Lebensweise der Podostemaceen, die, wie sich aus unserer Darstellung ergibt, nicht weniger extrem ist, wie die Anpassung der vegetativen Teile an das Leben in Stromschnellen. — Hat unsere Untersuchung auch keinen Anhalt dafür gegeben, die systematische Stellung der Podostemaceen näher zu begründen, dürfte sie doch auf allgemeine phylogenetische Probleme ein gewisses Licht werfen. Der Anstoß zur Fortentwicklung der generativen Sphäre wird hier zweifellos durch die extremen Lebensbedingungen gegeben. — Der Fortschritt gegenüber der gewohnten Embryonalentwicklung der Angiospermen, der direkten Ernährung des Embryo aus dem Somatophyten gegenüber der indirekten durch den Gametophyten, ist kaum geringer, als der von den Gymnospermen zu den Angiospermen, von der Haupternährung durch das Prothallium zu der durch das Endosperm. Liegt es nicht nahe, anzunehmen, daß auch hier der Übergang in einer besonders extremem Verhalten angepaßten Gruppe stattgefunden hat, die dann, unter normale Verhältnisse zurückversetzt, diese Merkmale beibehalten hat? Wer vermag zu sagen, ob nicht vor unseren Augen in der Fortentwicklung der Podostemaceen zur direkten Ernährung des Embryo der Anfang neuer Pflanzenstämme in Jahräonen gegeben ist?

Literaturverzeichnis.

Mc Allister, The developpment of the embryosac of Smilacina stellata. Bot. Gaz. 1909, Vol. XLVIII.

Balicka-Iwanowska, Contribution à l'étude du sac embryonaire chez certains Gamopetales. Flora 1899, Bd. LXXXVI.

Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.

Brown and Sharp, The embryosac of Epipactis. Bot. Gaz. 1911, Vol. LII, Dec.

Cario, Anatomische Untersuchungen von Tristicha hypnoides Spreng. Bot. Zeitung 1881.

Chodat et Bernard, Sur le sac embryonaire de l' Helosis gujanensis. Journ. d. Bot. 1900, Tome XIV.

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

Ernst, A., I. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo von Tulipa. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.

Ders., II. Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. d. bot. Ges. 1908, Bd. XXVIa.

Geerts, J. M., Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera lamarkina. Rec. d. trav. bot. nécol., Tome V.

Goebel, I. Pflanzenbiologische Schilderungen, 2. Teil, 1893. Marburg.

Ders., II. Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Goldfuss, M., Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les composées. Journ. d. Bot. 1898—1899.

Guignard, L., I. Embryogénie des Legumineuses. Ann. d. sc. nat. Bot., Sér. VI, 1881, Tome XII.

Ders., II. Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. Journ. d. Bot. 1893, Tome VII.

Ders., III. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. sc. nat. Bot. 1900, Sér. VII, Tome XI.

Hall, An embryological study of Limnocharis emarginata. Bot. Gaz. 1902, Vol. XXXIII.

Hegelmaier, F., Über den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung. Bot. Zeit. 1889.

d'Hubert, Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. des sc. nat. Bot. 1896, Sér. VIII, Tome II.

Huss, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beih. z. bot. Zentralbl. 1906, Bd. XX, 1. Abt.

Ikeda, F., Studies in the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilisation in Liliacea, 1. Tricyrtis hirta. Bull. of the coll. of agric. Tokyo imp. univers. 1902, Vol. V.

Juel, H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nova acta regiae societatis scientiarum upsaliensis 1907, Ser. IV, Vol. 1, No. 9.

Karsten, Über die Entwicklung der weiblichen Blüte bei einigen Juglandaceae. Flora 1902, Bd. XC.

Lavialle, P., Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les composées. Ann. d. sc. nat. Bot. 1912, IX. ser., Tome XV.

Leidicke, J. W., Beiträge zur Embryologie von Tropaeolum majus L. Inaug.-Diss. Breslau 1903.

Lötscher, Bau und Funktion der Antipoden in der Angiospermensamenanlage. Flora 1905, Bd. XCIV.

Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena 1911, Bd. III, 1. Teil.

Merz, Untersuchungen über Anatomie und Samenentwicklung der Utricularien und Pinguicula. Flora 1897, Bd. LXXXIV.

Modilewsky, J., I. Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora 1908, Bd. XCVIII.

Ders., II. Zur Embryobildung von Euphorbia procera. Ber. d. bot. Ges. 1909, Bd. XXVII.

Ders., III. Zur Embryobildung einiger Onagraceen. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1909, Bd. XXVII.

Osterwalder, Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora 1898, Bd. LXXXV.

Pace, Lulu, Fertilisation in Cypripedium. Botanical Gaz. 1907, Vol. XLIV.

Porsch, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag 1907. Jena.

Rombach, Die Entwicklung der Samenanlage bei den Crassulaceae. Rec. d. trav. bot. Neerland 1911, Vol. VIII.

Rosenberg, O, Experimental and cytological studies in the Hieracia (Ostenfeld and Rosenberg). II. Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Botanisk tidsskrift, 28. Bind. København 1907.

Schmid, Eduard, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1906, Bd. XX, Abt. 1.

Smith, The tetranucleate Embryosac of Clintonia. Bot. Gaz. 1911, Vol. LII.

v. Tieghem, Sur l'hypostase. Ann. d. sc. nat. Bot., ser. 8, Tome XVII.

Treub, M., I. Notes sur l'embryologie de quelques Orchidées. Naturh. Verhandl. d. Königl. Akad. 1879, Deel 19.

Ders., II. Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. d. Jardin. de Buitenzorg 1883, Vol. III.

Went, F. A. F. C., I. The development of the ovule, embryosac and egg in the Podostemaceae. Rec. trav. bot. Neerland 1909, V.

Ders., II. Untersuchungen über Podostemaceae. Verhandl. d. Königl. Akad. d. Wet. Amsterdam 1910, 2 Sect., Deel XVI, 1.

Warming, I. Podostemaceae in Engler u. Prantl: Natürl. Pflanzenf. 1890.

Ders., II. Familie Podostemaceae I—VI. Kgl. Danisch Videns Selk. Skr. 1881—1901.

Westermaier, M., I. Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere der sogenannten Antipoden. Nova acta Acad. Leopold. Carol. Acad. 1890, 57, 1.

Ders., II. Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Beiträge zur wiss. Botanik 1896, I, 2.

Willis, J. C., Studies of the Morphologie and Ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. Ann. of the Royal Botanic Gardens, Paradenia 1902, Vol. I, part. 4.

Wurdinger, Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von Euphrasia. Denkschr. Wiener Akad. 1910.

Figurenerklärung zu Tafel XI—XIV.

Tafel XI.

Lawia zeylanica Tul.

Fig. 1. E. M. Z. Vergr. ca. 1550.
„ 2. E. M. Z. in heterotypischer Kernteilung. Vergr. ca. 2050.
„ 3. E. M. Z. geteilt. Obere Zelle kleiner wie die untere. Vergr. ca. 1550.
„ 4. E. Z. Obere Zelle zur Kappe zusammengedrückt. Vergr. ca. 1550.
„ 5. Embryosack. Erste Kernteilung. Vergr. ca. 1550.
„ 6. Oberer Kern stärker vergrößert. Vergr. ca. 1550.
„ 7. Tüpfelstruktur der Kappe. Vergr. ca. 2050.
„ 8. Kernspindel des oberen Kernes. Querschnitt. Vergr. ca. 2050.
„ 9. Oberer Kern soeben geteilt. Vergr. ca. 1550.
„ 10. Ein Kern rückt in die Mitte des Embryosackes. Vergr. ca. 1550.
„ 11. Synchrone Teilung der oberen Kerne. Vergr. ca. 1550.

Fig. 12. Fertiger Embryosack mit Mikropyle. Vergr. ca. 1550.
„ 13. Protoplastenabgrenzung im Embryosack. Vergr. ca. 1550.
„ 14. Befruchtungsstadium. Pollenschlauch fusioniert mit einer Synergide. Vereinigung der unteren Embryosackkerne. Vergr. ca. 1550.
„ 15. Ein männlicher Kern in der Eizelle, der zweite verschmilzt mit dem Embryosackkern. Vergr. ca. 1550.
„ 16. Ein männlicher Kern in der Eizelle. Querschnitt. Vergr. ca. 1550.
„ 17. Eizelle mit Kernverschmelzung. Querschnitt. Vergr. ca. 2050.
„ 18. Teilung des befruchteten Eies. Degeneration des Embryosackkernes. Vergr. ca. 1550.
„ 19. Zweizelliger Embryo oberhalb des verengten Endostoms. Vergr. ca. 1550.
„ 20. Embryo dringt in den unteren Teil des Nuzellus. Vergr. ca. 1550,

Tafel XII.

Podostemon subulatus Gardn.

Fig. 21. E. M. Z. im Synapsisstadium. Vergr. ca. 1550.
„ 22. E. M. Z. mit lockiger Protoplasmastruktur. Vergr. ca. 2050.
„ 23. E. M. Z. in heterotypischer Kernteilung. Vergr. ca. 2050.
„ 24. E. M. Z. geteilt. Zentrale Zellreihe des Nuzellus mit Stärkekörnern erfüllt. Vergr. ca. 1550.
„ 25. E. Z. Obere Zelle sich zur Kappe umformend. Vergr. ca. 1550.
„ 26. E. Z. mit Kappe. Vergr. ca. 1550.
„ 27. Embryosack. Erste Kernteilung. Nuzellus mit inhaltsarmen Zellkernen. Vergr. ca. 1550.
„ 28. Synchrone Teilung der Kerne. Vergr. ca. 1550.
„ 29. Vierkernstadium. Obere Protoplasten noch ungesondert. Vergr. ca. 1550.
„ 30. Fertiger Embryosack. Vergr. ca. 1550.
„ 31. Befruchtungsstadium mit zwei männlichen Kernen. Vergr. ca. 1550.
„ 32. Befruchtungsstadium. Pollenschlauch in einer Synergide. Vergr. ca. 1550.
„ 33. Verschmelzung der generativen Kerne. Vergr. ca. 1550.
„ 34. Befruchteter Eikern. Vergr. ca. 2050.
„ 35. Kernspindel im befruchteten Ei. Vergr ca. 1550.
„ 36. Zweizelliger Embryo dringt in den Nuzellarhohlraum. Vergr. ca. 1550.

Tafel XIII.

Fig. 37—39, 41—43: Podostemon subulatus Gardn.

Fig. 37. Pollenmutterzelle. Vergr. ca. 850.
„ 38. Pollenmutterzelle, heterotypische Kernteilung. Vergr. ca. 850.
„ 39. Pollenmutterzelle in zwei Protoplasten geteilt. Vergr. ca. 850.
„ 40. Hydrobrium olivaceum (Gardn.) Tul. Pollenmutterzelle mit zusammengesetzten Pollenkörnern. Freihandschnitt. Vergr. ca. 850.
„ 41. Pollenkorn mit Stärke. Vergr. ca. 850.
„ 42. Reifes Pollenkorn. Vergr. ca. 850.
„ 43. Querwand des Pollenkornes mit Tüpfeln. Vergr. ca. 1900.

Fig. 44—54: Dicraea elongata Tul.

Fig. 44. Embryosack mit zwei Kernen. Vergr. ca. 1550.
„ 45. Kernballen im jugendlichen Nuzellarhohlraum. Querschnitt. Vergr. ca. 1550.

Fig. 46. Kernteilung des oberen Kernes. Vergr. ca. 1550.
„ 47. Oberer Kern geteilt, unterer Kern ungeteilt. Vergr. ca. 1550.
„ 48. Fertiger Embryosack. Untere Kerne nebeneinander. Vergr. ca. 1550.
„ 49. Fertiger Embryosack. Querschnitte. *a* oberer, *b* mittlerer, *c* untere Kerne. Vergr. ca. 1550.
„ 50. Fertiger Embryosack. Untere Kerne etwas übereinander. Vergr. ca. 1550.
„ 51. Befruchtetes Ei. Vergr. ca. 1550.
„ 52. Fast reifer Samen. Doppelkernige Haustorialzelle. Vergr. ca. 800.
„ 53. Schleimzellen der Samenschale. *a* Oberflächenansicht, *b* Querschnitt. Vergr. ca. 800.
„ 54. Embryo mit quallenförmiger Haustorialzelle. Vergr. ca. 350.

Tafel XIV.

Fig. 55—62: Hydrobrium olivaceum (Gardn.) Tul.

Fig. 55. E.M.Z. im Nuzellus. Bildung des Nuzellarhohlraumes. Vergr. ca. 750.
„ 56. Embryosack mit geteiltem Kern. Vergr. ca. 2050.
„ 57. Embryosack mit vier Kernen. Vergr. ca. 2050.
„ 58. Fertiger Embryosack. Vergr. ca. 1550.
„ 59. Fertiger Embryosack. Unterer Protoplast abgetrennt. Vergr. ca. 1550.
„ 60 u. 61. Kerne in der Nuzellarhöhle. Vergr. ca. 1550.
„ 62. Befruchtungsstadium. Verschmelzung der generativen Kerne. Vergr. ca. 1550.

Fig. 63—67: Farmeria metzgerioides (Trimen) Willis.

Fig. 63. E.Z. Vergr. ca. 1550.
„ 64. Embryosack mit geteiltem Kern. Vergr. ca. 1550.
„ 65. Fertiger Embryosack. Nuzellarhohlraum mit inhaltsarmen Kernen. Vergr. ca. 1550.
„ 66. Embryo mit drei Zellen. Kernteilung in der Haustorialzelle. Vergr. ca. 1550.
„ 67. Embryo mit zweikerniger Haustorialzelle. Vergr. ca. 650.

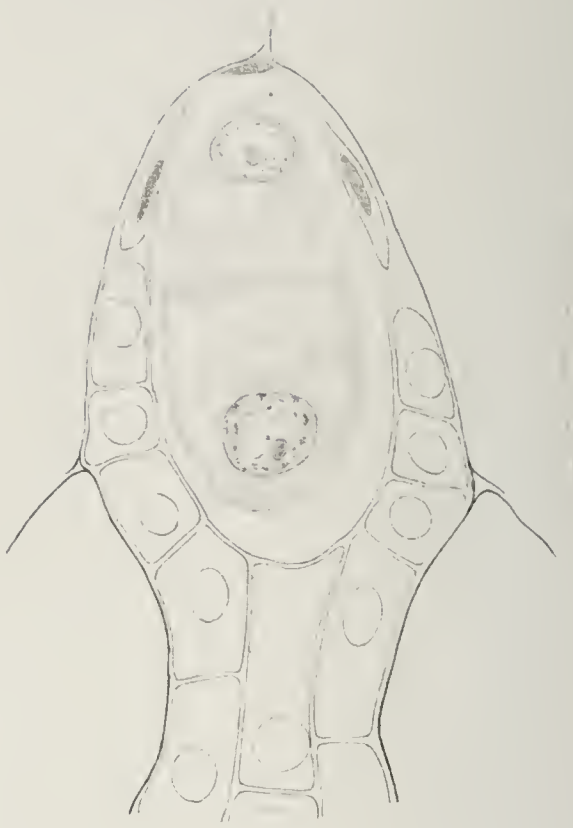
Druck von Ant. Kämpfe, Jena.



1



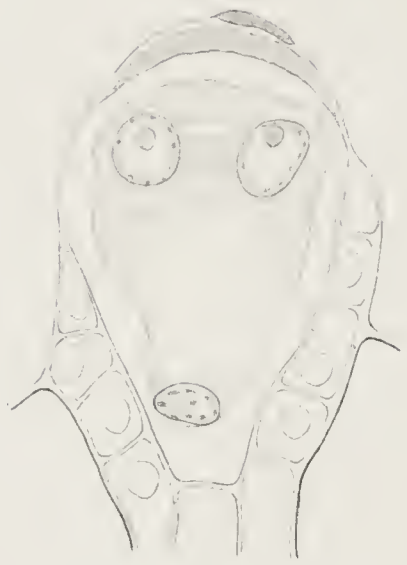
2



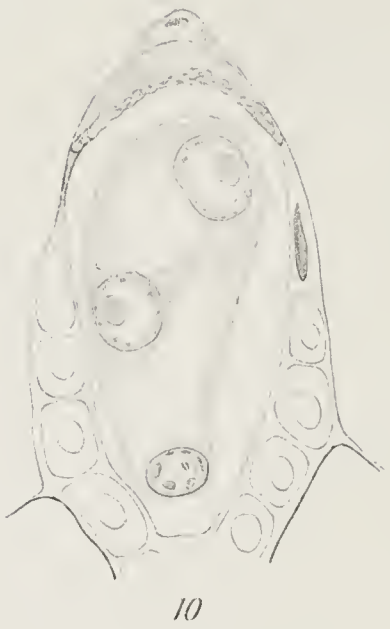
3



4



9



10



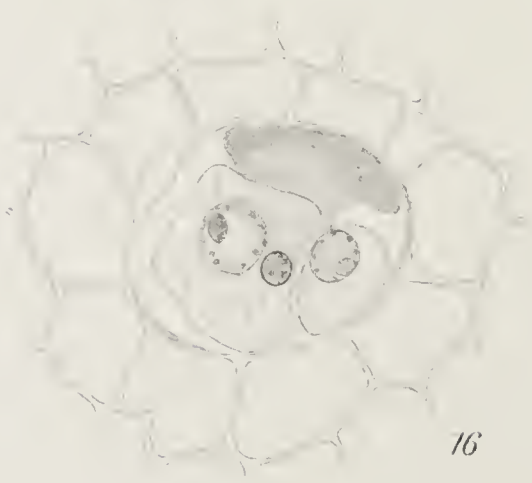
11



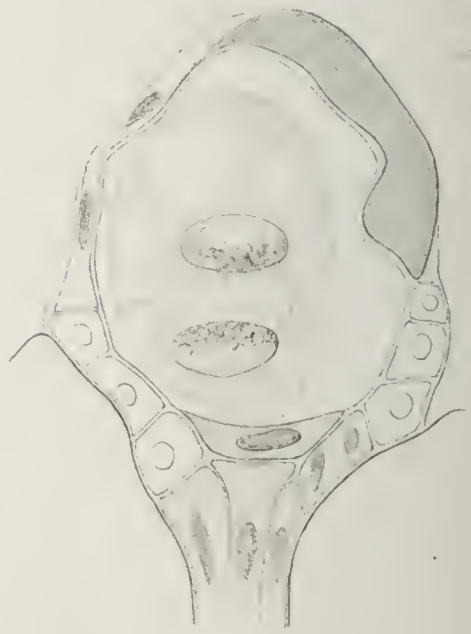
15



14



16



18

M.M. Hynus & E. Werra del.

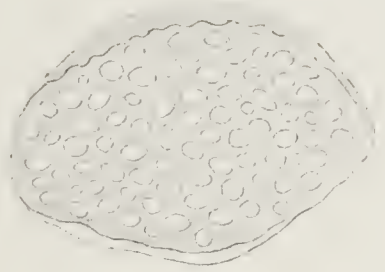
Fig. 1



5



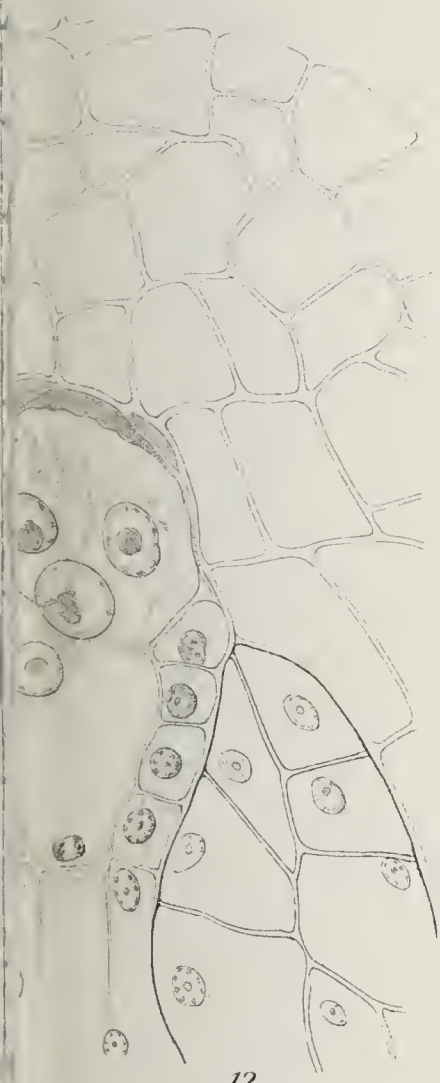
6



7



8



12



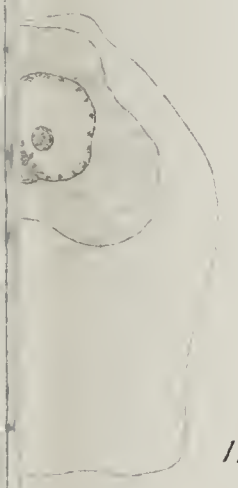
13



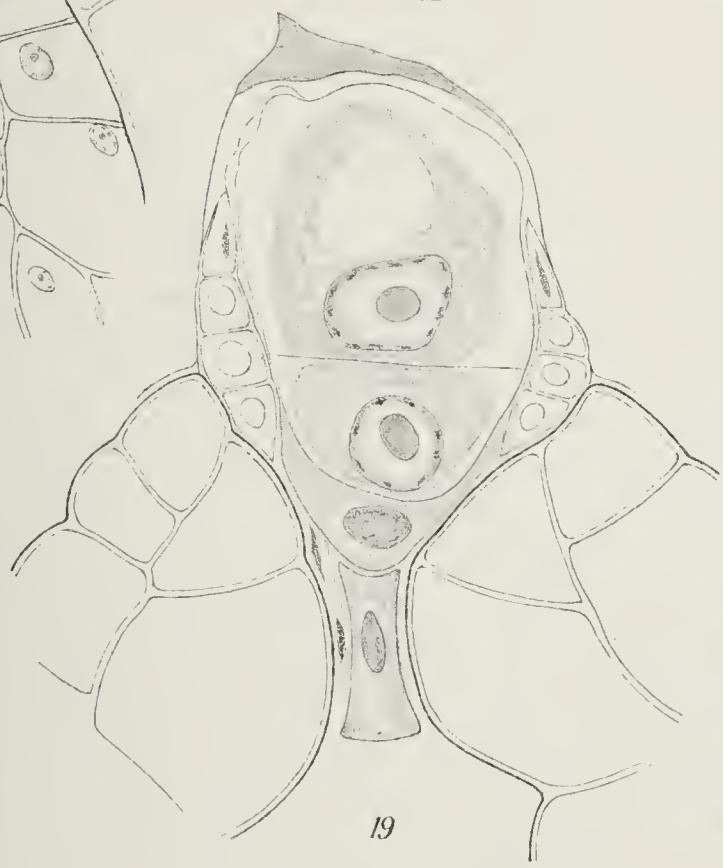
20a



20b



17



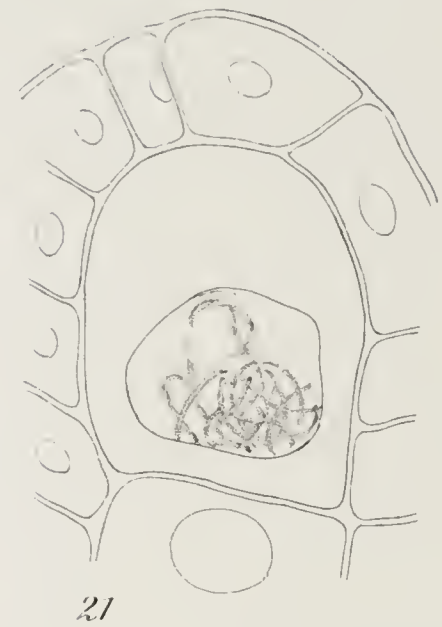
19



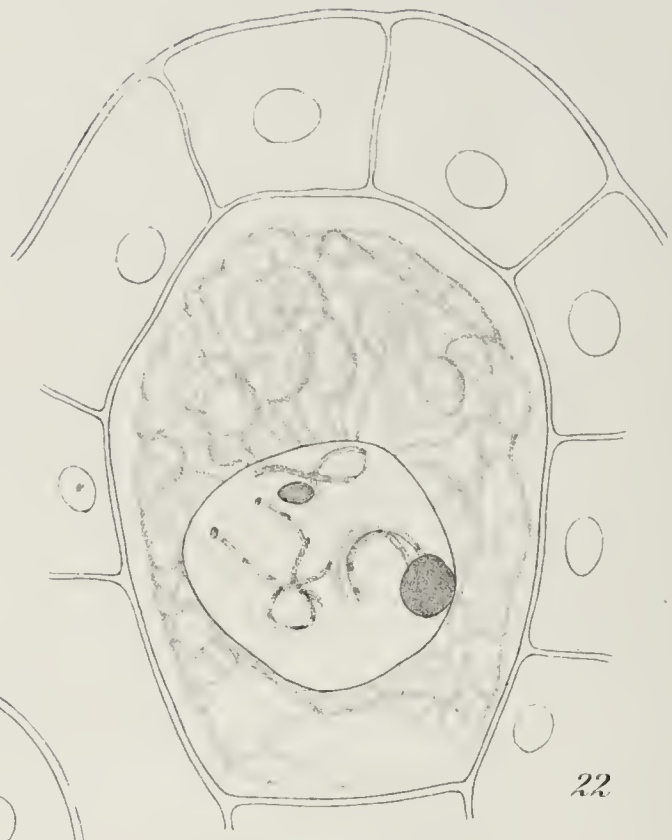
20

E. Loxie Lith. Inst. Berlin.

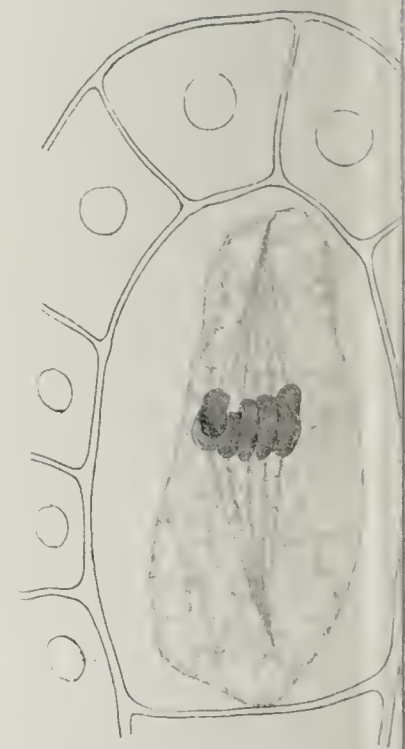
r in Jena.

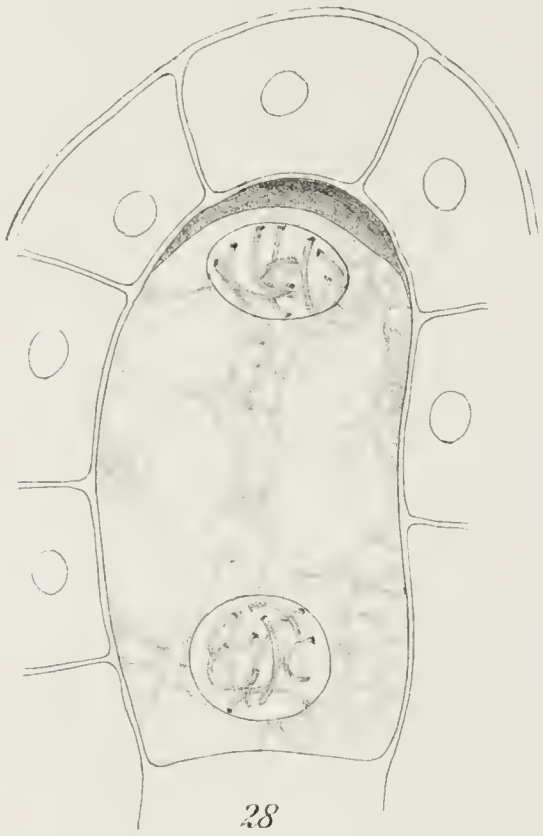


21

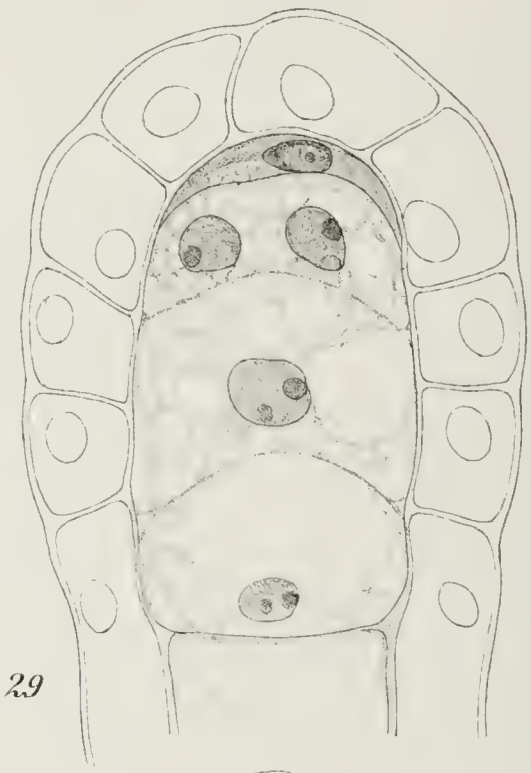


22





28



29



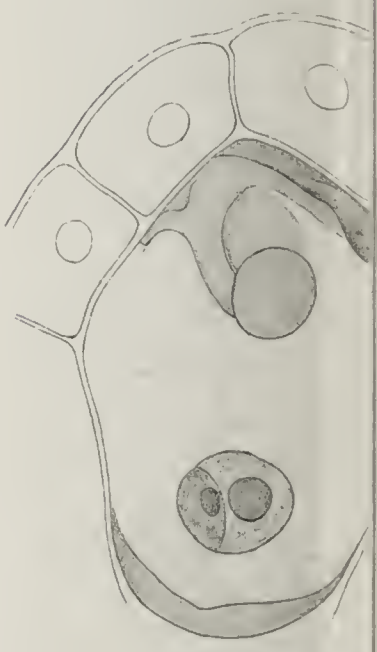
30



31



32



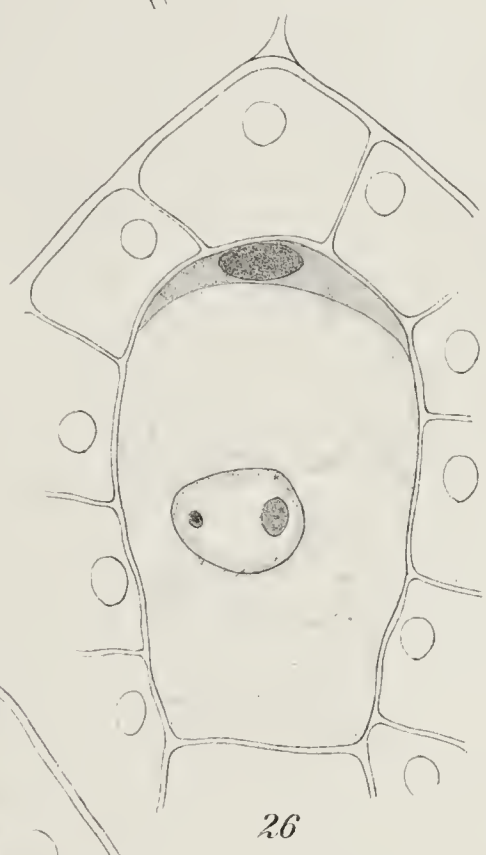
W Magnus et E Werner del.



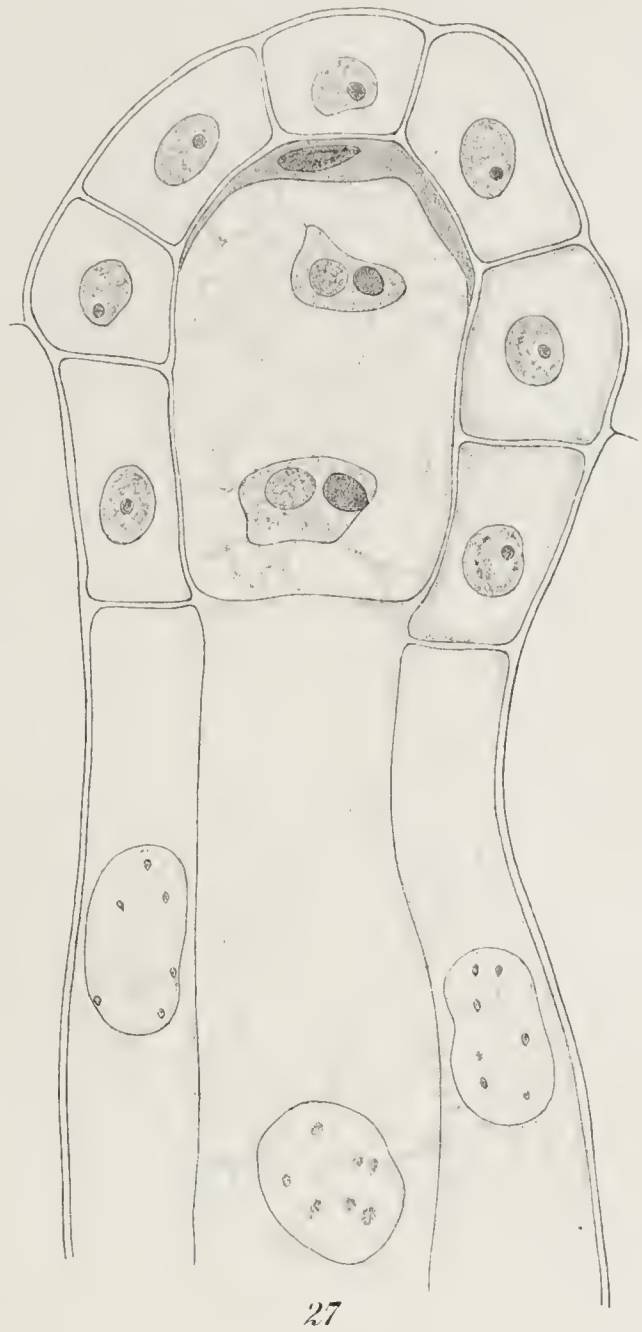
24



25



26



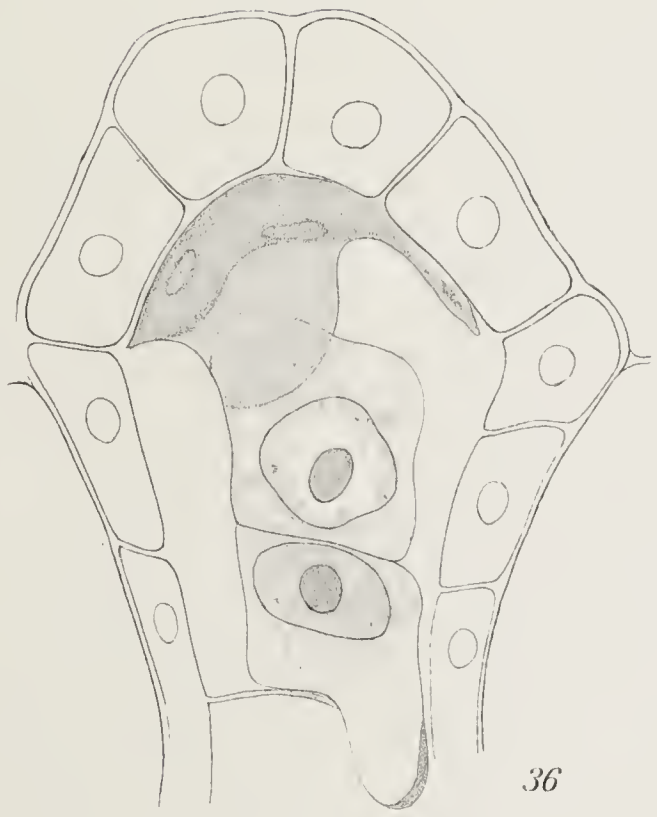
27



35



34

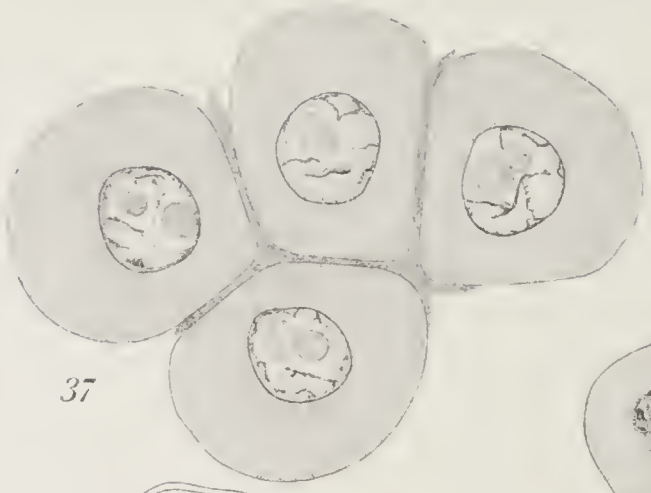


36

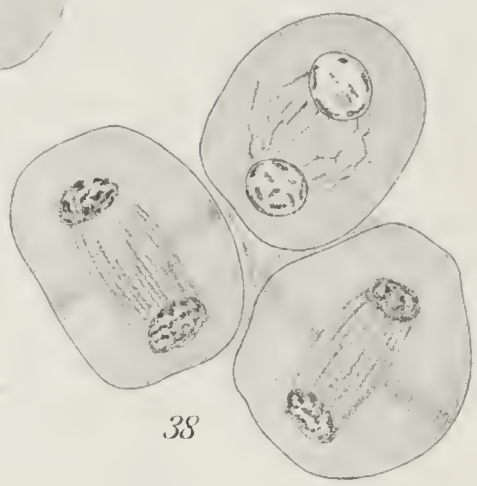
§ *Podostemon.*

E. Lowe Lith. Inst. Berlin

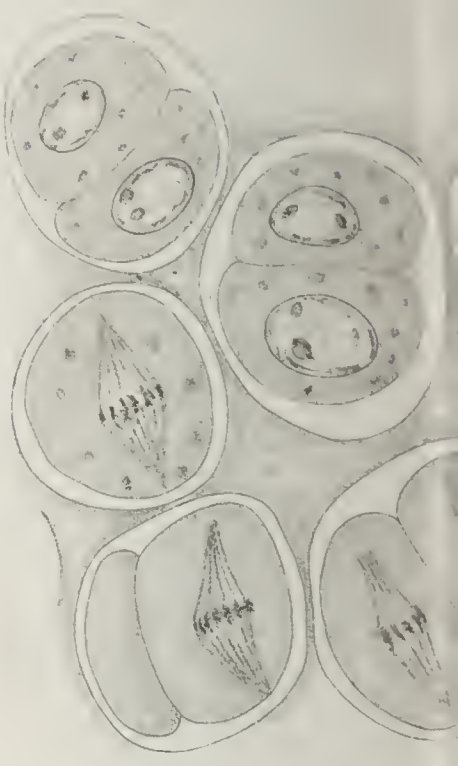
av Fischer in Jena.

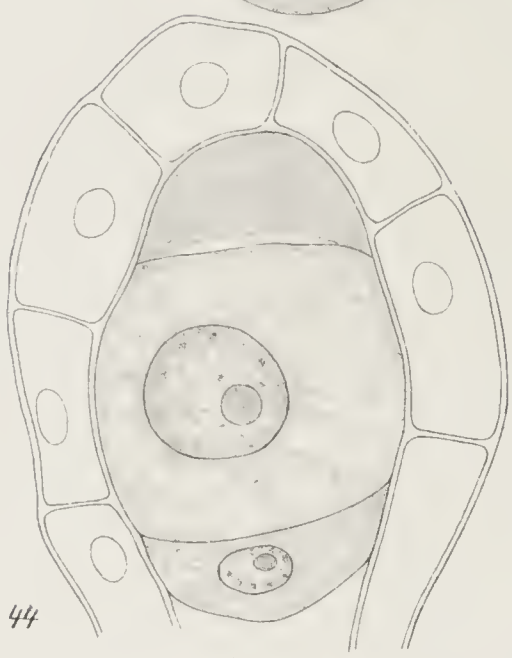


37

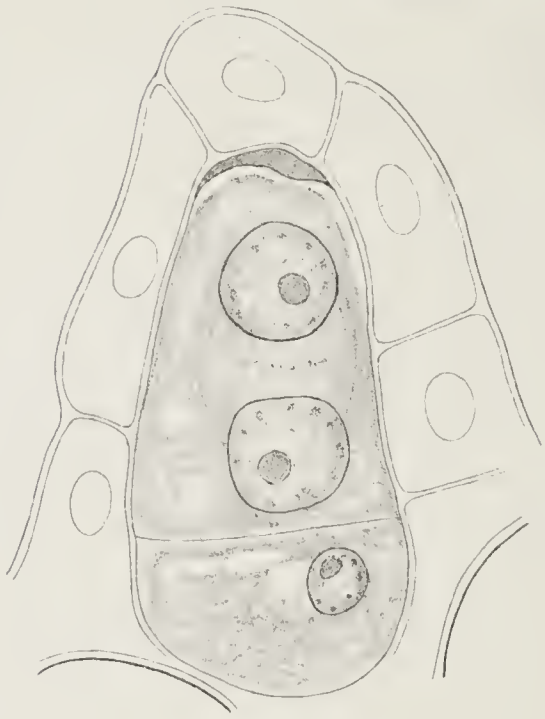


38

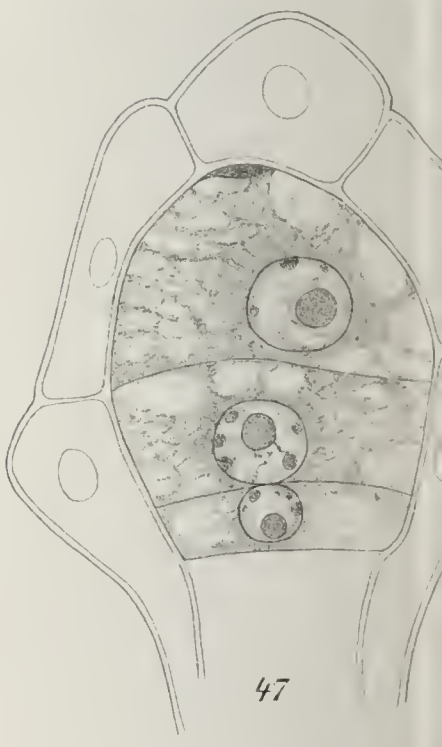




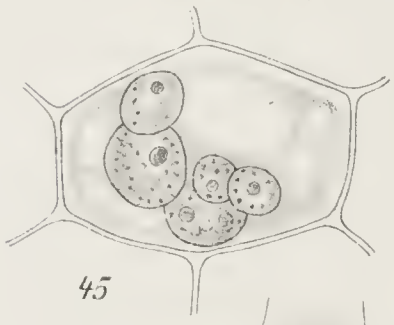
44



46



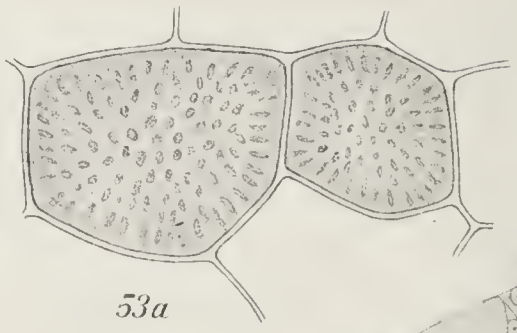
47



45



51



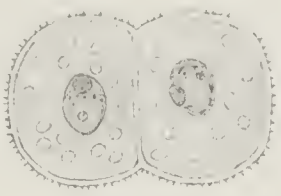
53a

W. Magnus et E. Wanner del.

Fig. 37 - 43 Podo



40a



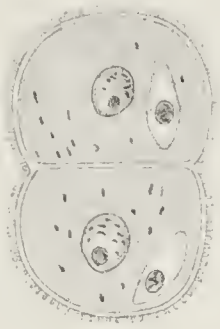
41



43



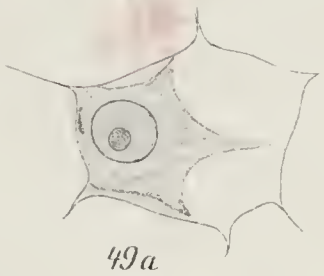
40b



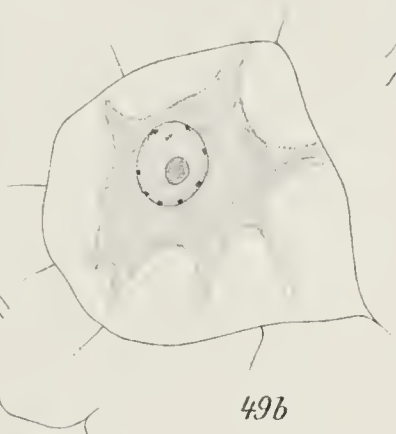
42



48



49a



49b



50



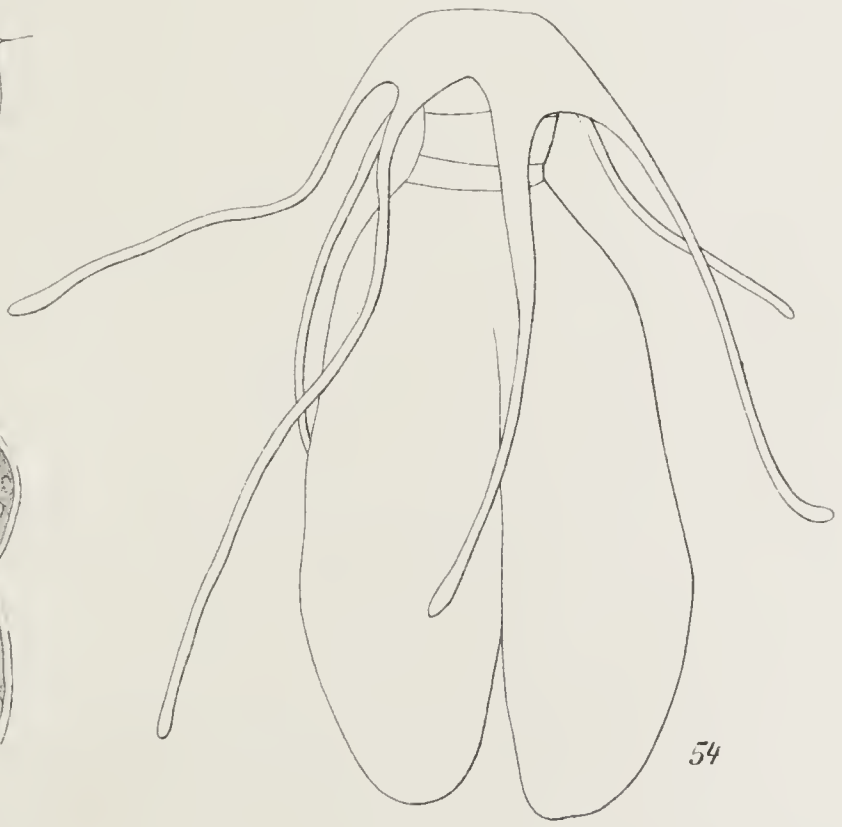
49c



52



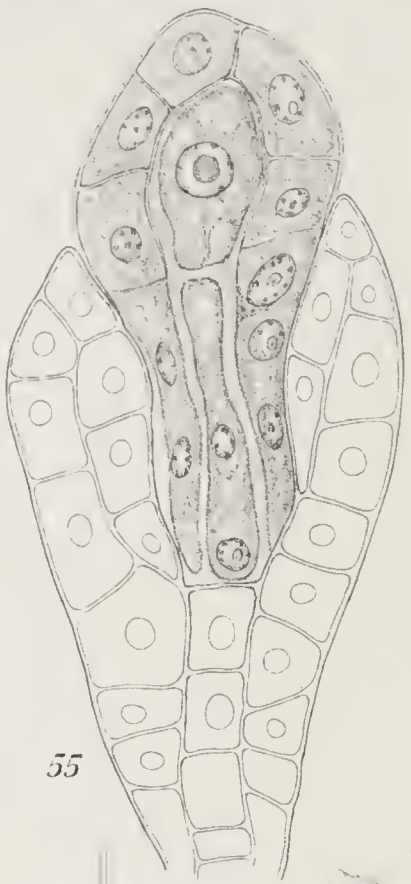
53b



54

T. 44-54 *Dicraea.*

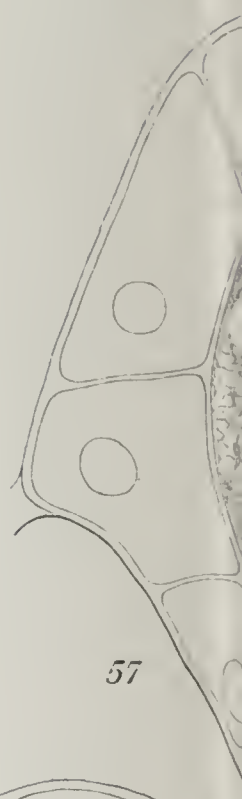
E. Laue, Lith. Inst. Berlin.



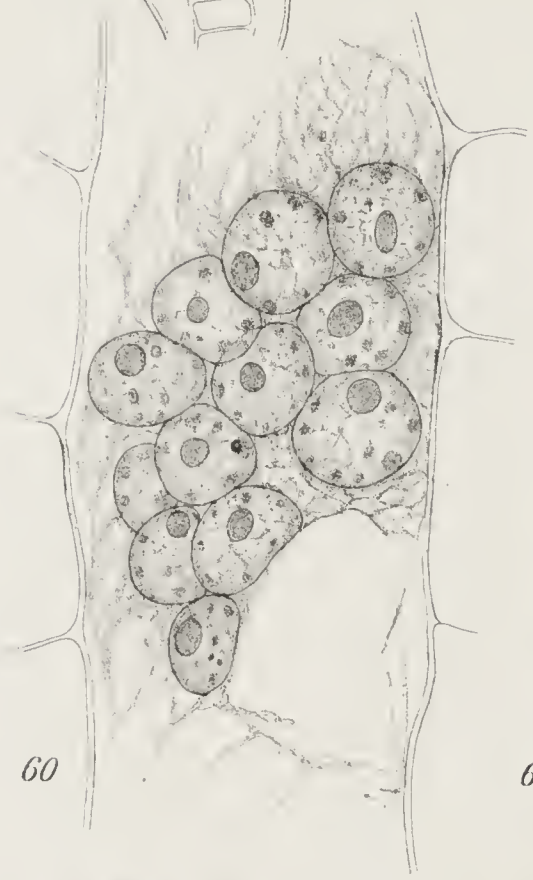
55



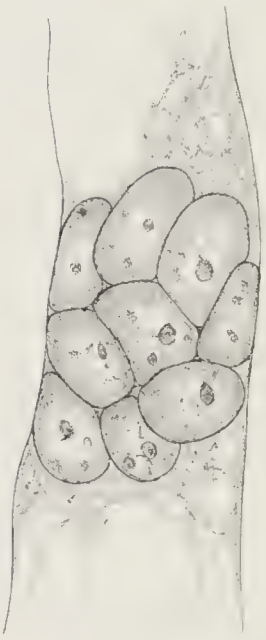
56



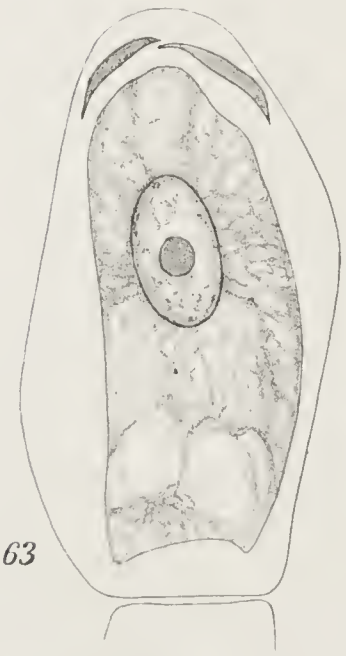
57



60



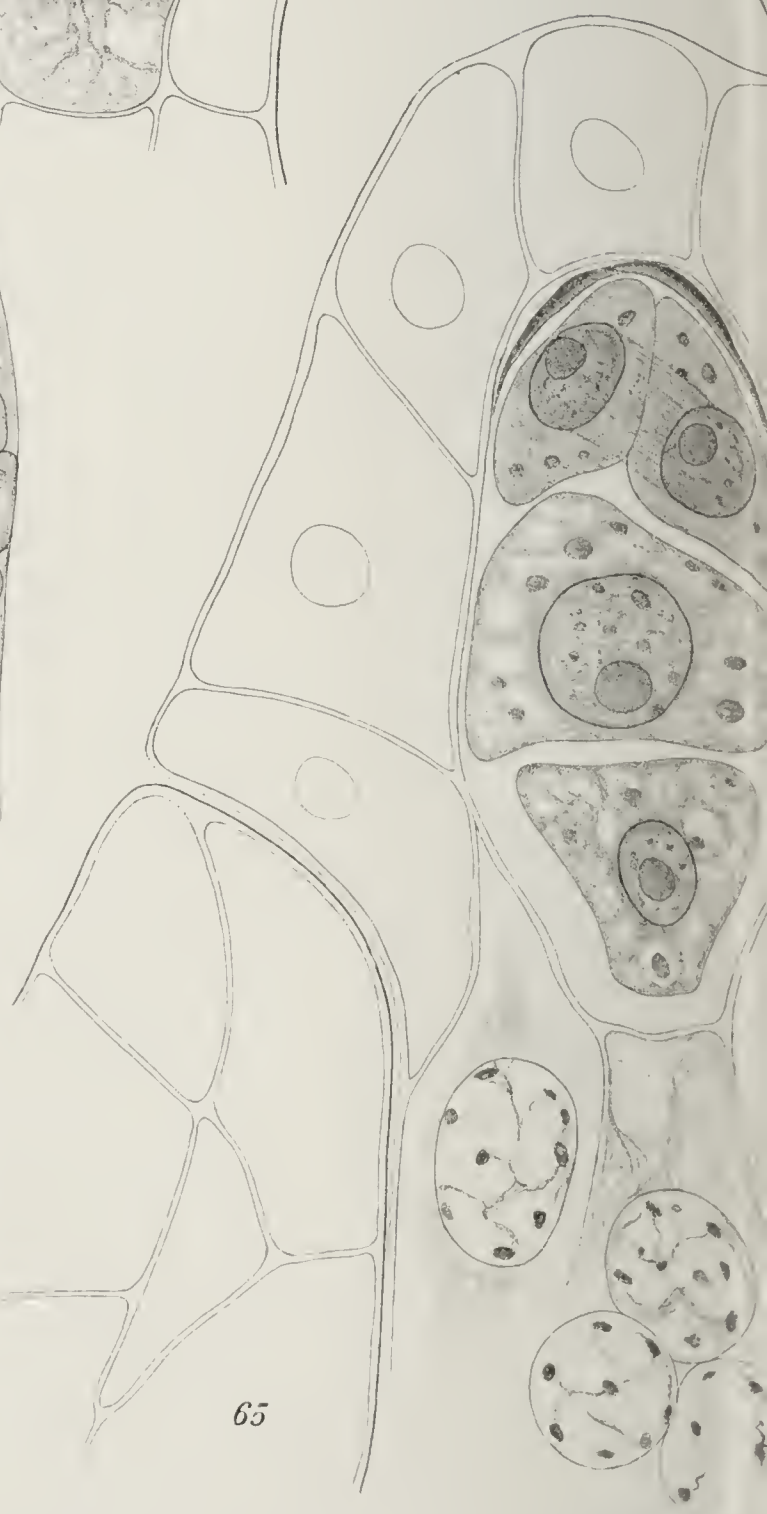
61



63



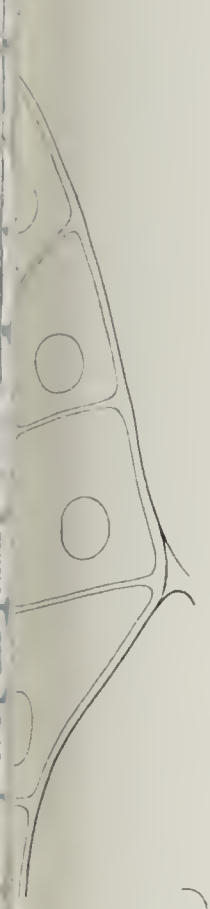
64



65

W. Magnus et E. Werdermann del.

Fig. 55-62 Hyd





58



59



62



66



67

63-67 *Farmeria.*

E. Laue, Lith. Inst. Jena.

scher in Jena.