

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 44 (1935)

Artikel: Pollen- und Embryosackentwicklung bei *Viscum album* L. und *Viscum articulatum* Burm
Autor: Steindl, Fritz
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-29543>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 11.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Pollen- und Embryosackentwicklung bei *Viscum album* L. und *Viscum articulatum* Burm.¹

Von Fritz Steindl.

Eingegangen am 1. Mai 1935.

(Arbeiten aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.
II. Serie, Nr. 17, mit 12 Abbildungen im Text und 7 Tafeln.)

Inhaltsübersicht.

| | Seite |
|--|-------|
| I. Einleitung, Fragestellung, Herkunft des Pflanzenmaterials und Untersuchungsmethoden | 343 |
| II. Untersuchungen an <i>Viscum album</i> L. | 345 |
| 1. Die männliche Blüte und die Entwicklung des Pollens | 345 |
| 2. Zusammenfassung über die Bildung der Mikrosporen | 355 |
| 3. Die weibliche Blüte und die Entstehung der Embryosäcke | 355 |
| 4. Die Bestäubung | 361 |
| 5. Die Befruchtung | 362 |
| 6. Endospermentwicklung | 363 |
| 7. Embryobildung | 365 |
| 8. Keimung | 367 |
| 9. Zusammenfassung über die Makrosporenentwicklung | 368 |
| III. Untersuchungen an <i>Viscum articulatum</i> Burm. | 369 |
| 1. Geographische Verbreitung | 369 |
| 2. Standort und Habitus | 369 |
| 3. Die männliche Blüte und die Pollenentwicklung | 370 |
| 4. Zusammenfassung und Vergleich der Pollenentwicklung mit <i>Viscum album</i> | 373 |
| 5. Die weibliche Blüte und die Embryosackentwicklung | 374 |
| 6. Befruchtung und Endosperm bildung | 380 |
| 7. Entwicklung des Embryo und Anatomie der Frucht | 381 |
| IV. Zusammenfassung der Ergebnisse | 383 |
| V. Literaturverzeichnis | 384 |
| VI. Erklärung der Tafeln | 386 |

I. Einleitung, Fragestellung, Herkunft des Pflanzenmaterials und Untersuchungsmethoden.

Infolge ihres eigenartigen Blütenbaues haben die *Loranthaceen* schon frühzeitig das Interesse der Forscher erweckt. Die ersten grösseren Untersuchungen stammen aus der Mitte des letzten Jahrhunderts; Griffith, Meyen, Schacht, Karsten, Treub, Hofmeister, Jost u. a. m. beschäftigten sich mit Vertretern dieser

¹ Ergebnisse der mit Subventionen der *Julius Klaus-Stiftung* für Vererbungs- forschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene und der *Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich* von Professor Dr. Alfred Ernst und Dr. Marthe Ernst-Schwarzenbach ausgeführten Indo- Malayischen Forschungsreise (28. Juli 1930—16. April 1931), Nr. 5.

Familie. Die meisten Arbeiten aus der damaligen Zeit versuchten eine Deutung der oft sehr reduzierten Blütenorgane zu geben. Einige wenige untersuchten die Entwicklungsgeschichte dieser Pflanzen, doch standen auch bei diesen Arbeiten morphologische Fragen im Vordergrund der Betrachtung.

Trotzdem in den letzten Jahren sich einige Forscher wie Pisek, Schürhoff usw. mit der *Pollenentwicklung* und der *Embryologie* von *Viscum album* befasst haben, wurde vorliegende Arbeit mit einer vorwiegend zytologischen Fragestellung begonnen. Dies machte eine erneute Untersuchung der ganzen Mikrosporen- und Makrosporenentwicklung notwendig. Da *V. album* streng diözisch ist, war insbesondere eine Antwort auf die Frage zu geben: Weist diese Pflanze Verschiedenheiten in Form, Grösse und Zahl ihrer Chromosomen auf, die in Beziehung stehen zur Vererbung des Geschlechts? Eine zweite Frage betrifft den Verlauf der Makrosporenentwicklung. Nach den vorliegenden Literaturangaben soll die Embryosackbildung bei *V. album* und *V. articulatum* verschieden sein und zwei verschiedenen Typen angehören. Für *V. articulatum* galt es zudem, die ersten orientierenden Untersuchungen von Treub aus dem Jahre 1883 nach verschiedenen Richtungen zu vervollständigen. So wurde auch für diese Art die ganze Pollen- und Embryosackentwicklung verfolgt und mit der unserer einheimischen *Viscoidee* verglichen.

In bezug auf das Untersuchungsmaterial ist zu sagen, dass ich mich bei der Bearbeitung von *V. album* auf die *Laubholzmistel* beschränkt habe. Das Material dazu wurde an verschiedenen Tagen aller Monate von Januar bis Oktober fixiert. Das Material von *V. articulatum* wurde von Herrn Prof. A. Ernst, anlässlich seiner Tropenreise nach dem malayischen Archipel, persönlich gesammelt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. A. Ernst für die freundliche Überlassung des Materials, sowie für seine Ratschläge während der Untersuchung herzlich zu danken.

Über die Technik der Untersuchung sei folgendes gesagt: Als bestes Fixierungsmittel für unsere einheimische Art erwies sich die Alkohol-Essigsäure nach der Zusammenstellung von Carnoy. Dieses Gemisch drang verhältnismässig rasch ein und ergab nur ganz geringe Schrumpfung des Zellinhaltes. Die spätere Färbung wurde in keiner Weise beeinträchtigt. *Viscum articulatum* wurde fixiert in absolutem Alkohol, im Fixierungsgemisch nach Fleming und in der Zusammensetzung nach Karpetschenko. Letztere Fixierung beeinträchtigte etwas die Färbungsmöglichkeit, indem die zentralen Partien die Farbe nur schlecht oder gar nicht annahmen.

Die Einbettung in Paraffin erfolgte über Xylol. Die Härte des über absoluten Alkohol eingebetteten Materials erwies sich als ungünstig für das Schneiden der Paraffinblöcke. Um die starke Härtung zu umgehen,

habe ich mit gutem Erfolg die von den Zoologen zuerst angewandte Methode über Dioxan gewählt. Mit Diaethylendioxyd (Dioxan) als Intermedium kann man die Überführung in das Paraffin schon aus einem wenig konzentrierten Alkohol vornehmen, wodurch das Material bedeutend weicher bleibt, ferner hat diese Methode den Vorteil, dass die Überführungszeit erheblich abgekürzt wird.

Als Färbungen habe ich mit Erfolg angewandt: Haematoxylin Delafield, Haematoxylin Heidenhain, Dreifachfärbung nach Flemming, sowie den neuen Farbstoff Nucplascol (Plurichrom). Als reine Kernfärbung erhielt ich sehr scharfe Bilder mit einer etwas modifizierten Methode nach Bizzozero. Ferner sei hier erwähnt, dass ich ausserordentlich schöne Chromosomenbilder mit Hilfe der Nuclealreaktion nach Feulgen und Rossenbeck erhielt. Es ist dies keine eigentliche Färbung, sondern eine Reaktion auf Thymonucleinsäure. Nähere Angaben findet man in den verschiedenen Arbeiten von Heitz, sowie in der Allgemeinen Pflanzenkaryologie von Tischler. Eingeschlossen wurden alle Präparate in Kanadabalsam. Es sei hier bemerkt, dass einige Zeichnungen von Stadien aus dem Verlauf der Embryobildung bei *Viscum album* nach Präparaten von H. Meier gezeichnet wurden. Dieser führte 1904—1906 im Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich eine Arbeit über *V. album* durch, deren Resultate jedoch nicht zur Veröffentlichung kamen.

II. Untersuchungen an *Viscum album* L.

1. Die männliche Blüte und die Entwicklung des Pollens.

Über die Entstehung und den morphologischen Bau der männlichen Blüte von *Viscum album* bestehen verschiedene Arbeiten, es seien diejenigen erwähnt von Hofmeister, Treub, Jost, sodann liegt im Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich eine unveröffentlichte Arbeit von Heinrich Meier deponiert vor. Mit der fertigentwickelten Blüte beschäftigten sich Decaisne, Schacht, Meyen, Treviranus und van Tieghem. Es sei hier in Kürze nochmals das Wichtigste über die männliche Blüte wiedergegeben.

Zwischen den charakteristisch verzweigten Laubblättern der Mistel, am Ende des vorjährigen Sprosses, stehen die männlichen Blüten. Sie zeigen im Gegensatz zu den weiblichen meist nur ein Paar von grünen Hochblättern oder Bracteen. In den meisten Fällen sind drei Blüten zu einer Infloreszenz vereinigt, sie stellt einen gestauchten Spross dar mit einer Gipfelblüte und zwei etwas tiefer liegenden Seitenblüten. Abb. 1 a zeigt diese Verhältnisse in einem Längsschnitt durch eine endständige männliche Blüte.

Die einzelne Blüte besteht aus vier, im Verhältnis zu den weiblichen Blüten ziemlich grossen, grüngefärbten Perigonblättern. Ein Querschnitt nach Goebel (Abb. 1 b) lässt erkennen, dass die an den kürzern Sei-

ten der Blüte liegenden Perigonblätter ungefähr eine dreieckige Form haben, während die an der Längsseite sich befindenden mehr trapezförmig sind.

Eine weitgehende Reduktion ist in bezug auf den Bau der Reproduktionsorgane festzustellen. Es werden keine Filamente mehr gebildet, sondern die Antheren sind mit den Perigonblättern innig verwachsen. In dieser Hinsicht steht *Viscum album* durchaus nicht vereinzelt da. Bei den *Proteaceen*, einer der *Loranthaceen* nahestehende Familie, sieht

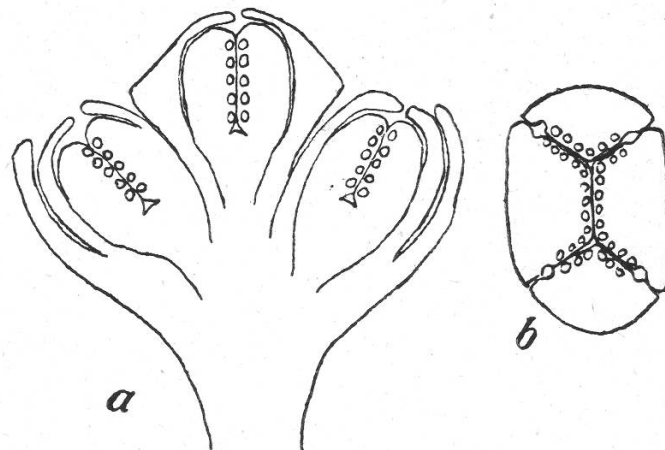


Abbildung 1.

man ein Verwachsen der Staubfäden mit den Blütenhüllblättern in mehr oder weniger starken Ausprägung. Innerhalb der Familie der *Loranthaceen* selber findet man alle Übergänge vom freien bis zum vollständig verwachsenen Filament. Bei *Eremolepis*, *Eubrachion* und *Phoradendron* sind die Staubfäden zum grössten Teil mit dem Perigon verwachsen, ebenso bei *Ginalloa*, einer mit *Viscum* näher verwandten Gattung. Eine vollständige Vereinigung zwischen Anthere und Blütenhülle findet statt bei *Arceuthobium*, *Dendrophthora* und *Viscum articulatum*. Bei *Viscum album* ist die Verwachsung schon frühzeitig eine so vollständige, dass Hofmeister, Jost und andere die Meinung vertraten, dass die Blumenblätter die Funktion der Pollenbildung übernommen hätten. Goebel und Eichler sehen darin aber nur eine Rückbildung. Eine solche tritt in starkem Masse auch im Gynäceum auf und es deutet alles darauf hin, dass die Ansicht von Goebel wohl die richtige ist.

Auf der Innenseite der Perigonblätter sitzen unregelmässig verteilt bis zu 50 Pollenkammern, die zur Reifezeit aufspringen und den Pollen direkt nach aussen entlassen. Bei *Loranthusarten*, aus den Sektionen *Heteranthus* und *Elytranthe*, die mehrere langgestreckte Antheren aufweisen, öffnen sich die Pollenkammern nicht einzeln, sondern der Pollen wird durch einen gemeinsamen Längsspalt entleert.

Die einzelnen Pollenkammern sind kugelförmige Hohlräume mit einem Durchmesser von 0,3—0,5 mm. Bezüglich der innersten Wandschicht dieser Pollenkammern schreibt Pisek (1923, S. 5): « Die in-

nerste Schicht ist jedenfalls als Tapetumschicht zu deuten, ein typisches Tapetum sowie ein Periplasmodium kommt nicht zur Ausbildung.» Diese innerste Schicht zeichnet sich durch Plasmareichtum aus, die Zellen sind sehr oft mehrkernig und die Kerne zeigen einen etwas grösseren Durchmesser als die Kerne des vegetativen Gewebes. Ein typisches Tapetum soll vorkommen bei *Phoradendron*, *Loranthus europaeus* und *Arceuthobium pusillum*, *Arceuthobium oxycedri* soll ein Periplasmodium besitzen.

Betrachten wir nun den Inhalt einer Pollenkammer im Stadium der *ruhenden Pollenmutterzellen* (Taf. 18, Fig. 1). Die Zellen liegen eng aneinandergeschlossen und lassen keinen Zwischenraum zwischen sich frei. Ihre Form ist verschieden und durch die gegenseitige Abplattung bedingt. Das Plasma ist von grober, schaumigwabiger Struktur und unterscheidet sich dadurch wesentlich von dem homogenen Cytoplasma der vegetativen Zellen. Der Kern, in zentraler Lage in der Zelle, ist rundlich bis oval geformt. In bezug auf die Kerngrösse gehört *Viscum album* wie die meisten *Loranthaceen* zu den grosskernigen Formen. Auf den ersten Blick könnte man annehmen, dass diese Grosskernigkeit in Beziehung steht zur parasitischen Lebensweise der *Loranthaceen*, doch existieren dafür keine Anhaltspunkte. Grosskernige Arten findet man auch unter den nicht parasitisch lebenden *Polycarpicae*, z. B. den *Ranunculaceae*. Die Kerngrösse der Pollenmutterzellen bei *Viscum album* variiert zwischen 20 und 24 μ , die Grösse der somatischen Kernen liegt im Durchschnitt bei 12 μ , die der Tapetenkerne im Durchschnitt bei 14—15 μ . Das Chromatin durchzieht in Form feinsten Fäden ziemlich gleichmässig den ganzen Kernraum. Der mit Hämatoxylin *Heidenhain* gefärbte Kern zeigt in diesem Stadium einen diffusen grauen Ton, der stärker tingierte Nucleolus, von einem Durchmesser von 2—6 μ , hebt sich deutlich von seiner Umgebung ab. In seinem Zentrum sieht man bisweilen noch ein kleines Scheibchen, das durch sein höheres Lichtbrechungsvermögen auffällt.

Es sei hier bemerkt, dass die Teilungen in den Blüten derselben Infloreszenz nicht gleichzeitig verlaufen. Die *Gipfelblüte* geht in der Entwicklung voraus, in ihr kann man schon Pollentetraden finden, während in den Seitenblüten noch ruhende Pollenmutterzellen zu sehen sind. Auch innerhalb derselben Blüte ist die Entwicklung eine zeitlich verschiedene. Die der Spitze zugelegenen Pollenhöhlen weisen ein sehr viel späteres Stadium auf als die mehr basal gelegenen, so dass man auf einem Längsschnitt durch eine männliche Blüte die verschiedensten Stadien hintereinander finden kann. Ein gleiches Verhalten schildert *Billings* in seiner Arbeit über die Pollenentwicklung bei *Phoradendron*arten.

Im ersten Stadium der beginnenden Reduktionsteilung, in der *Prosynapsis*, zieht sich das Chromatin an einer Stelle des Kernraumes zu-

sammen. Aus dieser Ballung gehen noch fädige Fortsätze in den Kernraum hinein, der ganze Knäuel ist noch locker und lässt zwischen den einzelnen Fäden deutliche Zwischenräume frei (Taf. 17, Fig. 1—4). Die Ballung nimmt in diesem Zustand zirka $\frac{1}{2}$ des Kernraumes ein. Bald jedoch nimmt die Kontraktion zu, die in den Kernraum ragenden Fortsätze verschwinden, ebenso die Zwischenräume zwischen den einzelnen Fäden; die Ballung ist dichter geworden und der ganze Chromatinknäuel hat ein homogeneres Aussehen angenommen. Der Nucleolus ist nur noch sichtbar, wenn er an der Oberfläche liegt, im Innern wird er durch das Fadengewirr vollständig verdeckt. In diesem Stadium, dem Höchstpunkt der Synapsis, nimmt das Chromatin noch zirka $\frac{1}{4}$ des Kernraumes ein. Kurz darauf erfolgt eine Auflockerung des Knäuels. Aus der in der Mitte der Zelle liegenden Chromatinhäufung ziehen Fäden, die eine Doppelnatur erkennen lassen, nach der Peripherie des Kernes. Sie liegen paarweise nebeneinander und in einzelnen Fällen erwecken sie den Eindruck, als würden sie sich gegenseitig korkzieherartig umschlingen. Der Nucleolus beginnt in diesem Stadium an Volumen abzunehmen. Nun kontrahieren sich die Doppelfäden, sie werden kürzer und breiter, auch ihre Färbung ist intensiver geworden. Es ragen nur noch wenige Schleifen aus dem Zentralknäuel heraus, diese Schleifen lassen ihre Zusammensetzung aus zwei Komponenten nicht mehr erkennen. — Die Kernmembran ist in diesem Stadium noch vollständig erhalten (Taf. 17, Fig. 5).

Jetzt tritt eine Segmentierung des dicken, wahrscheinlich ein kontinuierliches Band bildenden Chromatinstranges ein. Die Segmentstücke, die Chromosomen, durchbrechen die Kernwand und liegen nun frei im Zytoplasma. Der Nucleolus ist, wie nicht anders zu erwarten, vollständig verschwunden (Taf. 17, Fig. 6).

Im *Diakinesestadium* der Reduktionsteilung sind deutlich zehn Doppelchromosomen zu erkennen. Die Gemini zeigen sich als grosse, vierteilige Gebilde (Taf. 17, Fig. 7). Man erkennt auf jeder Seite der fast quadratischen Klumpen eine deutliche Einschnürung, diese Einkerbung ist auf zwei Seiten ausgesprochener als auf den andern beiden Seiten; das kommt m. E. daher, weil die homologen Partner kurze, dicke Chromosomen sind, die mit dem Rücken gegeneinander liegen (Taf. 18, Fig. 2). Die schwächere Einbuchtung wird durch die geringe Krümmung der nach aussen gerichteten Schenkel der beiden Chromosomen hervorgerufen. Die andere Einkerbung ist die Stelle, wo die Chromosomen mit dem Rücken aneinanderstossen und sich überschneiden. Zur Verdeutlichung diene die schematische Abb. 2 a.

Betrachtet man die Chromosomen der Äquatorialplatte von der Seite, so zeigen dieselben eine langgestreckte Spindelform mit einer deutlichen Einschnürung in der Mitte. Um den Formwechsel der Chromosomen von den quadratischen, vierteiligen Klumpen zu der spindel-

förmigen Gestalt zu deuten, stelle ich mir folgendes vor : An den Gemini setzen die Spindelfasern an der tiefsten Stelle der weniger stark ausgeprägten Einbuchtung an (Pfeilrichtung in Abb. 2 a). Durch den Zug der Spindelfasern wird das Chromatin, das eine gewisse Plastizität besitzen muss, in die spindelförmige Gestalt ausgezogen, die beiden Enden der Spindel zeigen eine mehr oder weniger deutliche Spitze, die ebenfalls durch den Zug der Spindelfasern hervorgerufen wird (Taf. 17, Fig. 8). Abb. 2 b gibt diesen Zustand wieder.

Die einzelnen Chromosomen liegen, von der Seite gesehen, sehr dicht aneinander, so dass auf diesem Stadium eine Zählung nicht gut möglich ist.

Die Trennung der Homologen erfolgt in der Weise, dass die seitliche Querteilung stärker wird, schliesslich durchgehend wird und so eine Querteilung des Geminus erfolgt. Diese Trennung scheint sehr rasch zu verlaufen, denn in meinen zahlreichen Präparaten fand ich nur wenige Stadien, die das Auseinanderweichen zeigen (Taf. 17, Fig. 9), dafür sind die vorhergehenden und die nachfolgenden Stadien zahlreich vertreten.

In bezug auf die *achromatische Spindelfigur* meldet Billings (1923, S. 987) eine Eigentümlichkeit bei *Phoradendron villosum*. In der Metaphase der heterotypischen Teilung zeigt sich ein mit Eisenalaun-Hämatoxylin dunkel gefärbter Sektor, der sich von Pol zu Pol zieht. Er besteht aus Granulae und ist beidseitig von nicht tingiertem Plasma umgeben. *Viscum album* verhält sich in dieser Beziehung normal, irgendeine gefärbte Zone zwischen den Polen lässt sich nirgends feststellen.

Kehren wir zur heterotypischen Teilung bei *V. album* zurück. Schon kurz nach der Trennung der Homologen tritt die Längsspaltung der Chromosomen ein. Diese beginnt an dem, dem Pol abgewendeten Ende jedes einzelnen Chromosoms (Taf. 17, Fig. 10) und schreitet rasch zum polaren Ende fort. Kurze Zeit noch bleiben die polaren Enden vereinigt, um sich dann, wahrscheinlich durch eine gegenseitige Drehung, kreuzweise übereinanderzulegen. Diese Form ist sehr charakteristisch und bleibt erhalten, bis die Chromosomen den Pol erreicht haben. An jeden Pol gelangen also zehn solcher Kreuzfiguren, d. h. je zwanzig Chromosomen-Längshälften (Taf. 17, Fig. 11), (Taf. 18, Fig. 3).

Da *V. album* eine streng getrenntgeschlechtliche Pflanze ist, wurde ganz speziell auch die Frage über das Vorhandensein von *Geschlechtschromosomen* in den Aufgabenkreis der Untersuchung einbezogen.

Geschlechtschromosomen wurden zuerst im Tierreich gefunden.

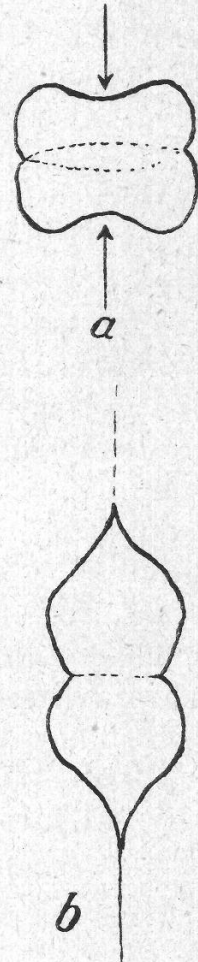


Abbildung 2.

Schon 1891 berichtet H e n k i n g über ein chromosomenähnliches Gebilde, das er in der Hälfte der Spermatiden eines Insekts, *Pyrrhocoris apterus*, gesehen hat; er hielt diesen Körper allerdings für einen Nucleolus. Bald aber wurde dieses Gebilde auch bei andern Insekten gefunden und M c' C l u n g hat die Vermutung ausgesprochen, dass dieses *akzessorische Chromosom*, denn als solches stellte es sich heraus, in Beziehung stehe zur sexuellen Differenzierung. In der Folge wurden nun von verschiedenen Zytologen Geschlechtschromosomen festgestellt bei *Echinodermen*, *Mollusken*, *Nematoden* und *Vertebraten* (Vögel und Mensch). In den meisten Fällen wurde das männliche Geschlecht als *heterogametisch* befunden. Es war nun naheliegend, auch getrenntgeschlechtliche *Pflanzen* auf das Vorkommen von Geschlechtschromosomen zu untersuchen. C. E. A l l e n fand als Erster 1917 bei dem Moos *Sphaerocarpus Donnellii* Geschlechtschromosomen im Pflanzenreich. Der Sporophyt von *S. Donnellii* besitzt acht Chromosomenpaare, darunter ein XY Paar von ungleicher Grösse. In der Reduktionsteilung bei der Sporenbildung werden das X und Y Chromosom voneinander getrennt und im zweiten Teilungsschritt längsgespalten. Die Sporen mit dem X Chromosom werden zu weiblichen Gametophyten und die Sporen mit dem Y Chromosom entwickeln sich zu männlichen Gametophyten. — 1919 fand Miss S c h a c k e bei *Sph. texanus* ein gleiches Verhalten, und in der Folge wurden bei andern Moosen auch Geschlechtschromosomen gefunden. Die Untersuchungen dehnten sich natürlicherweise auch auf die Angiospermen aus. C o r r e n s vertrat schon 1907 auf Grund seiner *Bryonia*-Versuche die Ansicht, dass zweierlei Pollenkörner gebildet würden. Später gelang S a n t o s (1923, 1924) der Nachweis der Heterogametie bei *Elodea canadensis*. Er fand im Diakinesestadium bei männlichen Pflanzen vierundzwanzig Gemini, darunter ein XY Paar, d. h. ein Paar, bei dem sich die Homologen durch verschiedene Grösse auszeichnen. Die weibliche Pflanze weist an Stelle des XY Paares zwei Chromosomen von gleicher Grösse auf. — Dieser Typus scheint bei den Angiospermen der häufigste zu sein, er wurde später auch bei den folgenden Pflanzen festgestellt: *Populus*, *Salix*, *Morus*, *Cudrania*, *Humulus*, *Cannabis*, *Urtica*, *Daphniphyllum*, *Datisca*, *Valeriana*, *Trichosanthes*, *Hydrilla* und *Trachycarpus*.

Ein anderer Typus, der XO Typ, ist dadurch charakterisiert, dass die männlichen Gameten eine verschiedene Chromosomenzahl erhalten. Eine Pollenmutterzelle würde beispielsweise haploid fünf Chromosomen besitzen; daraus entwickelt sich eine Tetrade von je zwei Pollenkörnern mit zwei und mit drei Chromosomen. Die weibliche Pflanze besitzt in diesem Falle sechs Chromosomen, die gleichmässig verteilt werden, so dass die Eizelle schliesslich drei haploide Chromosomen aufweist. Durch Befruchtung mit einem zweichromosomigen Pollenkorn erhält die Zygote fünf Chromosomen und es entwickelt sich also eine

männliche Pflanze. Nach einer Befruchtung mit einem dreichromosomigen Pollenkorn weist die Zygote sechs Chromosomen auf und es bildet sich in diesem Falle eine weibliche Pflanze aus.

Nach Winge soll sich die Pollenbildung von *Vallisneria* nach dem XO-Typus vollziehen; die Richtigkeit seiner Angabe wurde indessen später von Jørgensen angezweifelt. Bei *Dioscorea sinuata* soll der beschriebene Typus nicht sicher erwiesen und bei *D. caucasica* sollen sogar keine Geschlechtschromosomen gefunden worden sein. Auch Untersuchungen an *Xantophyllum piperitum* sollen, in bezug auf diesen Mechanismus der Geschlechtschromosomen, nicht unbestritten sein. Es erscheint also fraglich, ob dieser Typus bis jetzt überhaupt mit Sicherheit bei den Pflanzen festgestellt worden ist.

Der dritte bekannte Typus ist der XY_n Typ. Seine Eigentümlichkeit besteht darin, dass einem grossen X Chromosom zwei kleinere Y Chromosomen gegenüberstehen. Die beiden Y Chromosomen sind bei *Rumex acetosa* an den beiden Enden des grossen, hufeisenförmigen X Chromosom angeheftet. In der Reduktionsteilung trennt sich das grosse von den beiden kleinen Chromosomen. Je zwei Mikrosporen enthalten am Ende der Meiosis ausser den Autosomen, ein X Chromosom, die andern zwei besitzen ausser den Autosomen an Stelle des X Chromosoms zwei Y Chromosomen. Die Eizelle besitzt ein grosses X Chromosom, wird sie befruchtet durch eine Gamete, die die beiden Y Chromosomen enthält, so entsteht eine männliche Pflanze; aus der Befruchtung durch ein Pollenkorn mit dem X Chromosom resultiert eine weibliche Pflanze. Dieser Typus wurde zuerst bei *Rumex acetosa* gefunden und im Verlauf weiterer Untersuchungen noch bei folgenden Rumexarten festgestellt: *R. thyrsiflorus*, *R. arifolius*, *R. tuberosus*, *R. nivalis*, *R. hispanicus* und *R. rugosus*.

Trotz sorgfältiger Untersuchungen gelang es bei weiteren getrenntgeschlechtlichen Pflanzen, z. B. *Mercurialis*, *Spinacea*, *Bryonica dioica*, *Ribes alpinum*, nicht, Geschlechtschromosomen nachzuweisen; es geht also daraus hervor, dass nicht alle diözischen Pflanzen ein morphologisch unterscheidbares Heterochromosomenpaar besitzen. Bei den Angiospermen hat sich in fast allen Fällen das männliche Geschlecht als das heterogametische erwiesen. Meines Wissens ist bis heute nur ein Fall bekannt, *Fragaria*, wo das weibliche Geschlecht heterogametisch ist.

Es war nun meine Aufgabe, zu untersuchen, welcher Typus von Geschlechtschromosomen eventuell für *Viscum album* in Frage käme.

Bezüglich des XY Typus, Verschiedenheit in der Grösse der Chromosomen eines Paares, konnte ich feststellen, dass ein solches Verhalten nicht vorliegt. Im Diakinesestadium, das sich für diese Beobachtung am besten eignet, fand ich keine Grössen- und Formunterschiede. Die zehn Gemini zeigen sich von fast quadratischer Form, die durchgehend

die gleiche ist. Wenn sich auch innerhalb der einzelnen Äquatorialplatten etwas unterschiedliche Grössen zeigen, so sind dies Zufälligkeiten, bedingt durch die Lagerung der Chromosomen, sei es, dass gelegentlich ein Chromosom etwas schief zur Beobachtungsebene liegt, oder sei es, dass ein solches auf einer Kante steht und daher grösser oder kleiner erscheint als sein Partner. Eine durchgehende, in allen Äquatorialplatten auftretende Verschiedenheit in Form und Grösse konnte ich nicht feststellen. Auch im Diasterstadium zeigen sich zwischen den beiden Platten keine Unterschiede.

Der XO Typ ist von mir ebenfalls nicht beobachtet worden. In der Diakinese sind alle zehn Chromosomen bivalent, man erkennt sehr deutlich die beiden Partner eines jeden Geminus (Taf. 18, Fig. 4). Im Diasterstadium zählte ich an zahlreichen Präparaten je zehn Chromosomen an jedem Pol, ein Unterschied in der Chromosomenzahl bei der Reduktionsteilung war also nicht zu finden.

Aus dem Vorhergehenden ist zu entnehmen, dass der *Rumextypus* für *Viscum* ebenfalls nicht in Frage kommen kann, da auch er eine Verschiedenheit in der Chromosomenzahl während der Meiosis zur Voraussetzung hat.

Zusammenfassend ist zu sagen, dass ich bei der Mikrosporenbildung von *Viscum album* keine morphologisch unterscheidbaren Geschlechtschromosomen gefunden habe.

Es ist daher interessant, dass F. H. Billings für zwei *Viscoideen*, *Phoradendron villosum* und *Ph. flavescens* den bis jetzt im Pflanzenreich noch nicht sicher festgestellten XO Typ gefunden haben will. Er gibt an, dass bei der Reduktionsteilung zehn Chromosomen zu einem Pol und deren elf zum andern wandern. Ein Chromosom wurde also nicht geteilt, sondern ging als Ganzes zum Pol. Im Diakinesestadium fand er zehn bivalente und ein univalentes Chromosom. Letzteres unterscheidet sich von den übrigen dadurch, dass es schmaler und überhaupt von kleinerer Gestalt ist. In der weiblichen Pflanze stellte Billings fest, dass zu jedem Pol zehn Chromosomen wandern. Auch hier ist das männliche Geschlecht das heterogametische. In somatischen Teilungen fand er bei männlichen Pflanzen einundzwanzig Chromosomen, bei weiblichen deren zwanzig.

Kehren wir nun wieder zur Reduktionsteilung bei *Viscum album* zurück. Wir haben gesehen, dass an jedem Pol zehn kreuzförmige Chromosomen angelangt sind. Diese werden nun aufgelöst und zeigen folgendes Bild: Das Chromatin bildet kleine Schollen, Inselchen, deren Anzahl noch längere Zeit festzustellen ist, es sind deren zwanzig, entsprechend den zwanzig Chromosomen-Längshälften (Taf. 17, Fig. 12). Da die Interphase nur von sehr kurzer Dauer ist, wird kein eigentlicher Kern gebildet, sondern aus den einzeln nebeneinanderliegenden Chromatinschollen gehen wieder zwanzig Chromosomen hervor (Taf. 17, Fig. 13 und

Taf. 18, Fig. 5). Diese zeigen eine weitgehende Verschiedenheit von den Chromosomen der ersten Teilung. Sie sind zum Teil von V-förmiger Gestalt oder sie liegen als langgestreckte Stäbchen im Plasma. Sehr bald ordnen sich diese Chromosomen in die Äquatorialplatte ein (Taf. 17, Fig. 14), um auseinanderzuweichen. Die Achsen der beiden Teilungsfiguren stehen meist senkrecht zueinander und nur ausnahmsweise liegen sie parallel (Taf. 17, Fig. 15 und Taf. 18, Fig. 6). Am Schlusse der Reifeteilung sind die vier Kerne gleichmässig im Plasma verteilt, sie stehen in den vier Ecken eines Tetraeders.

Wir sehen also nach der zweiten Teilung sehr deutlich je zehn V-förmige Chromosomen an den Enden von zwei senkrecht aufeinanderstehenden Achsen des kugeligen Plasmakörpers. Die Chromosomen liegen mit ihrer Umbiegungsstelle gegen die Plasmahaut hin; die Schenkel der einzelnen Chromosomen sind nur sehr wenig auseinander gespreizt, so dass wir, wenn sie sich im Querschnitt darbieten, je zwei dicht aneinanderliegende Punkte sehen. Je zehn Chromosomen stehen also büschelartig einander gegenüber, sie konvergieren nach einem Punkte hin und zeigen so ein sehr charakteristisches Bild (Taf. 17, Fig. 16).

Bis jetzt ist noch keine Zellbildung erfolgt (Taf. 17, Fig. 17). Sie setzt aber nach dem oben geschilderten Bilde ein, und zwar erfolgt die Membranbildung *simultan*. Während der zweiten Teilung ist die achromatische Spindelfigur nur sehr schwach sichtbar. Nach der Kernbildung erfährt die Tonnenfigur in der Mitte zwischen je zwei Kernen eine Verdichtung des Plasmas, diese Membrananlage vergrössert sich und wächst um die einzelnen Kerne herum. Von der Peripherie her schnürt sich das Plasma etwas ein, so entsteht eine Aufteilung in vier Portionen mit je einem Kern, die typische Tetradenfigur ist damit zustande gekommen (Taf. 17, Fig. 18). Der Kern ist im Verhältnis zum umgebenden Plasma noch sehr gross, er nimmt fast die Hälfte des Raumes ein, er zeigt ein kompaktes, feinkörniges Aussehen. Die Exine ist recht dünn und lässt noch keine Struktur erkennen, die Intine liegt ihr in feiner Schicht an. Die einzelnen Pollenkörner lösen sich nun aus dem Viererverband los und bevor sich ihr Kern zu einer Teilung anschickt, hat die Exine stark an Dicke zugenommen. In diesem Zustand sind auch die feinen, stacheligen Hervorwölbungen zu erkennen, ebenso sind drei Austrittsporen sichtbar (Taf. 17, Fig. 19 und Taf. 18, Fig. 7).

Die Teilung des progamen Kernes in der Mikrospore zeigt die Chromosomenform, wie wir sie von der zweiten Teilung her kennen (Taf. 17, Fig. 20 und 21). In der Äquatorialplatte liegen wieder die zehn dünnen, schlanken Chromosomen, ihre Anzahl lässt sich hier nicht so leicht feststellen, da die Chromosomen im Verhältnis zum Raum relativ gross sind, am besten sieht man ihre Zehnerzahl im Diasterstadium (Taf. 18, Fig. 8 bis 10). Der Teilung folgt die Zellbildung nach, eine äusserst

feine, schwer sichtbare Trennungswand zerlegt das Pollenkorn in eine *generative* und in eine *vegetative* Zelle (Taf. 18, Fig. 11 und 12). Das Einwandern der generativen Zelle in die grössere vegetative habe ich in meinen Präparaten nicht beobachtet. Ich folge in diesem Punkt den Ausführungen von G. Wefelscheid (1911, S. 8): « Nachdem die generative Zelle sich an der Pollenwandung mehr oder weniger abgerundet hat, streckt sie sich gegen die Mitte des Pollenkornes, wobei ihr Kern sich am vordern Ende befindet und das Cytoplasma in einem längeren Schweife nachfolgt; eine kleine Kappe von Cytoplasma lag in der Regel am vordern Ende dem Kerne auf. Vom vegetativen Kern sind auf diesem Entwicklungsstadium häufig nur noch Spuren nachweisbar. Im reifen Pollenkorn nahm die generative Zelle meist eine spindelförmige Gestalt an. » Hierzu ist zu bemerken, dass ich in meinen Präparaten den vegetativen Kern stets wohlausgebildet neben dem generativen fand und von einer Degeneration desselben nichts zu sehen war (Taf. 17, Fig. 23 und 24, Taf. 18, Fig. 13). Der zeitliche Verlauf der Pollenentwicklung ist folgender: In Material, das am 3. August fixiert wurde, fand ich alle Stadien der ersten und zweiten Teilung, sowie Pollentetraden; Ende August, sowie in den ersten Tagen des Septembers findet im Pollenkorn die Teilung des progamen Kernes statt. Der Pollen überwintert im zweikernigen Stadium und stäubt je nach Witterung in den ersten Tagen des März aus, wie dies auch Pisek (1923, S. 10) angibt.

Auf eine merkwürdige Erscheinung im Verlauf der Reduktionsteilung in der Mikrospore sei hier noch hingewiesen. Vor der Trennung der Homologen, also in der Äquatorialplatte der heterotypischen Teilung, konnte ich an verschiedenen Präparaten eine Chromatinabschnürung beobachten. Ein Chromosom zeigt an einem Ende ein keulenförmiges Köpfchen, dieses trennt sich nach und nach vollständig los, so dass es als selbständiges, rundes Körperchen erscheint. Bei der « Nuclealfärbung » nach Feulgen und Rossenbeck konnte das Lostrennen sehr schön beobachtet werden. Zunächst bestand zwischen dem Chromosom und dem Köpfchen noch eine gefärbte Chromatinverbindung, mit zunehmender Entfernung wird die Verbindung dünner, daher auch weniger tingiert, zuletzt ist sie nur noch als dünner Faden sichtbar, dann verschwindet auch dieser, das Chromatinstück liegt frei im Plasma. Merkwürdigerweise ist von dem abgetrennten Stück im Diasterstadium, sowie im weiteren Verlauf der Entwicklung nichts mehr zu sehen. Es lag nahe, diese Erscheinung mit der Geschlechtsbestimmung in Beziehung zu setzen, dies kommt aber nicht in Frage, da ich das Abtrennen während der Reduktionsteilung nach beiden Polen hin sah, ebenso beobachtete ich das gleiche bei der Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle. Diese Chromatinabstossung wurde auch nicht in allen Kernteilungen festgestellt, es dürfte sich um eine Störung der

normalen Teilung, also um einen pathologischen Vorgang handeln. Billings findet zwar bei *Phoradendron* auch Granulae, aber auch er beobachtete sie nicht in allen Teilungen. Ein direktes Abtrennen von einem Chromosom sah er nicht, doch sagt er in seiner Arbeit (1932, S. 986): « Larger granules or dwarf nuclei might well have been organized from chromosomes though the transformation into such was not observed. » Es wäre interessant zu erfahren, ob diese Erscheinung auch bei andern *Viscoideen* zu beobachten ist.

2. Zusammenfassung über die Bildung der Mikrosporen.

Die männliche Blüte zeigt eine starke Reduktion der Reproduktionsorgane, die Antheren verwachsen sehr frühzeitig und vollständig mit den vier Perigonblättern, es kommt nicht zur Ausbildung von Filamenten. Auf der Innenseite der Perigonblätter liegen unregelmässig verteilt die Pollenkammern. Bei der Reife springen dieselben auf und entlassen den Pollen nach aussen.

Die Pollenmutterzellen zeichnen sich durch sehr grosse Kerne aus. Die Synapsis zeigt keine Besonderheiten. Die zehn *Gemini* sind als grosse, quadratische Chromatinklumpen mit seitlichen Einschnürungen sichtbar. Die Reduktionsteilung erfolgt im ersten Teilungsschritt. Auf dem Wege zum Pol werden die Chromosomen längsgespalten, ihre Längshälften legen sich kreuzförmig übereinander und gelangen so an den Pol. Hier wird kein eigentlicher Interphasenkern gebildet. In der zweiten Teilung, deren Achsen meistens senkrecht zur ersten stehen, werden die Chromosomen gleichmässig verteilt. Diese Chromosomen sind schlank und V-förmig, ihre Schenkel sind wenig gespreizt. Nach der zweiten Teilung erfolgt die Zellbildung, die zur typischen Tetradenfigur führt. Hierauf erfolgt die Loslösung aus dem Verband. Die Exine ist ziemlich derb und mit feinen Stacheln besetzt, es sind drei Austrittsporen vorhanden.

Der Teilung des progamen Kernes folgt eine Zellteilung; die Trennungswand ist sehr dünn und schwer sichtbar. Das Pollenkorn überwintert im zweikernigen Stadium. Erst nach der Bildung des Pollenschlauches, aber noch innerhab des Pollenkornes, teilt sich der generative Kern und erst nach dieser Teilung treten die Kerne in den Pollenschlauch ein.

3. Die weibliche Blüte und die Entstehung der Embryosäcke.

Der Verlauf der Blütenbildung der weiblichen Pflanzen von *Viscum album* ist in der Hauptsache von Hofmeister und Jost geschildert worden. Sie geschieht nach Jost in der Weise, dass die peripheren Teile des Vegetationspunktes verstärktes Wachstum zeigen, das Knospenende also tiefer zu liegen kommt und später von einem Ringwulst umschlossen wird. Dieser Ringwulst ist der unterständige Frucht-

knoten, auf dem die Perigonblätter inseriert sind. Auf der von den Perigonblättern umschlossenen Seite befinden sich zwei Karpelle, die frühzeitig, anfangs Juli, miteinander verwachsen, ihre obere Endigung bilden das *Narbengewebe*. Die Karpelle, die in ihrem ersten Verwachstumsstadium noch einen Spalt zwischen sich erkennen lassen, verwachsen in der Folge auf ihrer ganzen Länge zu einem einheitlichen Gewebekomplex. Am basalen Ende der Verwachstungsstellen liegen die Embryosackmutterzellen.

Abb. 3 a zeigt eine Endknospe mit drei Blüten, bei denen die Karpelle C noch deutlich getrennt sind, darüber befinden sich die Perigonblätter Pe. Die Mittelblüte ist von zwei Paar Brakteen, Br₁, Br₂ geschützt. S sind die Seitenblüten.

In Abb. 3 b sehen wir die Karpelle bereits verwachsen, nur noch der ehemalige Spaltengrund ist zu erkennen.

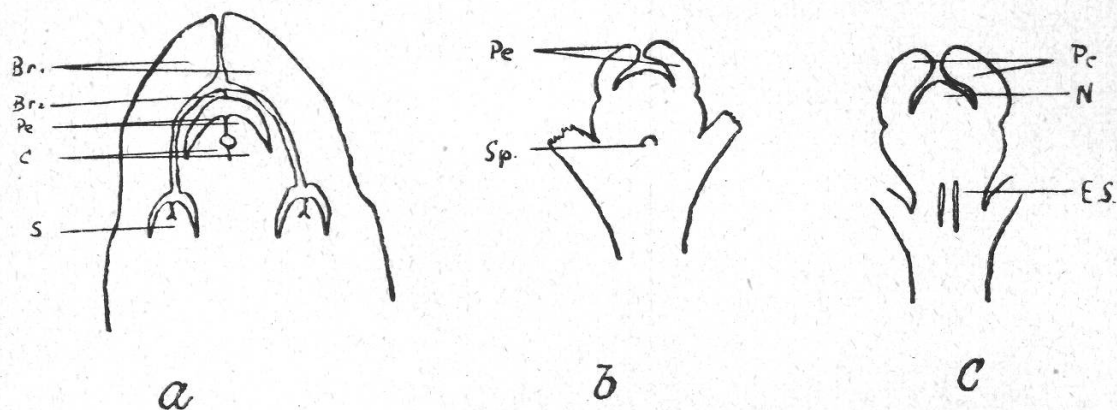


Abbildung 3.

Abb. 3 c gibt eine fertige Blüte wieder und zeigt die Lage der Embryosäcke und zwischen den Perigonblättern Pe die Narbe N.

Haben wir bei der männlichen Blüte eine weitgehende Reduktion im Aufbau gefunden, so sehen wir dasselbe auch hier. Während bei *Loranthus spaerocarpus* (*Macrosolen cochensinensis*) noch eine freie Zentralplacenta am Grunde des Fruchtknotens vorhanden ist, finden wir bei *Viscum album* keine Spur mehr davon. Abgegrenzte Samenanlagen fehlen vollständig, es werden keine Integumente gebildet, auch ein Nuzellus ist nicht vorhanden, die Embryosäcke entstehen frei im unterständigen Fruchtknoten.

Wenden wir uns der Entstehung der Embryosäcke zu und betrachten wir zuerst die *Embryosackmutterzelle* (Taf. 19, Fig. 1). Es werden deren sieben bis neun angelegt, doch gelangen meist nur zwei, seltener drei oder vier, zur vollständigen Entwicklung. In bezug auf die Anzahl der Keimlinge im fertigen Samen soll eine Differenz zwischen der Laubholzmistel und der Mistel, die auf Gymnospermen wächst, bestehen. K. v. Tubeuf findet, dass bei den *Gymnospermenmisteln* meist nur ein Keimling pro Same gebildet wird, während bei den *Laubholzmisteln*

die Hauptzahl zwei ist, daneben aber auch Früchte mit einem, drei oder vier Keimlingen vorkommen.

Die Embryosackmutterzellen lassen sich zufolge ihrer Grösse ohne weiteres von den umgebenden vegetativen Zellen, in denen sie eingebettet liegen, unterscheiden. Die durchschnittliche Grösse der ganzen Zelle beträgt zirka achzig Mikren, die Grösse ihres zentralgelegenen, kugeligen Kernes schwankt zwischen dreissig und zweiunddreissig Mikren. Das Plasma zeigt eine ganz ähnliche Struktur wie das der Pollenmutterzellen. Das Chromatin durchzieht wiederum den Kernraum in Form feinsten Fäden, die Verteilung desselben ist nicht gleichmässig, zwischen den einzelnen Chromatininseln liegen chromatinfreie, mit Karyolymphe erfüllte Zwischenräume. Ein Nucleolus ist vorhanden und fällt durch seine stärkere Lichtbrechung auf. In diesem Zustand finden wir die Embryosackmutterzellen Ende Juli und noch anfangs August.

Die *Synapsis* verläuft in gleicher Weise wie bei den Pollenmutterzellen (Taf. 19, Fig. 2 und 3). Es kommt zu einer Kontraktion der fädigen Chromatinsubstanz an einer Stelle der Kernwand, ein Bild, wie wir es im Verlaufe der Synapsis bei zahlreichen Pflanzen gewohnt sind. Dass die Ballung des Chromatins eine dichtere sei als bei den Pollenmutterzellen in diesem Stadium, wie P i s e k beobachtet haben will, ist mir in meinen Präparaten nicht aufgefallen. In der Synapsis verschmelzen die einzelnen parallelen Fäden miteinander, um sich später als scheinbar einfache, dickere Fäden, zu einem Knäuel verschlungen, wieder zu zeigen. Dabei ist die Kontraktion eine stärkere geworden und nur wenige dieser breiten Bänder ragen aus einem Zentralknäuel in den Kernraum hinein. Ob es sich dabei um ein kontinuierliches Band handelt oder ob dasselbe schon segmentiert ist, konnte ich nicht entscheiden. Auf jeden Fall zerfällt das Band, wenn sein Höchstmass an Kontraktion erreicht ist, in so viele Abschnitte, als nachher Chromosomen entstehen. Dabei verschwindet auch die Kernwand und die Chromosomen liegen frei im Zytoplasma.

In der *Diakinese* lassen sich sehr deutlich wieder zehn fast quadratische Gemini zählen (Taf. 19, Fig. 4). Die Anzahl stimmt also in der männlichen und in der weiblichen Pflanze überein, dasselbe lässt sich auch von der Form sagen. *Es deutet also auch bei der weiblichen Pflanze nichts auf das Vorkommen von Geschlechtschromosomen hin.* Es folgt nun rasch die Einordnung in die Äquatorialplatte. Bei der Trennung der Homologen im ersten Teilungsschritt treten wieder die gleichen Chromosomenformen auf, wie sie schon eingehend für die Teilung der Pollenmutterzellen beschrieben wurden. Wir finden wieder ein starkes Ausziehen des Chromatins in eine Spitze, an der die gut sichtbaren Spindelfasern ansetzen, auch die seitliche Einschnürung ist zu erkennen, so dass das ganze Bild identisch ist mit dem gleichen Stadium bei der Mikrosporenbildung. Während der Wanderung zum Pol spalten

sich die Chromosomen längs und die beiden Längshälften legen sich kreuzförmig übereinander, wir finden also wieder die charakteristischen kleeblattähnlichen Chromosomen in der Zehnzahl am Ende der Reduktionsteilung (Taf. 19, Fig. 5). *Soweit verläuft dieselbe bei der männlichen und bei der weiblichen Pflanze in vollständiger Übereinstimmung in bezug auf Anzahl und Form der Chromosomen.*

Es erfolgt nun die Bildung eines *Interkinesekernes* und gleichzeitig mit ihr die Entstehung einer, in der Mitte zwischen den beiden Kernen liegenden Zellplatte (Taf. 19, Fig. 6). *Der Kernteilung folgt also hier eine Zellteilung*, die als Resultat zwei, vorläufig noch gleich grosse Zellen bildet (Taf. 20, Fig. 2). Beide Zellen sollen die gleiche Fähigkeit haben, zum befruchtungsfähigen Embryosack auszuwachsen. *Pisek* erwähnt nämlich einen Fall, wo die obere der beiden Zellen sich vollständig entwickelt hat; ich selber fand stets nur die Weiterentwicklung der unteren.

Auf die erste Kern- und Zellteilung folgt sehr rasch die zweite Kernteilung. Die Achse der Teilungsfigur der unteren Zelle steht im allgemeinen in der Längsrichtung der Blüte, während die der oberen Zelle mehr oder weniger senkrecht zur ersten steht. Die Chromosomen zeigen sich wieder als dünne, schlanke Stäbchen von V-förmiger Gestalt; die Chromosomenform der zweiten Teilung der weiblichen Pflanze entspricht dem Bilde, das wir bei der zweiten Teilung der Pollenentwicklung gesehen haben. Auf die zweite Kernteilung folgt keine Zellteilung mehr, die beiden aus dieser Teilung resultierenden Kerne liegen frei im Plasma nebeneinander. Die untere Zelle hat sich nun um wenig nach unten ausgedehnt, so dass jetzt eine leichte Differenz in der Zellgrösse festzustellen ist. Die Kerne liegen in beiden Zellen dicht beisammen und zeigen eine ähnliche Struktur wie die der ruhenden Embryosackmutterzelle, nur stehen sie diesen an Grösse bedeutend nach. Das Plasma dieser Zellen unterscheidet sich von dem der umgebenden, vegetativen Zellen durch seine Körnigkeit. Die Kerne der oberen Zelle, die später verdrängt und resorbiert wird, zeigen eher eine dichtere Anhäufung des Chromatins, was vielleicht schon als Anzeichen der späteren Degeneration zu deuten ist. Es besteht also auf dem Stadium des zweikernigen Embryosackes, denn die untere Zelle stellt diesen dar, ein sichtbarer Unterschied zwischen der Zelle, die zum befruchtungsfähigen Embryosack wird, und der Zelle, die verdrängt wird. Was nun die Verdrängung dieser oberen Zelle betrifft, schreibt *Jost* (1888, S. 323): « Bald darauf, in der zweiten Hälfte August, wächst dann die untere der beiden aus der Embryosackmutterzelle entstandene Tochterzelle seitlich aus. » In meinen sämtlichen Präparaten habe ich ein solches seitliches Auswachsen nie gesehen. Eine Zeichnung, die dieses Auswachsen zeigt (Taf. 20, Fig. 7), stammt aus den Präparaten von *H. Meier*, auch unter seinen zahlreichen Präparaten war dieses *seitliche Auswach-*

sen ein Einzelfall. Auf Grund meiner Untersuchung stelle ich fest, dass die obere Zelle frühzeitig von der untern verdrängt und resorbiert wird. Die Streckung des Embryosackes geschieht in der Weise, dass derselbe die obere Schwesterzelle zusammendrückt (Taf. 20, Fig. 3 und 4), so dass diese als halbmondförmiges Gebilde eine Zeitlang noch dem Embryosack aufsitzt (Taf. 19, Fig. 7), um dann gänzlich desorganisiert zu werden. Im Vierkernstadium ist von ihr keine Spur mehr zu sehen. Mit der Streckung parallel geht eine Vakuolenbildung im Plasma der wachsenden Zelle. Der eine Kern des Embryosackes folgt der auswachsenden Zelle, so dass er immer an der Spitze des Mikropylarendes zu sehen ist (Taf. 20, Fig. 5 und 6). Die Zelle wächst nicht geradlinig aus, sondern sucht ihren Weg in zahlreichen Krümmungen durch das umgebende Gewebe. Die beiden Enden sind keulenförmig erweitert, und zwar ist das obere Ende, wohin der zukünftige Eiapparat zu liegen kommt, etwas breiter als das Antipodialende. Ein feiner, von zahlreichen Vakuolen durchsetzter Plasmastrang verbindet die beiden Kerne. Es erfolgt nun eine weitere Kernteilung, als deren Resultat haben wir den vierkernigen Embryosack vor uns (Taf. 20, Fig. 8 und 9). In diesem Zustand hat er seine maximale Länge erreicht. In Längsschnitten durch die Blüte ist er von blossem Auge zu erkennen, seine Länge schwankt zwischen 0,5 und 0,7 mm. Einen Unterschied in der Beschaffenheit der oberen und unteren Kerne konnte ich nicht feststellen. Die Kerne jedes Endes liegen dicht nebeneinander, und zwar verläuft die Teilungsebene senkrecht zur Blütenachse.

Der nächste Teilungsschritt führt zum achtkernigen Embryosack. In keinem meiner Präparate fand ich aber die Kerne in der typischen Vierergruppierung an den beiden Enden des Embryosackes vor. Es ist vielmehr so, dass der eine der vier Kerne, der Polkern einer jeden Gruppe, sehr rasch seinen Platz verlässt. Die Wanderung der beiden Polkerne geht mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich, und zwar bewegt sich der untere bedeutend rascher, so dass die beiden Polkerne meist im oberen Drittel des Embryosackes zusammentreffen (Taf. 21, Fig. 1). Hie und da liegen die beiden auch in unmittelbarer Nähe des Eiapparates, dagegen habe ich sie nie *unterhalb* der Mitte des Embryosackes liegend gefunden. Die Polkerne sind etwas grösser als die Antipoden und die Kerne des Eiapparates, auch besitzen sie, im Gegensatz zu den übrigen Embryosackkernen, eine mehr elliptische Form. Die beiden Kerne, die von einer Plasmaansammlung umgeben sind, verschmelzen nun miteinander. Der eine schiebt sich über den andern, die Kernmembran löst sich auf, damit ist die Vereinigung vollzogen. Sehr oft jedoch findet ihre völlige Vereinigung erst nach dem Hinzutreten des einen Spermakernes statt (Taf. 21, Fig. 2). Das Produkt der Kernverschmelzung, der *primäre Endospermkern*, bleibt nun bis zu seiner Weiterentwicklung in der gleichen Lage.

Der Eiapparat besteht aus drei Zellen, deren Wände durch feine Plasmahäute gebildet werden. Die beiden Synergidenkerne, sowie der Eikern weisen anfangs eine gleiche Struktur auf. Ihr Chromatin zeigt eine mehr oder weniger gleichmässige Verteilung, doch lässt sich oft auch eine Anhäufung zu kleinen Schollen erkennen. Der Nucleolus ist in allen drei Kernen deutlich ausgebildet. Die Synergiden liegen immer der Mikropyle näher und meistens in der Mitte über ihnen die Eizelle, die gelegentlich etwas nach rechts oder links von der Achse des gesamten Eiapparates verschoben sein kann. Die Synergiden machen im weiteren Verlauf einen Schrumpfungsprozess durch; wenn wir sie zur Zeit der Befruchtung wieder sehen, so sind ihre Kerne bedeutend kleiner geworden und demzufolge die Chromatinverteilung homogener.

Bezüglich der Antipoden ist zu sagen, dass dieselben in dem nur ganz wenig erweiterten, basalen Ende des Embryosackes liegen, sie sind reichlich von Plasma umgeben. Meistens sind sie in der normalen Dreizahl vorhanden (Taf. 19, Fig. 9), doch können nach H. Meier ausnahmsweise auch nur ein bis zwei Kerne vorkommen. Diese sind kleiner als die des Eiapparates und weisen keine wesentlichen Besonderheiten auf. Die Kleinheit der Antipodenkerne spricht nach Tischler im allgemeinen für eine frühzeitige Degeneration, was hier auch tatsächlich der Fall ist. Die Membranen um die einzelnen Kerne sind sehr dünn und bilden sich erst zur Zeit der Befruchtung, meist aber gehen die Antipoden schon vorher zugrunde und nur selten überdauern sie den Vorgang der Befruchtung. Nach H. A. Huss (1906) sind die Antipoden vor der Befruchtung als Primordialzellen aufzufassen; die Zellulosemembran wird dann angelegt, wenn der Pollenschlauch in den Embryosack eintritt oder aber erst nach der Befruchtung. Seine Untersuchungen erstreckten sich über die *Ranunculaceae*, *Berberidaceae* und die *Papaveraceae*. Die Antipodenzellen von *Viscum album* zeigen, wie gesagt, ein etwas anderes Verhalten. Huss ist ferner der Ansicht, dass die Antipoden funktionslos sind und keine Bedeutung irgendwelcher physiologischer Art besitzen, sie stellen phylogenetisch Prothalliumzellen dar. Auf Grund ihrer weiten Entfernung vom Eiapparat und auf Grund ihrer primitiven Kernstruktur sowie der frühzeitigen Degeneration, glaube ich mich für *Viscum album* der Vorstellung von Huss anschliessen zu können. Betreffend der gegenseitigen Lage der Antipoden zueinander, ist wohl das Normale, dass ein Kern ganz in der Nähe des Embryosackendes liegt und die beiden andern, dicht nebeneinander, über ihm liegen. Infolge der Krümmungen, die der Embryosack während seines Wachstums macht, sind Eiapparat und Antipoden in den seltensten Fällen auf ein und demselben Schnitt zu sehen, auch nicht bei einer Schnittdicke von dreissig Mikren.

Anfangs Oktober sind die Embryosäcke fertig entwickelt und befruchtungsfähig, sie überwintern aber in diesem Stadium und die Be-

stäubung findet erst im folgenden Jahr, je nach Witterung im Februar oder März statt.

4. Die Bestäubung.

Die Frage, ob *Viscum album* windblütig oder insektenblütig sei, ist lange diskutiert worden. Die ersten Angaben stammen aus dem Jahr 1763 und sind von J. G. K o e l r e u t e r. Derselbe beobachtete eine Bestäubung durch Fliegen und stellte sowohl bei den männlichen als auch bei den weiblichen Blüten eine « süsse Feuchtigkeit » fest. Trotz dieser zweifellos richtigen Beobachtung wurde die Mistel allgemein für windblütig gehalten. Erst 1890 machte E. L ö w geltend, dass der Pollenstaub nicht pulvrig trocken, wie das bei *Windblütlern* allgemein üblich ist, sondern zusammenballend sei. Ferner stellte er im männlichen sowie im weiblichen Perigon honigabsondernde Nektarien fest. L i n d m a n n bestätigt Löws Angaben und äussert sich über den intensiven Geruch der Blüten, er findet aber bei den männlichen Individuen keine Nektarabscheidung, auch konnte er in den weiblichen Nektarien mittelst der F e h l i n g s c h e n Reaktion keinen Zucker nachweisen. Er kommt aber auf Grund der Blütenverhältnisse doch zur Ansicht, dass die Mistel durch Fliegen und Bienen bestäubt werde. Ebenfalls für Insektenbestäubung tritt K i r c h n e r ein. H e i n r i c h e r kommt zum Schlusse, dass bei *Arceuthobium Oxycedri* sowohl Wind- als auch Insektenbestäubung in Frage komme; er überträgt diese Ansicht auch auf *Viscum album*. E n g l e r meint in den « Natürlichen Pflanzenfamilien », dass die eingeschlechtlichen *Loranthaceen* durch den Wind bestäubt würden, die zweigeschlechtlichen mit farbigen Schauapparaten aber durch Insekten. Irrtümlicherweise nimmt er aber an, dass die Bestäubung der Mistel im Herbst erfolge und der Pollenschlauch bis zum Embryosack wachse, dort den Winter über verharre und die Befruchtung erst im Frühjahr vollzogen werde. T u b e u f tritt in seiner Monographie der Mistel bestimmt für Insektenbestäubung ein. Die Mehrzahl der Untersucher hat sich heute dieser Ansicht angeschlossen. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass viele tropische *Loranthaceae* durch Vögel bestäubt werden.

Wir haben gesehen, dass die breiten, oberen Endigungen der Karpelle die *Narbe* bilden, diese wölbt sich als kleiner Höcker aus dem Perigonkreise hervor. Die Endzellen sind zu langen, schmalen, einzelligen Papillen umgewandelt, ihre Länge ist das Drei- bis Vierfache des Querdurchmessers. Im jugendlichen Zustande sind auch diese Papillen von einer Cuticula überzogen, sie wird aber später aufgelöst und ist nur noch an den, die Narbe umgebenden Zellen zu sehen. Der Kern, der sich der langen Zellform angepasst hat, ist nicht mehr rundlich, sondern spindelförmig, er ist immer am basalen Ende der reichlich mit Plasma erfüllten Zellen zu finden. Im Griffelgewebe sind die Zellen kleiner als

im umgebenden Füllgewebe, auch sind sie etwas schmaler und länger. Infolge dieser Verschiedenheit hebt sich der ganze Komplex schon bei schwacher Vergrösserung deutlich ab. Über den Winter schliessen sich die beiden Brakteen und die Perigonblätter als Schutzhülle über der Narbe zusammen. Das Öffnen der Blüte geschieht durch Aufrichten dieser Blätter und damit wird der Zutritt des Pollens auf die Narbe ermöglicht. Gelangt ein Pollenkorn auf die Narbe, so treibt es bald einen Pollenschlauch.

Wir sahen ferner, dass das Pollenkorn im *zweikernigen* Stadium überwintert und so gelangt es auch auf die Narbe. Erst *nach* der Keimung des Pollenschlauches, aber noch innerhalb des Pollenkornes teilt sich der generative Kern. Erst nach dieser Teilung treten die Kerne, also der vegetative und die beiden Spermakerne, in den Pollenschlauch ein. In der Regel tritt zuerst der vegetative Kern in den Pollenschlauch ein, dann folgen die beiden generativen Kerne. Leider konnte ich das Verhalten der Kerne im Pollenschlauch in meinen Präparaten nicht verfolgen. H. M e i e r gibt an, dass der vegetative Kern schon im Pollenschlauch degeneriert oder in Teilstücke zerfällt, was ich aber, wie wir bei der Befruchtung sehen werden, nicht bestätigen kann. Nach S c h ü r h o f f (1922) ist der Fall, dass sich der generative Kern zwar noch innerhalb des Pollenkornes teilt, aber erst wenn der Pollenschlauch ausgetrieben wird, bis dahin erst für *Viscum* bekannt. Er deutet ihn als Übergang vom zweikernigen zum dreikernigen Pollen. Im Verlauf des weiteren Wachstums zwingt sich der Pollenschlauch durch das Griffelgewebe hindurch, wobei er zahlreiche Stauchungen und Biegungen erfährt; er folgt offensichtlich den Stellen geringsten Widerstandes. H o f m e i s t e r glaubte seiner Zeit, dass zwischen Bestäubung und Befruchtung ein Zeitraum von drei bis vier Wochen liege. Nach den Versuchen P i s e k s dauert das Durchwachsen bis zum Embryosack nur zirka 10 Tage.

5. Die Befruchtung.

Der Pollenschlauch ist am mikropylaren Ende des Embryosackes angelangt. Er dringt ein kurzes Stück in denselben ein, um sich zu entleeren, bevor seine Spitze die Eizelle erreicht hat. Die Eizelle ist in der Zwischenzeit noch grösser geworden, auch ihr Kern hat an Volumen zugenommen. Derselbe liegt am vordern Ende der Zelle, umgeben von reichlichem Plasma. Die Synergiden, die bedeutend kleiner sind als die Eizelle, unterscheiden sich auch in der Kernstruktur von derselben, ihr Chromatin ist unregelmässiger verteilt und weist stärker gefärbte Stellen auf. Das Plasma des Pollenschlauches scheint mit ziemlicher Gewalt herausgepresst worden zu sein, es liegt über eine relativ breite Fläche, die den basalen Teil beider Synergidenzellen einnimmt, ausgebreitet da. In ihm liegt noch der vegetative Kern, der aber bereits Degenerationserscheinungen aufweist und nach und nach vakuolisiert

wird, um dann mit der Zeit gänzlich aufgelöst zu werden (Taf. 21. Fig. 3).

Die *Spermakerne* sind in rascher Wanderung aus ihrem Plasma herausgetreten und zeigen ein charakteristisches, wurmförmig gebogenes Aussehen. Nach Schürhoff (1922) sollen sie noch beim Übertritt in den Embryosack ihren Chromosomenbestand erkennen lassen und erst im Embryosack drinnen würde eine Kontraktion stattfinden, die den Spermakernen ihre definitive Form gäbe. Sehr rasch nach dem Eindringen legt sich der eine Spermakern, beide sind nun vollständig frei von Plasma, an den Eikern, und zwar schmiegt er sich in seiner ganzen Länge demselben an; er liegt wie ein breiter äquatorialer Wulst um den Kern herum. Die vollständige Karyogamie gleicht einem Einbohren des Spermakernes in den Eikern und der ganze Vorgang scheint eine längere Zeit zu beanspruchen. Die Form des Spermakernes ist je nach der Lage der Eizelle eine wechselnde. Bald erscheint er halbmondförmig gekrümmt mit unregelmässiger Chromatinstruktur, bald zeigt er sich ausgestreckt im Plasma liegend, wobei die beiden Enden etwas verbreitert sind.

Der zweite Spermakern erreicht ebenfalls in kurzer Zeit sein Ziel, den primären Endospermkern. Es sei jedoch bemerkt, dass in den meisten Fällen die beiden Polkerne noch nicht vollständig miteinander verschmolzen sind. Der zweite Spermakern zeigt auch eine verschiedene Form, in einem Falle sah ich ihn von V-förmiger Gestalt, wobei sich ein Schenkel zwischen die kopulierenden Polkerne hineinschob (Taf. 21, Fig. 2), in einem andern Fall umschlang er in einer spiraligen Drehung den sekundären Embryosackkern. Die vollzogene Kernverschmelzung lässt sich an der Anzahl der Nucleolen feststellen, denn jeder Polkern besitzt einen grossen, deutlich sichtbaren Nucleolus, der primäre Endospermkern deren zwei und nach erfolgter Befruchtung sind also deren drei sichtbar.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass bei *Viscum album* eine *Doppelbefruchtung* stattfindet und dieselbe den normalen Verlauf zeigt, indem also ein Spermakern sich mit dem Eikern, der zweite mit den, in Verschmelzung begriffenen Polkernen sich vereinigt. Die vollständige Karyogamie der Spermakerne mit dem Eikern einerseits und dem primären Endospermkern andererseits scheint sich über einen längeren Zeitraum zu erstrecken.

6. Endospermentwicklung.

Die erste Folge der stattgefundenen Doppelbefruchtung ist die Entwicklung des Endosperms. Dies geschieht, wie schon Hofmeister und nach ihm H. Meier und A. Pisek in übereinstimmender Weise schildern, so, dass der Teilung des primären Endospermkerns eine sofortige Zellteilung nachfolgt. Die Endospermentwicklung geht nach dem *zellulären Typus* vor sich. Der lange Embryosack wird durch eine trans-

versale Wand in zwei Teile zerlegt, in eine etwas breitere, ausgebauchte obere Zelle und eine längere, schmale untere Zelle. Zunächst geschieht die Teilung der Endospermzellen nur in der Querrichtung des Embryosackes, so dass das wenigkernige Nährgewebe ein für *Viscum album* recht typisches Bild zeigt. Wir sehen auf diesem Stadium eine von zehn bis zwölf hintereinanderliegenden Zellen gebildete Reihe, an deren oberem Ende die Eizelle in noch ungeteiltem Zustande liegt. Beim Normaltypus der Endospermentwicklung zeigen die beiden, durch die erste Teilung des primären Endospermkernes entstandenen Zellen ein gleiches Verhalten.



Abb. 4

In dieser Beziehung weicht die Entstehung des Nährgewebes von *Viscum album* vom Normaltypus ab. Das Endosperm vermehrt sich hier fast ausschliesslich in der oberen der beiden zuerst entstandenen Zellen, während in der Folge die untere Zelle keine, oder doch nur wenige Teilungen erfährt. Nachdem durch Querteilung bereits eine Zellreihe entstanden ist, dieses Stadium zeigt in schematischer Weise Abb. 4, setzt in der oberen Zelle die Längsteilung ein. Die im engem, antipodalen Ende liegenden Zellen weisen eine Länge von zirka sechzig bis siebzig Mikren auf, während die mikropylar gelegenen etwas kürzer, dafür der ausgebauchten Form des Embryosackes entsprechend breiter sind.

Die Kerne des Nährgewebes sind infolge ihres dreifachen Chromosomensatzes wesentlich grösser als die des umgebenden Füllgewebes. Ihr Durchmesser variiert zwischen zwanzig bis vierundzwanzig Mikren. Ihre Form ist derjenigen der Zellen weitgehend angepasst. Im untern Teil des Embryosackes, wo die Zellen schmal und lang sind, sind auch die Kerne von länglich-ovaler Form; im oberen Ende dagegen, wo die Zellen fast isodiametrisch sind, weisen die Kerne eine kreisrunde Gestalt auf. In bezug auf die Chromatinverteilung zeigen sie keine Besonderheiten, von den vegetativen Kernen unterscheiden sie sich ausser in ihrer Grösse auch durch ihre intensivere Färbbarkeit. Die Chromosomenform ist die gleiche wie in den vegetativen Zellen, es sind die gleichen schmalen V-förmigen Schleifen mit wenig gespreizten Schenkeln, und ihre triploide Anzahl lässt sich gut erkennen.

Gelangen in einer Blüte mehrere Embryonen zur Entwicklung, so werden die trennenden Zellschichten zwischen den einzelnen Embryosäcken verdrängt, und die Endospermkörper vereinigen sich zu einem einheitlichen Zellkomplex; dieser wächst zu einem scheibenförmigen Gewebe aus, das den zentralen Teil der Scheinbeere ausfüllt.

Die sich vermehrenden Endospermzellen wachsen unter Verdrängung des umgebenden Gewebes beiderseits seitlich um die noch ruhende Eizelle herum, so dass diese allseitig vom Nährgewebe umgeben ist (Taf. 21, Fig. 6), ein Verhalten, wie es auch bei *Balanophora* u. a. m.

vorkommt. In diesem Zustand lässt sich die Eizelle nur schwer als solche auffinden, als bestes Erkennungszeichen dienen die degenerierten Synergidenzellen, die man nicht selten als kleine Rudimente der Eizelle anliegen sieht. Die Membranen der Synergidenzellen sind verschwunden und die Kerne zeigen sich als kleine Körperchen; deren Form eine ganz verschiedene ist, bald sind es längliche, fast wurmförmige Gebilde, bald kleine Scheibchen, immer aber stellen sie typische Degenerationserscheinungen dar (Taf. 21, Fig. 4). H. Meier stellte fest, dass im Verlauf von zirka sechzig Tagen acht aufeinanderfolgende Teilungen des Nährgewebes stattgefunden haben, was also einer durchschnittlichen Verdoppelung der Zellenzahl pro Woche entspricht.

7. Embryobildung.

Der Embryo entwickelt sich bei *Viscum album* in normaler Weise aus der befruchteten Eizelle. Ganz gleich wie bei *Balanophora* und einigen *Burmanniearten* liegt zwischen der Befruchtung und der ersten Teilung der Eizelle eine Zeitspanne von sechs bis acht Wochen. Im allgemeinen dauert diese Ruheperiode nur wenige Tage, so z. B. bei *Triticum vulgare* vergehen bis zur ersten Teilung zirka drei Tage, bei *Carum carvi* vier Tage. Die sehr lange Reifeperiode von annähernd zwei Monaten bei *Viscum album* wird noch übertroffen von *Colchicum autumnale*, wo die Ruhezeit vier bis fünf Monate dauert. Die befruchtete Eizelle der Mistel macht vor ihrer ersten Teilung keine nennenswerte Veränderung mehr durch. Ihr Kern ist relativ gross und liegt in einer fast vakuolenfreien Plasmamasse; das Chromatin zeigt eine gleichmässige Verteilung und es lassen sich zwei Kernkörperchen erkennen (Taf. 21, Fig. 5). Nach der ersten Teilung werden die beiden Kerne durch eine mehr oder weniger quer verlaufende Membran voneinander getrennt. Wenn auch der Querverlauf der ersten Membran meist die Regel ist, so gibt es doch zahlreiche Fälle, in denen die erste Trennungswand schief, ja beinahe senkrecht verläuft, so dass man nicht ohne weiteres von einer gesetzmässigen Querstellung der ersten Membran sprechen kann. Von den zwei so entstandenen Zellen wird die der Mikropyle zugelegene zu einem kurzen, in der weiteren Entwicklung nur noch wenige Teilungen durchmachenden Keimträger. Durch das immer noch weiter sich ausdehnende Endosperm wird der Suspensor in der Folge immer mehr eingeeengt und nach und nach verschwindet er ganz, so dass der Embryo tief im Endosperm drinnen liegt und allseitig von ihm umgeben ist.

Die zweite Zelle liefert allein den Embryo, am Aufbau desselben nimmt der Suspensor in keiner Weise teil. Diese apikale Zelle teilt sich längs. H. Meier bemerkt, dass der Embryo auf dem zweizelligen Stadium eine längere Ruhepause durchmacht, die sich nach seinen Angaben bis zu zwei Wochen erstrecken kann. Nach diesem Intervall nehmen

die Teilungen wieder rascher zu und der Embryo wächst zu einem flachen, elliptischen Gebilde heran (Taf. 21, Fig. 7 und 8). Der ganze Zellkomplex unterscheidet sich sehr deutlich vom umgebenden Endosperm. Seine Zellen sind kleiner und dicht von Protoplasma erfüllt; die Kerne sind relativ gross und nehmen den Farbstoff intensiv auf. Bis zu diesem Stadium zeigt der Embryo eine birnförmige Gestalt; eine Differenzierung weist er in diesem Zustand noch nicht auf. Erst wenn er eine bedeutende Grösse erreicht hat, sind die beiden Keimblätter, das hypokotyle Glied und die Wurzelanlage zu erkennen. Durch das hypokotyle Glied verläuft ein aus Spiralgefässen zusammengesetztes Leitbündel, dieses teilt sich unterhalb des Vegetationspunktes und je ein

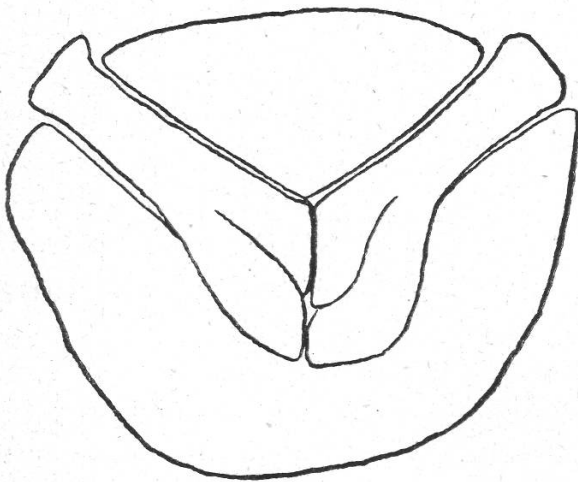


Abbildung 5.

Strang verläuft in einem Keimblatt. Die beiden Kotyledonen sind dicht aneinandergeschlossen; ist mehr als ein Keimling vorhanden, so liegen die Spitzen der Keimblätter so dicht beisammen, dass sie sich gegenseitig abplatteten. Die Form des reifen Samens ist mehr oder weniger dreieckig und in den meisten Fällen, wenn drei Embryonen vorhanden sind, liegen sie so, dass in jeder Ecke eine Wurzelanlage herausragt. Es kann auch vorkommen, dass nur in

zwei Ecken ein Keimling liegt und der dritte in der Mitte zwischen den beiden hervorragt. Die Lage der Embryonen ist, wie man sieht, eine sehr mannigfaltige, die Haupttypen sind aber folgende: Bei nur einem Embryo liegt derselbe in der Regel schief im Nährgewebe und ragt in einer Ecke des Dreieckes hervor; sind deren zwei vorhanden, liegen sie so, wie es Abb. 5 zeigt; bei deren drei ist die Regel, dass in jeder Ecke einer liegt. Die Wurzelanlage ist zu einer breiten Haftscheibe umgebildet, die äussersten Zellen sind lang und schmal, ihr Kern liegt stets am innern Ende der Zelle, das nach aussen gerichtete Ende ist von einer kräftigen Cutikula überzogen. Die Haftorgane ragen im reifen Samen deutlich sichtbar aus der grünen Samenhaut hervor. Der Vegetationspunkt liegt am Grunde des engen Spaltes, den die beiden Keimblätter zwischen sich freilassen. Der ganze Vegetationskomplex ist am Spaltengrunde etwas vorgewölbt, seine Zellen sind ungefähr dreimal so lang als breit.

Da bei *Viscum album* weder ein Nucellus, noch Integumente vorhanden sind, kann man im morphologischen Sinne auch nicht von *Frucht* und *Samen* sprechen. Will man aber diese Ausdrücke dennoch beibehalten, so sind sie nur in physiologischem Sinne zu bewerten.

Da am Aufbau der Beere die Achse in weitgehendem Masse beteiligt ist, spricht man von einer *Scheinbeere*. Die Achse liefert die schleimige Viscinschicht. Diese nimmt ihre Entwicklung aus sehr langen, nur wenige Mikren breiten Zellen. Dieser ganze Komplex verschleimt in einem spätern Stadium derart, dass er eine homogene Masse darstellt. Die Viscinschicht wird von einer Hüllschicht, die aus parenchymatischen Zellen besteht, allseitig umgeben. Viscinschicht und Hüllschicht bilden zusammen das Mesocarp. Den Abschluss der Beere nach aussen macht ein einschichtiges Epicarp, dessen Zellen auf der Aussenseite mit einer starken Cutikula überzogen sind. Das Endocarp besteht nach Hofm. aus zwei Schichten, die äussere ist gebildet durch abgeplattete Zellen mit netzförmig verdickten Wänden. Die zweite Schicht besteht aus Spiralgefässen, welche überall durch das Gewebe, welches die netzförmig verdickten Zellen bilden, verlaufen. Beide Schichten geben mit Phloroglucin-Salzsäure eine Rotviolettffärbung, die auf Verholzung hinweist.

8. Keimung.

Normalerweise erfolgt erst die Keimung der von der Beerenhaut befreiten Samen. Für die Verbreitung von *Viscum album* kommen Vögel in Frage, die die weissen Beeren fressen. Beim Durchgang durch den Schnabel und den Darm wird die äussere Haut entfernt und die Samen kommen nur von der Viscinschicht umgeben wieder zum Vorschein. Verfütterung reifer Beeren an eine Amsel zeigten mir, dass die Samen schon nach kurzer Zeit, nach ein bis drei Minuten, den Vogel wieder verlassen. Keimungsversuche mit Samen, die durch den Vogeldarm gingen und von Samen, die mechanisch von der Beerenhaut befreit wurden, zeigten in bezug auf die *Keimfähigkeit* keinen Unterschied.

Bei der Keimung entwickelt sich jeder Embryo selbständig, und zwar in der Weise, dass das hypocotyle Glied aus dem Endocarp herauswächst und sich mit der Haftscheibe an der Unterlage anheftet. Der ganze Keimling ist nun an beiden Enden fixiert, einerseits durch den mit Viscinschleim festgeklebten Samen und anderseits durch die Haftscheibe auf der Wirtspflanze. In der Regel geschieht diese Keimung noch im Spätherbst, so dass der Keimling im obengeschilderten Zustand überwintert. Im nächsten Frühjahr entwickelt sich aus dem zentralen Teil der Haftscheibe ein Primärsenker, der sich bis zu den wasserführenden Teilen des Wirtes einsenkt. Nun beginnt der Keimling sich aufzurichten, indem er die inzwischen im Samen gebildeten zwei Primärblätter aus diesem herauszieht. Die Kotyledonen bleiben in der Regel in der Samenhülle stecken oder sie werden, was seltener ist, als eingetrocknete Stummel mit den Primärblättern herausgezogen, um dann innerhalb kurzer Zeit abzufallen. Unterhalb der primären Laubblätter erkennt man noch längere Zeit als hellen Punkt die Insertionsstelle der

beiden Kotyledonen. Die Primärblätter entwickeln sich wechselständig zu den Kotyledonen.

T u b e u f gibt eine Tabelle über Verdunklungsversuche an ganzen Mistelbüschen :

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|--------|
| 8tägige Dunkelhaltung ergab eine Keimfähigkeit von 84 % | | | | | |
| 14 | » | » | » | » | » 68 % |
| 21 | » | » | » | » | » 36 % |
| 28 | » | » | » | » | » 8 % |
| 5—8 Wochen | » | » | » | » | » 0 % |

Daraus geht in eindeutiger Weise hervor, dass das Licht zum Keimungsakt unbedingt nötig ist. Ein weiterer Versuch zeigte, dass im Lichte gekeimte Samen im Dunkeln weiterzuwachsen vermögen.

9. Zusammenfassung über die Makrosporenentwicklung.

Bei der weiblichen Blüte ist die Reduktion noch weitergehend als in der männlichen. Es wird keine Plazenta gebildet, ebenso fehlen Nucellus und Integumente. Die Embryosackmutterzellen liegen frei im Gewebe des unterständigen Fruchtknotens.

Die Embryosackmutterzelle gliedert nur eine Tochterzelle ab. Der ersten Kernteilung folgt sogleich eine Zellteilung nach. Die haploide Chromosomenzahl beträgt zehn. Der zweiten Teilung folgt keine Zellteilung mehr. Die untere der beiden Zellen stellt den zweikernigen Embryosack dar, sie wächst kräftig in die Länge und verdrängt die über ihr liegende Zelle vollständig. Bei der Streckung befindet sich ein Kern an der Spitze, der andere am basalen Ende. Hierauf kommt es zum Vierkernstadium und bald danach zum achtkernigen Embryosack. In diesem Stadium bildet sich der Eiapparat in normaler Weise aus, es finden sich meist drei Antipoden, gelegentlich auch nur eine oder zwei. Die beiden Polkerne verschmelzen miteinander. Es kommt zu einer Doppelbefruchtung. Die befruchtete Eizelle macht ein langes Ruhestadium durch. Der Embryobildung ist die Endosperm bildung vorausgegangen. Die erste Teilung der Eizelle geschieht durch eine mehr oder weniger quergestellte Zellwand. Die mikropylare Zelle liefert einen kurzen Suspensor. Der Embryo geht einzig und allein aus der *Scheitelzelle* hervor. Der fertige Embryo ist allseitig von Endosperm umgeben. In einer Beere können ein bis vier Embryonen zur Entwicklung kommen. An der reifen Scheinfrucht unterscheidet man zuäusserst das Epicarp; die Viscinschicht und eine Hüllschicht bilden zusammen das verschleimende Mesocarp. Das Endocarp mit verholzten Elementen umgibt das gesamte Endosperm mit den darinliegenden Keimlingen.

Bei der Keimung streckt sich zunächst das hypokotyle Glied, die Kotyledonen bleiben in der Regel im Samen stecken. Die Keimung erfolgt im Spätherbst und erst im Frühjahr werden die Primärblätter aus dem Samenrest herausgezogen, um dann zur Entfaltung zu gelangen.

III. Untersuchungen an *Viscum articulatum* Burm.

1. Geographische Verbreitung.

Die Gattung *Viscum* ist nicht über die ganze Erde verbreitet, sie fehlt in der neuen Welt gänzlich. In Afrika, speziell im Süden, ist die Gattung durch zahlreiche Arten vertreten und hier scheint ihr Entwicklungszentrum zu liegen. In Asien nimmt die Zahl der Arten von Westen nach Osten ab und im malayischen Archipel und in Australien, ebenso in Europa und im aussertropischen und tropischen Asien finden sich nur noch wenige Vertreter der Gattung *Viscum*. Die im malayischen Archipel vorkommenden Spezies sind die folgenden: *V. articulatum*, *V. Loranthi*, *V. orientale*, *V. stenocarpum* und *V. Wrayi*. Von diesen fünf Arten wurde nur *V. articulatum* näher untersucht.

2. Standort und Habitus.

Viscum articulatum lebt als Parasit auf den verschiedensten Bäumen, daneben findet man die Pflanze noch auf andern *Loranthaceen* wachsend, so auf *Dendrophthoe*, *Macrosolen*, *Elytranthe*, *Lepeostegeres*, *Viscum orientale* und *V. stenocarpum*. Ferner wurde sie gefunden auf fast allen Arten der Gattung *Euodina* Engl. auf der *Asclepiadacee* *Calotropis gigantea*, auf der epiphytisch wachsenden *Henslowia umbellatum*. Auf *Flueggea* fand man sie zusammen mit *Dendrophthoe*, *Scurrula* und *Macrosolen*.

V. articulatum bildet meist kleine, zierliche Büsche auf seinem Wirt. Solange der Stamm noch kurz ist, steht derselbe aufrecht, um, nachdem er eine bestimmte Länge erreicht hat, herabzuhängen. Der ganze Busch erreicht eine Länge von fünfzig bis einhundert Zentimeter, so dass er nicht leicht zu übersehen ist. Das Charakteristische dieser Art ist der Spross, an dem auf den ersten Blick von Blättern keine Spur zu erkennen ist. Der Spross erhält dadurch ein eigentümliches Aussehen, dass er durch eine Anzahl von Internodien gegliedert wird. Die einzelnen Internodien erreichen eine Länge von ein bis fünf Zentimeter, sie sind stark abgeplattet und jedes ist, gegenüber dem vorhergehenden, um neunzig Grad gedreht. Die Breite eines Internodiums beträgt an dessen Basis ein bis drei Millimeter, an der breitesten Stelle zirka einen Zentimeter. Die Seitensprosse zeigen eine grüne Färbung, während der Hauptstamm und die dickeren Äste mehr bräunlich gefärbt erscheinen. Abb. 6 zeigt ein Sproßstück 1,5mal vergrößert.

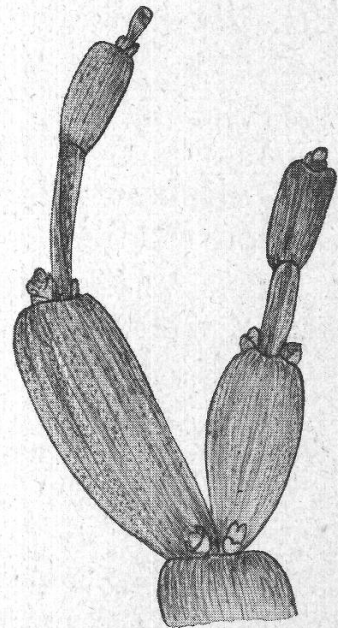


Abbildung 6.

Da die Laubblätter zu kleinen, schuppenförmigen Gebilden reduziert sind, übernimmt der chlorophyllhaltige Spross die gesamte Assimilationstätigkeit. Die Blätter sind nur an den jüngsten Internodien zu erkennen, sie sitzen als kleine, schmale Brakteen unterhalb der Blüten. Die Blüten selber stehen an der Spitze der Internodien. Es werden mehrere gebildet, die sich als kleine Wirtel um die Basis des folgenden Internodiums gruppieren, und zwar sind die Wirtel abwechselungsweise männlich oder weiblich, doch fand ich in meinen Präparaten gelegentlich auch Wirtel mit männlichen *und* weiblichen Blüten. Eine durchgehende Sonderung nach dem Geschlecht scheint demnach nicht vorzuliegen.

3. Die männliche Blüte und die Pollenentwicklung.

Die Blüten von *V. articulatum* sind sehr klein, die männlichen erreichen kaum $\frac{1}{4}$ mm Länge. Die Perigonblätter sind von kurzer, breiter Form und laufen in eine kleine Spitze aus. Die normale Zahl der Perigonblätter ist vier, doch werden hie und da nur deren drei ausgebildet. Auf der Innenseite derselben sitzen die vier Antheren. Die Verwachsung mit dem Perigon ist nicht so innig wie bei *V. album*. Die Antheren selber sind kleine, polsterartige Gebilde und ihr oberes Ende ragt frei vom Perigonblatt weg, ist also nicht mehr mit ihm verwachsen. Die Anzahl der Pollenkammern innerhalb einer Anthere ist weit geringer als bei *V. album*. Dort sind bis zu fünfzig vorhanden, während wir bei *V. articulatum* pro Anthere nur zirka acht bis zwölf finden. An der Basis der Blüte sitzen zwei kleine, unscheinbare Brakteen. Abb. 7 a zeigt eine männliche Blüte bei zirka 37facher Vergrößerung.

Im schematischen Längsschnitt durch die männliche Blüte, Abb. 7 b, sehen wir die Perigonblätter P, die Antheren A mit den Pollenkammern PK.

Die einzelnen Pollenkammern weisen einen Durchmesser von zirka hundert Mikren auf. Sie besitzen eine kugelförmige Gestalt. Wie bei *Viscum album*, wird auch hier keine Tapetumschicht gebildet, die Pollenkammern liegen direkt im parenchymatischen Gewebe eingebettet.

Das aus subepidermalen Zellen hervorgegangene *Archospor* bildet im Antherengewebe dunkelgefärbte « Nester », deren Zellen grösser und plasmareicher sind als die Zellen des vegetativen Gewebes. Aus diesem *Archospor* gehen durch gewöhnliche Teilung die Pollenmutterzellen hervor. Diese liegen als lückenloser Verband in den Pollenkammern, wie es Abb. 7 c wiedergibt. Ihre Kerne zeigen weiter keine Besonderheiten. Sie sind im Verhältnis zu *V. album* sehr klein, beträgt doch ihr Durchmesser nur etwa dreizehn bis siebzehn Mikren. Das Chromatin ist gleichmässig über den ganzen Kern verteilt und nimmt Farbstoffe sehr intensiv auf. Auch hier unterscheiden sich die genera-

tiven Zellen deutlich von den vegetativen durch ihren Reichtum an Plasma und durch die etwas gröbere Beschaffenheit desselben.

Die Synapsis zeigt das typische Bild einer einseitigen Ballung des Chromatins an der Peripherie der Kernwandung. Die einzelnen Faden sind ziemlich derb und nur wenige Schleifen ragen aus dem kontrahierten Chromatinknäuel in den Kernraum.

Die Äquatorialplatte der ersten Teilung zeigt die Chromosomen in kreisförmiger Anordnung. Sie sind im Vergleich zu denen von *V. album* ausserordentlich klein, ihre Anzahl kann nur mit der Ölimmersion genau festgestellt werden, während man sie bei *V. album* schon mit schwachen Trockensystemen deutlich zählen kann. *V. articulatum* besitzt in der

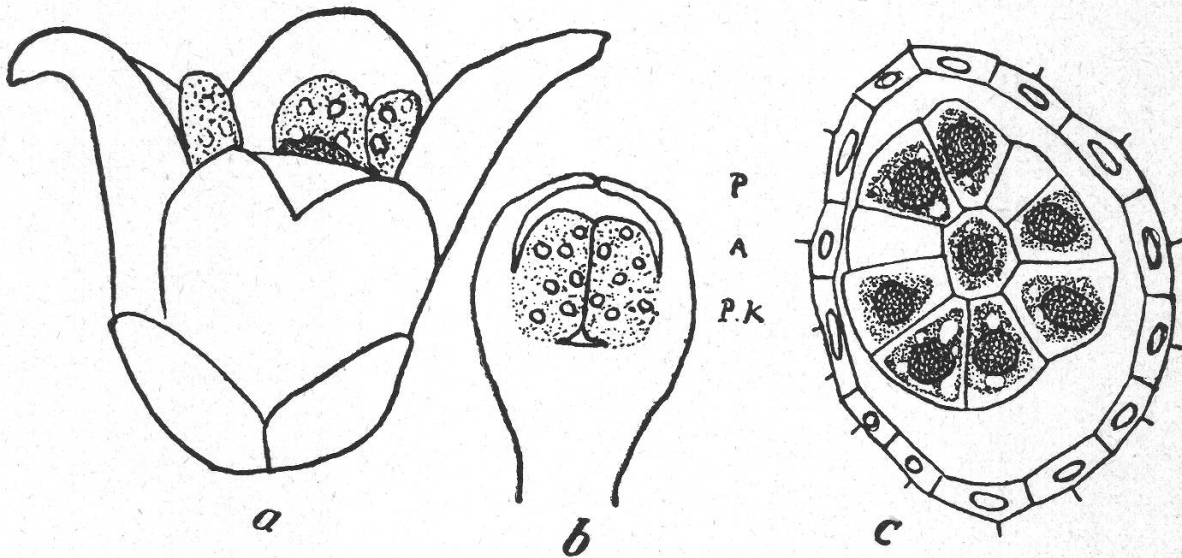


Abbildung 7.

Haplophase zwölf Chromosomen. Die Gemini zeigen auch mehr oder weniger Anklänge an die quadratischen Klumpen, wie sie *V. album* aufweist. Die seitlichen Einschnürungen sind nicht zu erkennen, höchstens sind schwache Andeutungen dafür vorhanden. Abb. 8 a zeigt die Chromosomen in der Äquatorialplatte der ersten Teilung.

Trotzdem die Anzahl der Pollenkammern eine geringere als bei *V. album* ist, verläuft auch hier die Entwicklung innerhalb der Anthere nicht gleichzeitig. Die an der Spitze liegenden haben beispielsweise die erste Teilung schon durchgeführt, während die am basalen Ende noch im Zustand der ruhenden Pollenmutterzellen sich befinden. In der Seitenansicht einer Äquatorialplatte gleichen die Chromosomen in der Form auffallend denen von *V. album*. Durch den Zug der Spindelfasern wird das Chromatin in lange feine Spitzen ausgezogen und nun ist auch eine seitliche Einschnürung sehr deutlich zu erkennen. Von der achromatischen Spindelfigur ist infolge der Kleinheit der Zellen fast nichts wahrzunehmen. Abb. 8 b gibt eine Seitenansicht der ersten Teilung wieder. Zum Unterschied von *V. album* werden auf dem Wege zum Pol die

Chromosomen noch nicht längsgespalten, dies geschieht erst in der zweiten Teilung. Infolgedessen ist auch die für *V. album* so typische Kreuzchenfigur der Chromosomen am Pol der ersten Teilung nicht zu sehen.

Hier sind die Chromosomen von der gleichen Form wie die Gemini, weisen aber infolge der Trennung nur die halbe Grösse der Gemini auf. Abb. 8 c zeigt eine Platte eines Diasterstadiums, welche die Übereinstimmung mit der Form der Gemini zum Ausdruck bringt. Die erste Teilung ist Reduktionsteilung; sie verteilt die Chromosomen gleichmässig auf die beiden Pole.

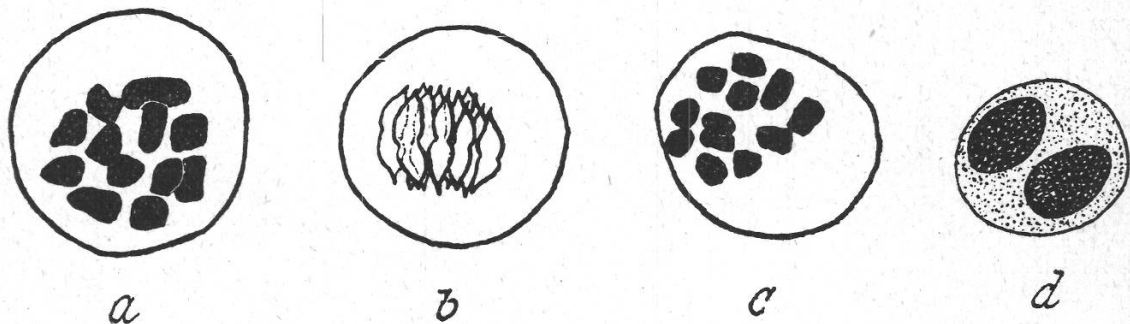


Abbildung 8.

In meinen zahlreichen Präparaten männlicher Blüten von *V. album* fand ich nur ganz vereinzelt Bilder der zweiten Teilung. Bei *V. articulatum* habe ich diese Figuren überhaupt nicht beobachtet. Dies deutet darauf hin, dass hier die zweite Teilung ebenfalls sehr rasch verläuft. Zwischen den beiden Teilungen werden aber zwei kompakte Interphasenkerne gebildet, wie sie Abb. 8 d zeigt. Auch hier folgt der Kernteilung keine Zellteilung nach. Als Resultat der zweiten Teilung bilden sich vier Kerne und auch hier stehen die Achsen der beiden Teilungsfiguren senkrecht zueinander (Abb. 9 a).

Erst nachdem die vier Kerne sich konstituiert haben, erfolgt in gleicher Weise wie bei *Viscum album* die Zellbildung, als deren Ergebnis die normale Tetradenfigur entsteht (Abb. 9 b). Bevor sie sich aus dem Verbande lösen, runden sie sich ab und die Exine hat in der Zwischenzeit an Dicke zugenommen. Das einkernige Pollenkorn zeigt im Gegensatz zu *V. album* eine vollständig glatte Exine. Seine Form ist rundlich bis leicht dreieckig, in den Ecken beobachtet man insgesamt drei Austrittsporen. Der Kern zeigt eine runde Gestalt und sein Chromatinbestand ist ziemlich aufgelockert, seine Grösse beträgt durchschnittlich neun Mikren. Das einkernige Pollenkorn zeigt Abb. 9 c. Sehr rasch muss nun die Teilung des progamen Kernes erfolgen, da innerhalb derselben Anthere ein- und zweikerniger Pollen vorkommt. Den Teilungsvorgang selber habe ich nicht beobachtet.

Das bestäubungsfähige zweikernige Pollenkorn ist im Vergleich zu *V. album* sehr klein, sein Durchmesser beträgt im Mittel siebzehn bis achtzehn Mikren. Die beiden Kerne, der generative und der vegetative, unterscheiden sich sehr deutlich voneinander. Der generative Kern ist von länglich-elliptischer Gestalt, seine Länge beträgt sieben bis acht Mikren, seine Breite zirka fünf. Der vegetative Kern zeigt eine weniger regelmässige Form, sein Chromatin ist weniger dicht, er erscheint daher neben dem generativen auch schwächer tingiert. Abb. 9 d zeigt das fertige Pollenkorn.

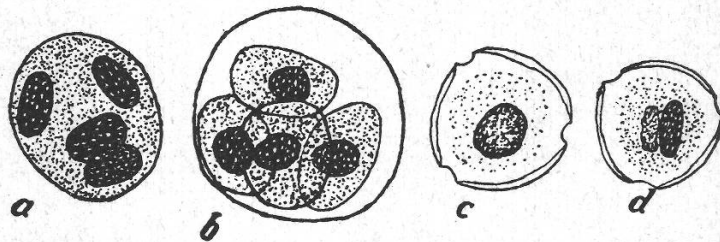


Abbildung 9.

4. Zusammenfassung und Vergleich der Pollenentwicklung mit *V. album*.

Vergleichen wir die Pollenentwicklung von *V. album* und *V. articulatum*, so stellen wir fest, dass sie nach dem gleichen Typus verläuft. Auch in bezug auf den Blütenbau lässt sich sagen, dass derselbe eine weitgehende Übereinstimmung zeigt. Als Unterschied ist zu bemerken, dass die Blüten von *V. articulatum* wesentlich kleiner und unscheinbarer sind. Ferner haben wir festgestellt, dass die Antheren bei *V. album* sehr frühzeitig und vollständig mit den Perigonblättern verwachsen, bei *V. articulatum* dagegen ist der oberste Teil der polsterförmigen Antheren noch nicht mit dem Perigonblatt verwachsen. Dies lässt sich am besten beobachten, wenn die Perigonblätter etwas zurückgeschlagen sind, dann ragt der oberste Teil der Anthere frei nach oben. In bezug auf die Chromosomenzahl besteht ebenfalls ein Unterschied, die Haploidzahl beträgt bei *V. album* zehn, bei *V. articulatum* zwölf. Betreffend der Chromosomenform ist zu sagen, dass bei *V. album* am Ende der ersten Teilung typische, kreuzförmige Chromosomen auftreten, *V. articulatum* verhält sich auch hier anders, indem die Längsspaltung der Chromosomen vermutlich erst in der zweiten Teilung stattfindet, während dieser Schritt bei *V. album* schon in die erste Teilung eingeflochten ist. Das fertige Pollenkorn ist bei *V. album* grösser und seine Exine lässt eine feine Bestachelung erkennen, während das kleinere von *V. articulatum* vollständig glatt ist. Beide werden im Zustand des zweikernigen Pollenkornes verstäubt.

5. Die weibliche Blüte und die Embryosackentwicklung.

Die weibliche Blüte von *V. articulatum* zeigt wie diejenige von *V. album* weitgehende Reduktionserscheinungen. Schon äusserlich ist die Blüte ausserordentlich unscheinbar und klein. Wie die männlichen, sitzen sie einzeln oder zu kleinen Gruppen vereint an den Spitzen der Internodien. An der Basis werden sie von zwei grüngefärbten Brakteen umhüllt. Die Perigonblätter zeigen keine auffallende Färbung, die zur Anlockung von Insekten dienen könnte, sie sind wie der Spross grün. Betrachtet man eine offene Blüte, deren Grösse zirka $\frac{1}{2}$ mm beträgt, so sieht man vier derbe, dreieckähnliche Perigonblätter, diese sitzen auf einem wulstartigen, rings um die Blüte verlaufenden Ring. Die breiten Spitzen sind leicht nach hinten geneigt.

Die Kleinheit der Blüten, ihre unauffällige Färbung, die Abwesenheit von Nektar ausscheidenden Drüsen, sowie die glatte Oberfläche des Pollenkornes sprechen dafür, dass die Bestäubung durch den Wind erfolgt.

Der äussern Einfachheit der Blüte geht auch eine innere, in bezug auf den Bau der Reproduktionsorgane, parallel. Über die Entwicklung der Embryosäcke und die Entstehung der weiblichen Blüte besteht meines Wissens nur die Arbeit von M. Treub aus dem Jahre 1883. Der Entwicklungsgang von *V. articulatum* und *V. album* zeigt eine vollständige Übereinstimmung. Der Fruchtknoten wird auch hier aus zwei Blättern gebildet. Die beiden Karpelle verwachsen schon in den ersten Entwicklungsstadien miteinander. In Präparaten, bei denen die junge Knospe noch vollständig eingehüllt ist durch die Brakteen, findet man auf Längsschnitten Bilder, die die Verwachsung der beiden Karpelle deutlich zeigen (Abb. 10 a). Infolge einer etwas schiefen Schnittführung erscheinen die beiden Fruchtblätter ungleich, doch sind sie in Natura von gleicher Grösse. In Abbildung 10 a sehen wir bei zirka hundertfacher Vergrösserung die als Schutzhüllen fungierenden Brakteen B, die Perigonblätter P und die beiden Karpelle C. In diesem Stadium sehen wir am untern Ende der Verwachsungsstelle noch einen kleinen Spalt, dieser verschwindet aber in der Folge bald. Auch die Trennungslinie zwischen den Karpellen ist nur auf den jüngsten Stadien noch mehr oder weniger zu sehen. Die Verwachsung erfolgt auf der ganzen Länge der Fruchtblätter, so dass sie später ein vollständig homogenes Gewebe bilden, bei dem die Entstehung aus zwei Blättern nicht mehr festzustellen ist. Die obersten Zellen der Karpelle sind papillenartig geformt, diese Zellen sind schmal und lang, die Länge beträgt zirka das Drei- bis Vierfache der Breite. In der bestäubungsfähigen Blüte sind sie etwas dunkler gefärbt und bilden eine kleine Hervorwölbung, die bis ungefähr in die Mitte der aufgerichteten Perigonblätter reicht, dieser Komplex stellt die Narbe dar. Ein freier Griffelkanal wird nicht

gebildet, der Pollenschlauch hat also das gesamte Gewebe zu durchwachsen. Abb. 10 b zeigt links eine offene weibliche Blüte mit den vier aufgerichteten Perigonblättern, die rechte hat dieselben bereits verloren und man erkennt an ihr die etwas dunkler gefärbte Narbe.

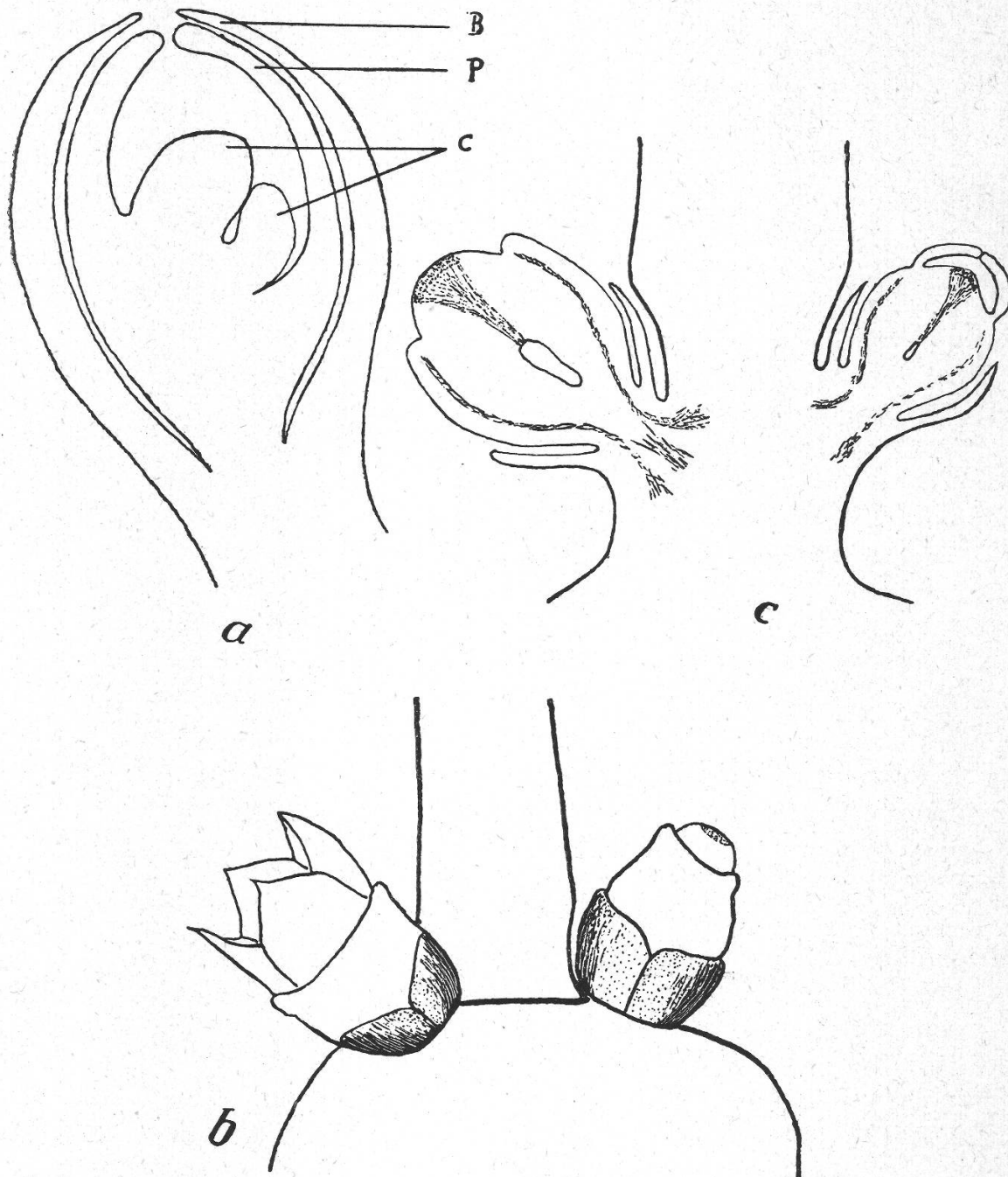


Abbildung 10.

Die innere Organisation ersehen wir aus einem Längsschnitt, wie sie Abb. 10 c wiedergibt, durch die Blüte. Von einer typischen Samenanlage ist nichts zu erkennen, Plazenta, Nucellus und Integumente fehlen vollständig. Die Embryosackmutterzellen liegen frei im parenchy-

matischen Gewebe, von Samenanlagen kann also wieder nicht die Rede sein. Wenn wir uns an die Entstehung des Fruchtknotens erinnern, so stellten wir fest, dass dort während der Verwachsung der Karpelle, an deren unterem Ende, ein kleiner Spalt eine kurze Zeit offen bleibt; aus den subepidermalen Zellen dieses Spaltengrundes gehen nun die Embryosackmutterzellen hervor. Deutlich hebt sich das etwas grosszelligere Griffelgewebe von den umgebenden Zellen ab, es beginnt mit einer breiten Fläche an der Narbe und verengt sich gegen das obere Ende des Embryosackes. Dicht unter der Epidermis verlaufen die Leitungsbahnen. Die Blüte links hat sich noch nicht geöffnet, die Perigonblätter liegen schützend über der Narbe. Die rechte Blüte befindet sich ungefähr im Stadium der Befruchtung, die Perigonblätter sind abgefallen und man erkennt deutlich ihre Insertionsstelle auf dem ringförmigen Wulst. Die Embryosackmutterzellen, Abb. 11 a, heben sich durch verschiedene Eigentümlichkeiten deutlich von ihrer Umgebung ab. Sie erreichen die doppelte bis dreifache Grösse der vegetativen Zellen, ihre Länge beträgt im Durchschnitt zirka fünfunddreissig Mikren, die Breite zirka zwanzig. Das Zytoplasma ist körniger und dichter und die Kerne sind im Verhältnis zur Zelle sehr gross, nehmen sie doch fast die ganze Breite derselben ein, sie sind oval bis rundlich. Das Chromatin bildet ein feines Fadengewirr, in dem sich der Nucleolus deutlich abhebt. Abb. 11 b gibt ein Bild der Embryosackmutterzelle im Synapsisstadium wieder. Bei *V. album* haben wir gesehen, dass eine Mehrzahl von Embryosackmutterzellen vorkommt, es wurden sieben und mehr festgestellt. In diesem Punkte unterscheidet sich *V. articulatum*, indem ich als grösste Zahl nur drei feststellen konnte, wovon aber zwei schon deutliche Degenerationerscheinungen aufwiesen. Die drei Zellen liegen dicht nebeneinander, die beiden seitlichen zeigen eine schmale, langgestreckte Form, während die mittlere fast quadratisch ist. Es scheint, als ob die beiden seitlichen auf Kosten der mittleren verdrängt würden. Treub gibt als höchste Zahl der Embryonen im reifen Samen drei an, ich selber fand bei meinen Präparaten durchgehend nur immer einen Embryo. Daraus geht hervor, dass wohl mehrere Embryosackmutterzellen angelegt werden, dass sich aber in den meisten Fällen nur eine Mutterzelle weiterentwickelt.

Um die grosse Mannigfaltigkeit der Embryosackentwicklung innerhalb der Angiospermen einigermassen klassieren zu können, hat man verschiedene Typen der Entwicklung unterschieden. Eine Einteilung auf Grund der Anzahl der Teilungsschritte, die bis zum befruchtungsfähigen Embryosack nötig sind, sei hier kurz geschildert.

Beim *Normaltypus* umfasst die Entwicklung bis zum achtkernigen Embryosack *fünf Kernteilungen*; die ersten zwei führen zum Tetradenstadium, hier beginnt dann die Auslese der Makrospore, in dem drei der entstandenen Zellen zugrunde gehen und sich nur eine als Embryosackzelle weiterentwickelt. Die dritte Teilung liefert den zweikernigen,

die vierte den vierkernigen und die fünfte den achtkernigen Embryosack.

Bei dem sogenannten *Scillatypus* sind bis zum Achtkernstadium nur vier Kernteilungen notwendig. Der zweite Teilungsschritt, der zur Tetrade führen würde, unterbleibt, es werden nicht drei zu verdrängende Schwesterzellen gebildet, sondern nur eine, an Stelle der Tetrade entsteht also eine Dyade. Aus der unteren der beiden Zellen geht der Embryosack hervor. Dieser Typus ist sowohl bei *V. album* als auch bei *V. articulatum* verwirklicht. Wir gelangen also zu folgendem Schema :

| | | | |
|---|------------------|--------------------|--|
| 5 | Teilungsschritte | = Normaltypus | } bis zum befruchtungs- fähigen Embryosack. |
| 4 | » | = Scillatypus | |
| 3 | » | = Liliumtypus | |
| 2 | » | = Plumbagellatypus | |

Die beiden letzten Typen sind hier nur der Vollständigkeit halber aufgeführt. Es ist klar, dass neben diesen Haupttypen noch zahlreiche Abarten vorkommen.

Bei S c h n a r f (1929, S. 217) findet man eine Zusammenstellung über das Vorkommen abnormer Typen der Embryosackentwicklung. Hier figuriert *V. articulatum* nach der T r e u b s c h e n Untersuchung unter dem *Scillatypus*, *V. album* wird von P i s e k als dem *Normaltyp* angehörend aufgeführt. Nach meinen Ergebnissen verläuft die Embryosackentwicklung bei *V. album* und *V. articulatum* genau gleich, ist also unter demselben Typus aufzuführen. Geht man von der Embryosackmutterzelle aus, so haben wir gesehen, dass die Entwicklung in vier Teilungsschritten verläuft, während für den Normaltyp fünf nötig sind, also gehören *V. album* und *V. articulatum* unter den Scillatyp. Betrachtet man aber nur das Resultat der verschiedenen Teilungen, ohne auf die Zahl der nötigen Teilungsschritte Rücksicht zu nehmen, so sehen wir, dass in beiden Fällen ein normaler achtkerniger Embryosack mit zwei Synergiden, einer Eizelle, zwei Polkernen und drei Antipoden gebildet wird. Von diesem Standpunkt aus gehören also beide unter den Normaltypus.

Bei der weiteren Entwicklung des Embryosackes, die ohne nennenswerte zytologische Besonderheiten verläuft, findet beim ersten Teilungsschritt der Embryosackmutterzelle eine Kernteilung mit nachfolgender Zellteilung statt (Abb. 11 c). Die zwei entstandenen Kerne zeigen eine normale Chromatinstruktur, die achromatische Spindelfigur ist nicht sehr ausgeprägt. Beide Zellen sind anfänglich von gleicher Form und Grösse, Bald darauf teilt sich der Kern einer jeden Zelle noch einmal, wobei die Teilungsebene der unteren Zelle in der Längsrichtung der Blütenachse steht, während die der obern senkrecht dazu steht; die beiden Achsen bilden eine mehr oder weniger deutliche T-Figur (Abb. 11 d). Als Resultat dieser zweiten Teilung ergeben sich

zwei Zellen mit je zwei Kernen. Im Gegensatz zur ersten Teilung findet also hier keine Zellwandbildung statt. Dagegen beginnt sich bald eine Differenzierung der beiden Zellen bemerkbar zu machen, indem die untere Zelle an Grösse zunimmt und durch ihr Wachstum die obere Zelle zusammenschiebt, so dass diese als halbmondförmige Kappe der untern, zum Embryosack auswachsenden aufsitzt. Die obere wird also voll-

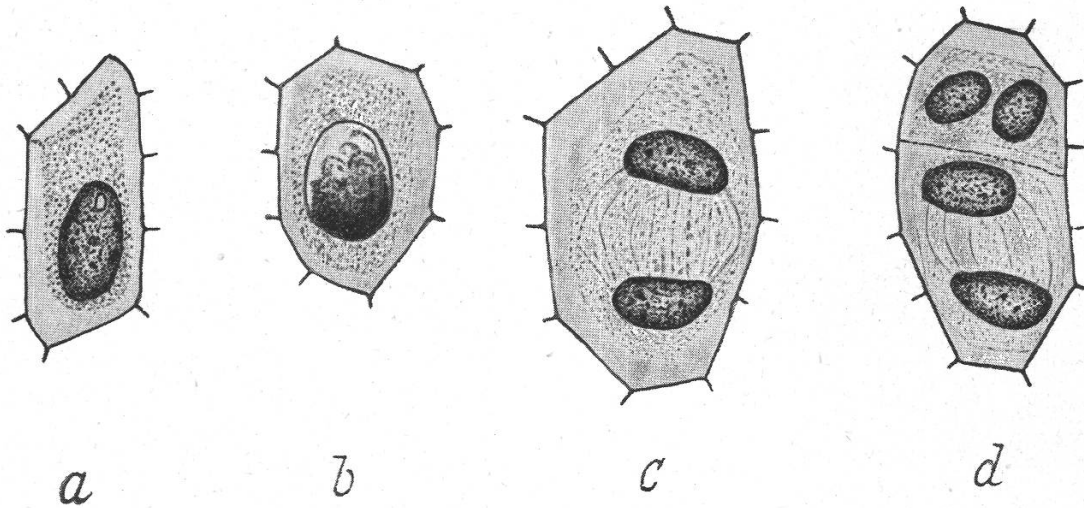


Abbildung 11.

ständig verdrängt, wenigstens konnte ich nie ein Auswachsen der obern Zelle beobachten, wie das bei *V. album* gelegentlich vorkommen soll. Auch sah ich nie die untere Zelle seitlich an der obern vorbeiwachsen, wie das bei *V. album* einmal als Ausnahme festgestellt werden konnte. Die untere Zelle stellt mit ihren beiden Kernen den zweikernigen Embryosack dar, der nun im weiteren Entwicklungsgange ein rasches Längswachstum durchmacht. Wie bei *V. album* durchwächst und verdrängt er in zahlreichen Biegungen das umgebende Gewebe. Kurz nach der zweiten Teilung, mit dem Auswachsen des Embryosackes, wandert der eine Kern in das verbreiterte Ende des gegen die Mikropyle wachsenden Schlauches hinein. Das Plasma liegt der Wandung als dünner Belag an, im Embryosackraum selber ist es von zahlreichen Vakuolen durchsetzt, so dass grössere und kleinere Plasmastränge und Plasmamassen zu beobachten sind.

Bevor der Embryosack seine endgültige Grösse erreicht hat, kommt es zu einer weiteren Kernteilung, das Resultat davon ist das Vierkernstadium (Abb. 12 a). An den beiden Enden liegen die Kerne dicht beieinander. Der vierkernige Embryosack wächst nun noch um ein kleines Stück weiter aus, und zwar findet die Streckung nur im obern Teile statt, nach unten hin vergrössert sich derselbe nur sehr wenig. Die Breite des untern Endes beträgt nur etwa die Hälfte des mikropylaren, auch liegen hier die Kerne nicht immer nebeneinander, sondern meistens übereinander.

Der vierte und letzte Teilungsschritt ergibt den achtkernigen Embryosack. Hier sehen wir nun die Kerne in der typischen Anordnung. Dicht an der Spitze, hie und da etwas seitlich verschoben, liegen die beiden Synergiden, diesen vorgelagert, die Eizelle, deren Kern eine etwas mehr rundliche Form aufweist, sich aber sonst in diesem Stadium nicht von den übrigen Kernen unterscheidet. Vor dem Eikern liegt der

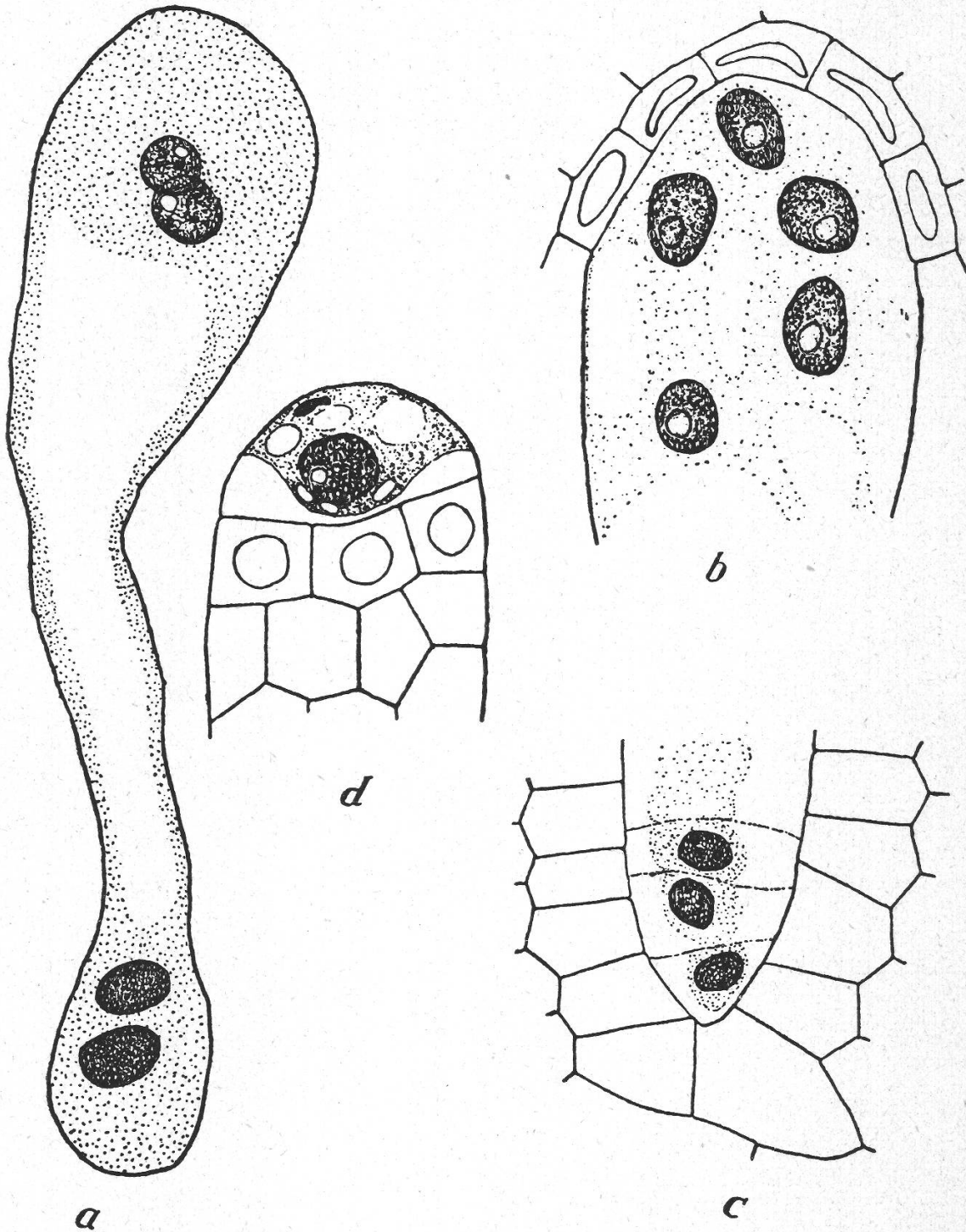


Abbildung 12.

Polkern und nicht weit von ihm entfernt sehen wir den Polkern der Antipodengruppe (Abb. 12 b). Dieser hat also den langen Embryosack in kurzer Zeit durchwandert, die beiden Polkerne treffen sich im oberen Viertel des Embryosackes. Die Frage, ob die letzte Kernteilung in der untern Gruppe früher einsetzt, dass also der untere Polkern sich schon auf der Wanderung befindet bevor der obere entsteht, oder ob die Teilung in beiden Gruppen gleichzeitig verläuft, konnte ich nicht beantworten. Auffallend ist, dass der untere Polkern die relativ lange Strecke in so kurzer Zeit durchwandert, während der obere Polkern einen Weg zurücklegt, der kaum das Vierfache seines längsten Durchmessers beträgt. Bei *V. album* haben wir ganz ähnliche Verhältnisse angetroffen, die Vereinigung der beiden Polkerne erfolgt auch im oberen Drittel des Embryosackes.

Die Antipodengruppe zeigt ein normales Verhalten. Auch Treub schreibt, dass er in gut entwickelten Embryosäcken immer drei Antipodenzellen gesehen habe, was ich durch meine Beobachtungen nur bestätigen kann. Die Kerne sind durch feine Membranen voneinander getrennt. Zufolge der Enge des untern Teiles des Embryosackes liegen aber die Kerne nicht nebeneinander, sondern übereinander. Die Kerne selber sind etwas kleiner als die Kerne des Eiapparates und ihr Inhalt färbt sich mit Haematoxylin Delafield sehr gleichmässig. Den Zeitpunkt ihrer Degeneration konnte ich nicht feststellen, wahrscheinlich werden sie schon kurz nach der Befruchtung resorbiert (Abb. 12 c).

6. Befruchtung und Endosperm bildung.

Einwandfreie Präparate mit Stadien der Befruchtung der Eizelle und des primären Endospermkernes habe ich nicht gefunden. Da aber Pollen und Embryosack sich ohne Abnormitäten entwickeln, liegt auch kein Grund vor, an eine andere als normale Entwicklung des Embryos zu denken. Genau wie bei *V. album* geht auch hier die Entwicklung des Endosperms der Embryoentwicklung weit voraus. Auch Treub gibt schon an, dass kurz nach dem Eindringen des Pollenschlauches die Endosperm bildung beginnt. Die Entwicklung des Nährgewebes erfolgt hier ebenfalls *nach dem zellulären Typus*, also Kernteilung mit sofort anschliessender Zellbildung. Es ist wieder im oberen, erweiterten Teil des Embryosackes, wo sich die Entwicklung am stärksten geltend macht. Das Endosperm ist zunächst ein lückenloser Verband gleichförmiger Zellen, erst am Ende seiner Entwicklung tritt eine Differenzierung auf, in der Weise, dass seine äusserste Schicht durch lange, papillenförmige Zellen gebildet wird, die den Abschluss gegen das umgebende Gewebe bilden (vgl. Taf. 22, Fig. 2).

7. Entwicklung des Embryo und Bau der Frucht.

Wenn das Endosperm sich schon zu einer ansehnlichen Masse entwickelt hat, sehen wir die befruchtete Eizelle noch in ungeteiltem Zustand an der Spitze des Embryosackes. Sie liegt in einer reichlich mit grösseren und kleineren Vakuolen durchsetzten Plasmamasse (Abb. 12 d). Der Mikropyle zugelegen sind noch Reste der Synergiden zu erkennen. Das Endosperm wächst nun in weit stärkerem Masse als bei *V. album* um die noch immer ruhende Eizelle herum, so dass diese mit der Zeit in die Mitte des linsenförmigen Nährgewebekörpers zu liegen kommt. Erst jetzt beginnt die Teilungstätigkeit in der Eizelle. Nach Treub wird ein sehr kurzer Suspensor abgegliedert, ein Verhalten, wie wir es von *V. album* her kennen. Einen wenigzelligen Embryo zeigt uns Taf. 22, Fig. 1, bei einer zirka 155fachen Vergrösserung. Die embryonalen Zellen fallen durch ihre Grösse und ihren Plasmareichtum sehr leicht auf. Infolge der nun lebhaften Teilungstätigkeit erscheint das Chromatin der Kerne aufgelockert und unterscheidet sich deutlich von den stärker gefärbten Endospermkernen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nimmt das Nährgewebe noch stark an Volumen zu, es durchwächst mit einem breiten, halbkreisförmigen Scheitel die ganze Beere von einem Ende zum andern. Auch der Embryo nimmt gewaltig an Masse zu. Taf. 22, Fig. 2, zeigt den ausgewachsenen Embryo im Querschnitt, die Vergrösserung ist dieselbe wie bei Taf. 22, Fig. 1. Der Embryo ist von einer breiten elliptischen Form, seine äusserste Schicht ist durch lange Papillenzellen gebildet, die wohl der Nahrungsaufnahme dienen. Im Querschnitt dicht unterhalb dem Vegetationspunkt sieht man in den beiden Brennpunkten der Ellipse, denn eine solche Form nimmt der Embryo an, die ersten Anlagen zu den Gefässbündeln. Ein zentrales verläuft im Hypocotyl, teilt sich dann und entsendet je einen Ast in die beiden kurzen, zugespitzten Keimblätter. Im Gewebe des Keimlings liegen zahlreiche morgensternartige Drusen von Kalziumoxalat, dieselben finden sich auch in den reichlich mit Stärke angefüllten Zellen des Endosperms, sowie in den Zellen des übrigen Gewebes. Ein tangentialer Flächenschnitt durch das Nährgewebe zeigt, dass dasselbe fast den gesamten Raum der Beere einnimmt. Auf der Aussenseite des kreisrunden Endosperms ist nur eine ganz dünne Viscinschicht zu erkennen, die an das mehrere Zelllagen dicke Rindengewebe anschliesst. Taf. 23, Fig. 2, zeigt das Endosperm, sowie den fertigen Embryo im Flächenschnitt (Vergr. zirka 22fach). Wir sehen, dass der Keimling, der ursprünglich in der Mitte lag, mit zunehmender Differenzierung an den Rand verlagert wurde, so dass er schliesslich exzentrisch im Nährgewebe liegt. Sein Wurzelende ragt im medianen Schnitt etwas aus dem Endosperm heraus, ein Zustand, wie wir ihn auch bei *V. album* gefunden haben.

Ein Längsschnitt durch eine noch nicht ausgereifte Beere zeigt uns folgendes (Taf. 23, Fig. 1): Im Zentrum, mehr der Basis genähert, bemerken wir den elliptischen Endospermkörper; in ihm liegt etwas oberhalb der Mitte ein junger, wenigzelliger Embryo. Zu beiden Seiten des Nährgewebes verläuft eine Zone, die nur aus einigen Zellagen besteht, in deren Zellen spiralig verdickte Leitungsbahnen festzustellen sind (Taf. 23, Fig. 4). Oberhalb des Endosperms, gegen die Narbe hin, ist die Schicht unter dem Drucke des rasch sich vermehrenden Gewebes auseinandergesprengt, so dass ein freier Raum entstanden ist, der später vom Endosperm aber vollständig ausgefüllt wird. An dieses schmale Band von Leitungselementen schliesst die schon mächtig entwickelte Schleimschicht an. Diese besteht aus zwei deutlich verschiedenen Teilen, einem innern verschleimten und einem äussern, in diesem Stadium noch unverquollenen Teil (Taf. 23, Fig. 5). Die innere Schicht umschliesst in zwei langen Strängen schalenförmig das Endosperm. Wenig unterhalb des ehemaligen Narbengewebes nähern sich die beiden seitlichen Stränge, ohne sich aber zusammenzuschliessen, sondern sie lassen zwischen sich eine enge Zone parenchymatischer Zellen frei. Der Inhalt der ehemals sehr langen und schmalen Zellen ist aufgequollen. Die Membranen sind gesprengt und bilden nun eine schleimige Masse, in der die spindelförmigen Kerne gut zu erkennen sind (Taf. 23, Fig. 6). An diese innere verschleimte Zone grenzt, durch eine scharfe Linie getrennt, die äussere Schicht an. Diese wird gebildet durch schlauchartige Zellen, die zwanzig- bis fünfundzwanzigmal länger sind als breit. Auch ihre Kerne, die in der Mitte der Zellen liegen, zeigen dieselbe langausgezogene Form (Taf. 23, Fig. 7). Dieser Viscinschicht schliesst sich nach aussen eine Zone von Rindengewebe an. Den Abschluss der Beere bildet die Epidermis, deren Zellen von einer mächtigen Kutikula überzogen sind (Taf. 23, Fig. 9).

Einen Längsschnitt durch die reife Beere gibt Taf. 23, Fig. 3. Das grosse Endosperm durchzieht die Beere von deren Basis bis zur Spitze. Der basale Teil des Nährgewebes zeigt eine zugespitzte Form, während die Spitze halbkugelartig abgerundet ist. Die maximale Breite des Endosperms beträgt ungefähr die Hälfte der Länge. Zu bemerken ist, dass die äusserste Schicht durch lange, papillenartige Zellen gebildet wird. Etwas unterhalb der Mitte liegt der quergeschnittene Keimling.

Durch die Volumenzunahme des Nährgewebes ist nun die innere Schleimschicht stark zusammengedrückt worden (Taf. 23, Fig. 8); gleichzeitig sind die Zellen der äussern Schicht ebenfalls grösser geworden und beginnen nun auch zu verquellen. Die Spitze des Endosperms hat alle vor ihr liegenden Gewebe durch ihr Wachstum zusammengedrückt und liegt nun direkt unter der Rindenschicht. Diese, sowie die Epidermis haben durch das Wachstum keine Veränderungen mehr

erfahren. Die vollständig ausgereifte Beere hat einen Durchmesser von zwei bis drei Millimetern.

Die Verbreitung der Samen von *V. articulatum* geschieht durch Vögel. Nach dem Durchgang durch den Verdauungstraktus werden die Samen mittelst des Viscinschleims an die Unterlage festgeheftet. Docters van Leeuwen gibt in « De Tropische Natuur » ein Bild, in dem mehrere Samen perlschnurartig an einem Zweig angeheftet sind, doch stellen sie nicht nur die Samen einer einzigen Sorte dar, sondern es wechseln in der obgenannten Abbildung Samen von *Macrosolen cocheninchinensis* und *V. articulatum* miteinander ab.

Die Keimung geht in der Weise vor sich, dass aus dem Samen ein dünnes, drahtförmiges Hypokotyl herauswächst. Dieses krümmt sich der Unterlage entgegen und heftet sich dort fest. Auch hier bleiben die Keimblätter meist im Endosperm stecken. Nach mündlicher Angabe von Prof. A. Ernst geht die Keimung sehr rasch vor sich, in wenigen Stunden streckt sich das hypokotyle Glied aus dem Samenrest heraus. In der Abbildung Docters van Leeuwens sieht man die, durch einen Vogel deponierten Samen frei an einem Aste herunterhängen, die Keimung hat begonnen, ohne dass die Samen irgendwo befestigt waren.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Pollenentwicklung: Diese verläuft bei beiden Pflanzen gleich. Als Unterschied ist zu bemerken, dass bei *V. articulatum* die Längsspaltung der Chromosomen mit äusserster Wahrscheinlichkeit erst in der zweiten Teilung stattfindet. Es ist also diese Längsspaltung nicht, wie bei *V. album*, in den ersten Teilungsschritt eingeflochten. Bei beiden Pflanzen bilden sich normale Pollentetraden. Das Pollenkorn wird bei beiden im zweikernigen Stadium ausgestäubt. Die Exine zeigt bei *V. album* eine feine Bestachelung, bei *V. articulatum* ist sie vollständig glatt.

Die Zahl der Gemini ist in den Pollenmutterzellen von *V. album* 10, bei *V. articulatum* dagegen 12.

Embryosackbildung: Sie geht bei *V. album* und *V. articulatum* nach dem gleichen Typus vor sich. Plazenta, Nucellus und Integumente werden nicht gebildet; die Embryosackmutterzellen liegen frei im Gewebe. Bei *V. album* werden deren bis sieben angelegt, bei *V. articulatum* höchstens drei. Bei unserer einheimischen Mistel gelangen bis zu vier Embryonen zur vollständigen Entwicklung, bei *V. articulatum* dagegen fand ich nur immer einen, doch sollen nach Treub gelegentlich auch zwei vorkommen. Weder bei *V. album* noch bei *V. articulatum* kommt es bei der Teilung der Embryosackmutterzelle zu einer vollständigen Tetradenbildung. Der ersten Kernteilung folgt eine Zellteilung nach und bei der zweiten Teilung tritt nur noch eine Kernteil-

lung ein. Die untere Zelle, die den zweikernigen Embryosack darstellt, wächst unter vollständiger Verdrängung der obern aus. Es wird bei beiden Arten ein normaler achtkerniger Embryosack gebildet. Bei *V. album* konnte ich eine Doppelbefruchtung feststellen und diese ist auch für *V. articulatum* sehr wahrscheinlich. Nach der Befruchtung macht die Eizelle ein längeres Ruhestadium durch, bevor sie sich zu teilen beginnt.

Endospermentwicklung : Sie geht der Embryoentwicklung reichlich weit voraus. Das Nährgewebe entsteht nach dem *zellulären Typus*. Bei *V. album* wird der Embryo weniger tief in das Endosperm eingesenkt als bei *V. articulatum*, auch liegt er bei letzterer Art exzentrisch im Endosperm.

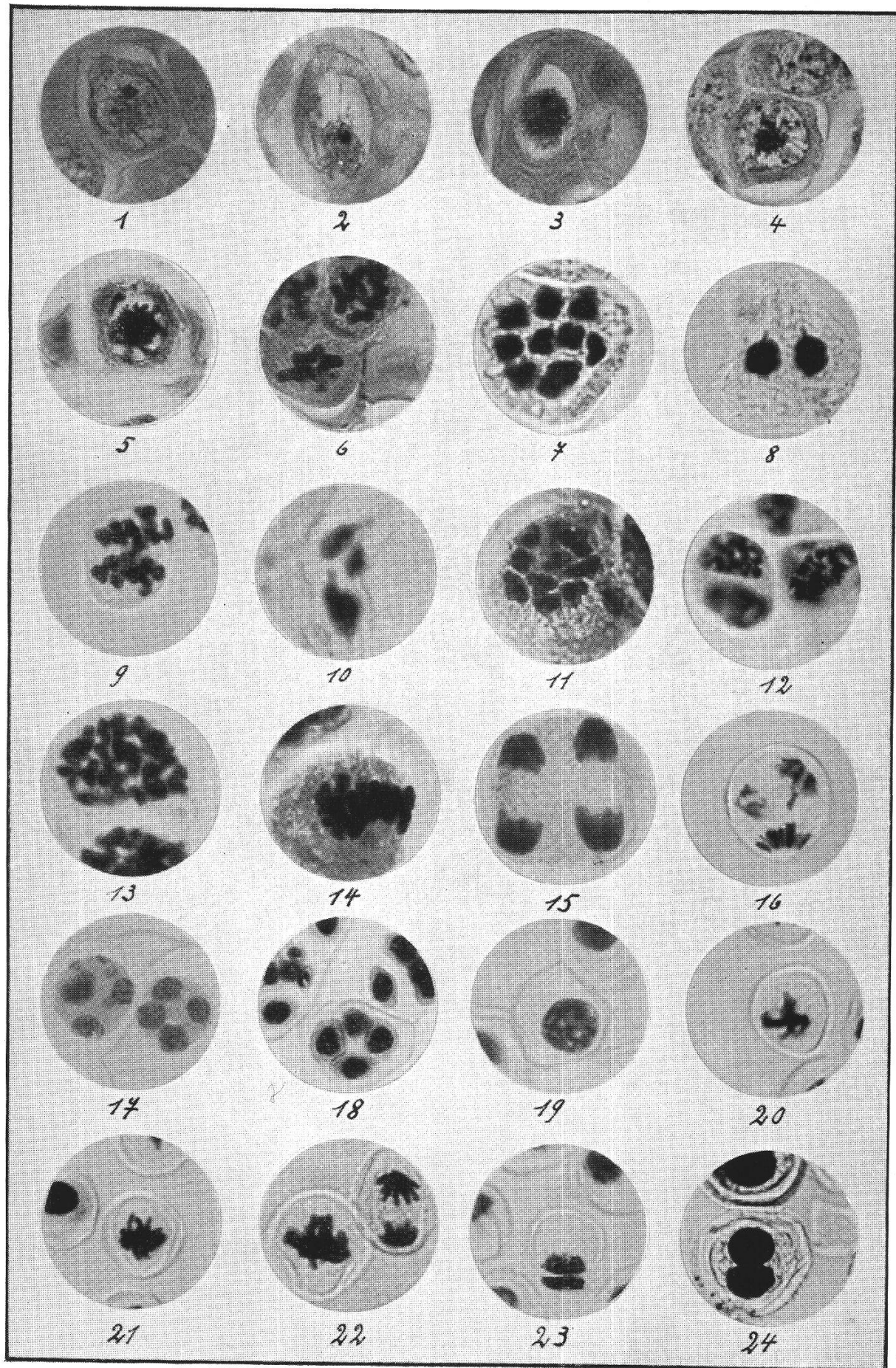
Die Beere stellt eine Scheinfrucht dar, an deren Aufbau die Achse mitbeteiligt ist.

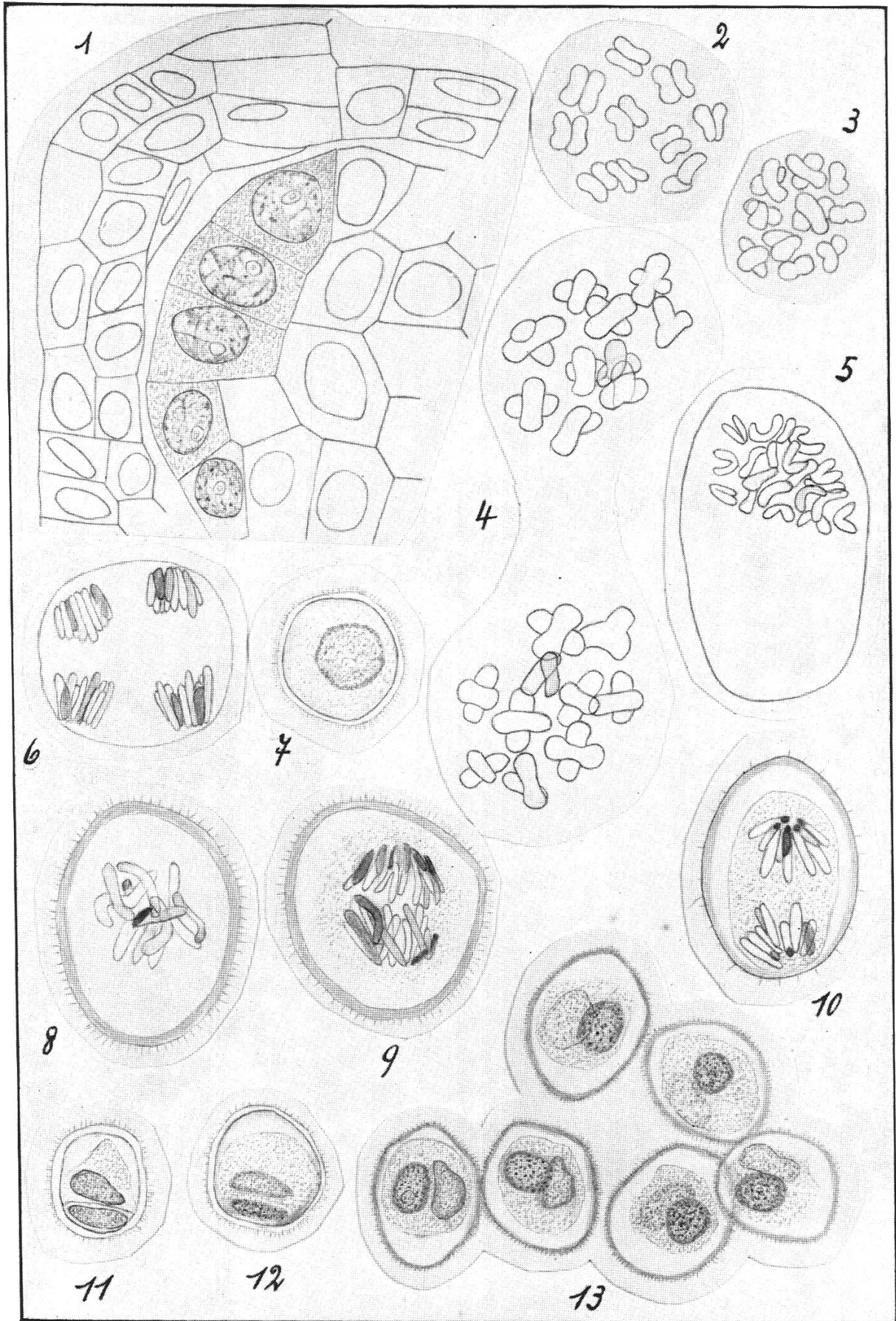
Die Kotyledonen bleiben bei der Keimung meist im Samen drin stecken.

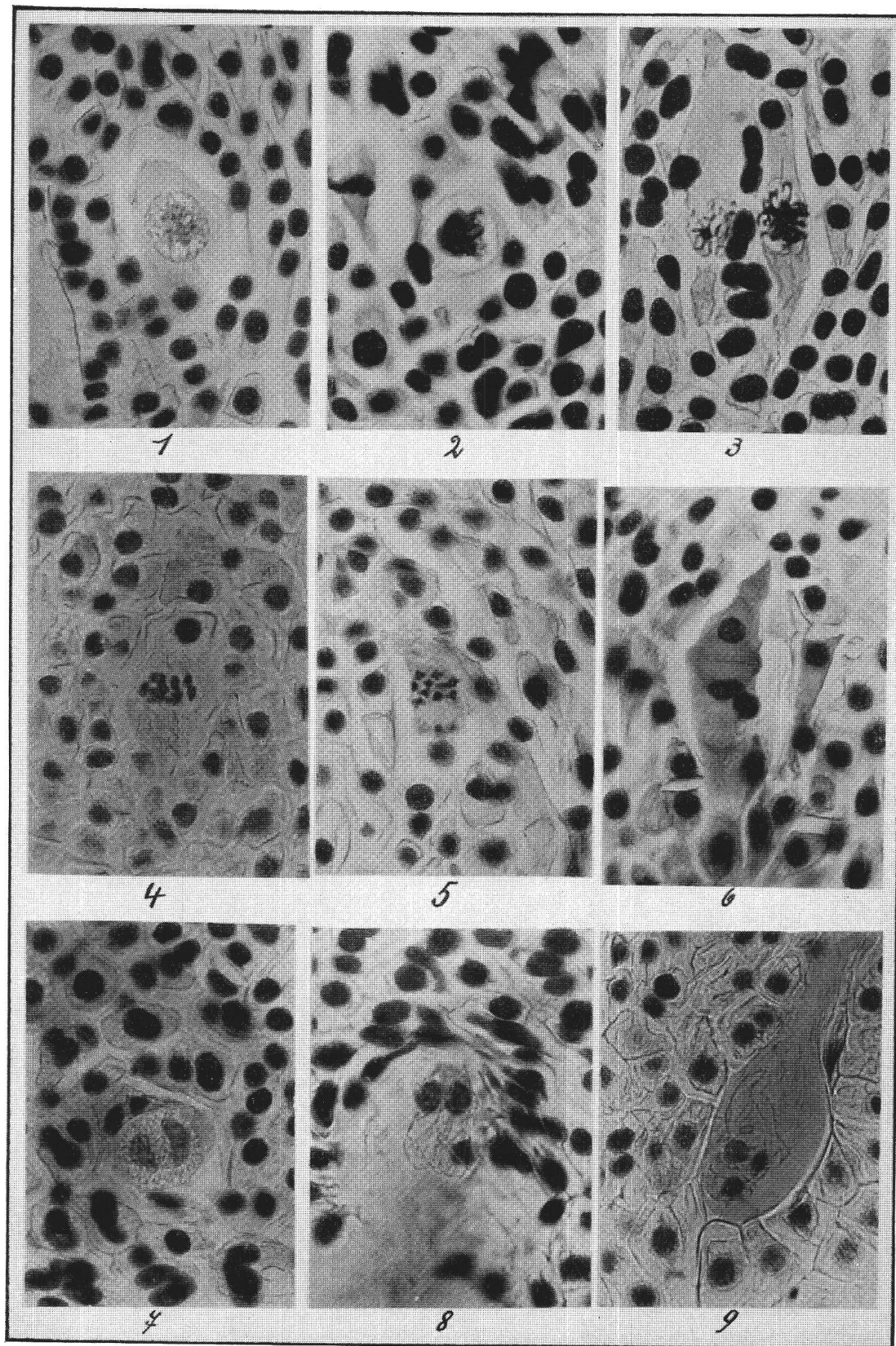
Die Verbreitung des Samens geschieht bei beiden Arten durch Vögel.

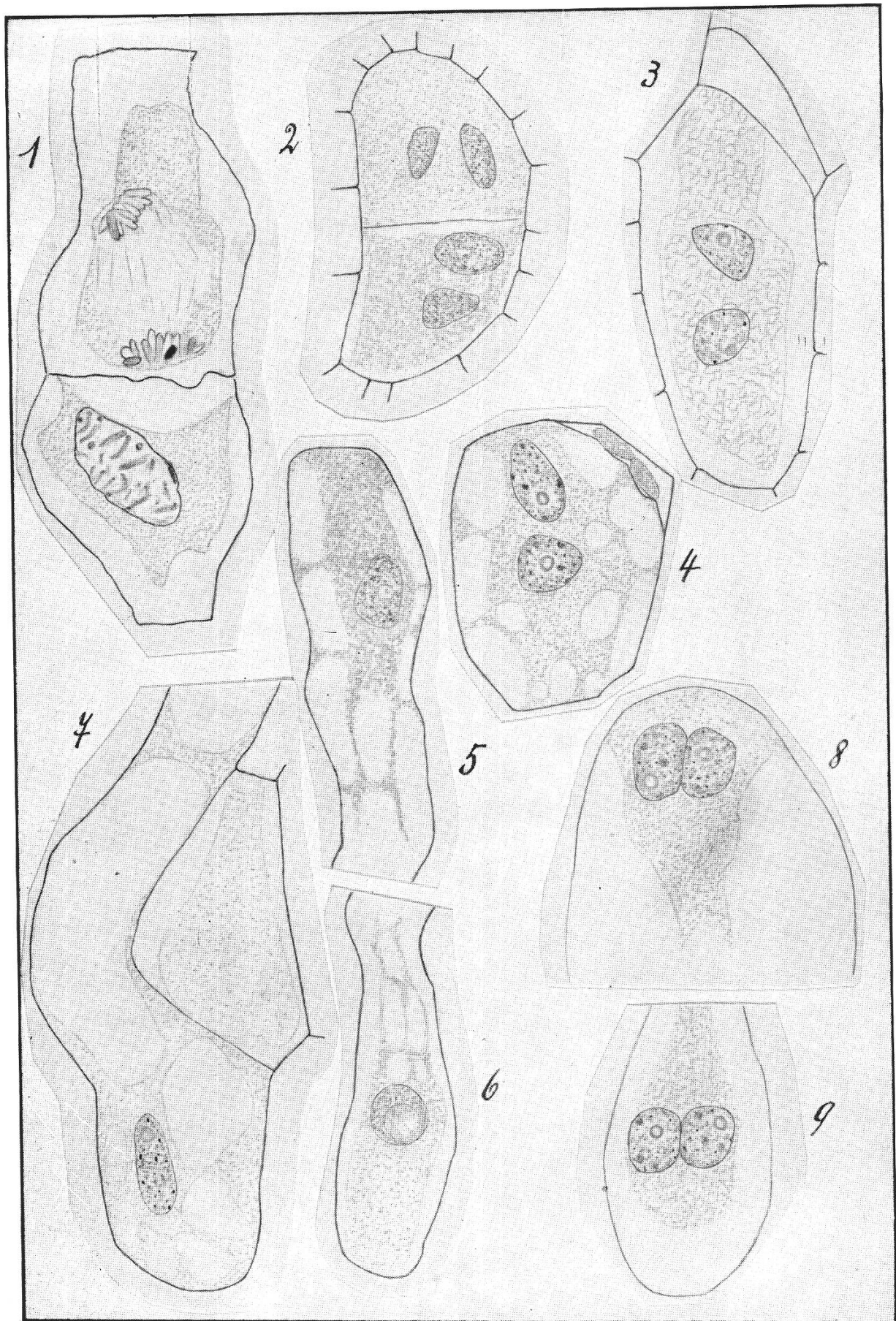
V. Literaturverzeichnis.

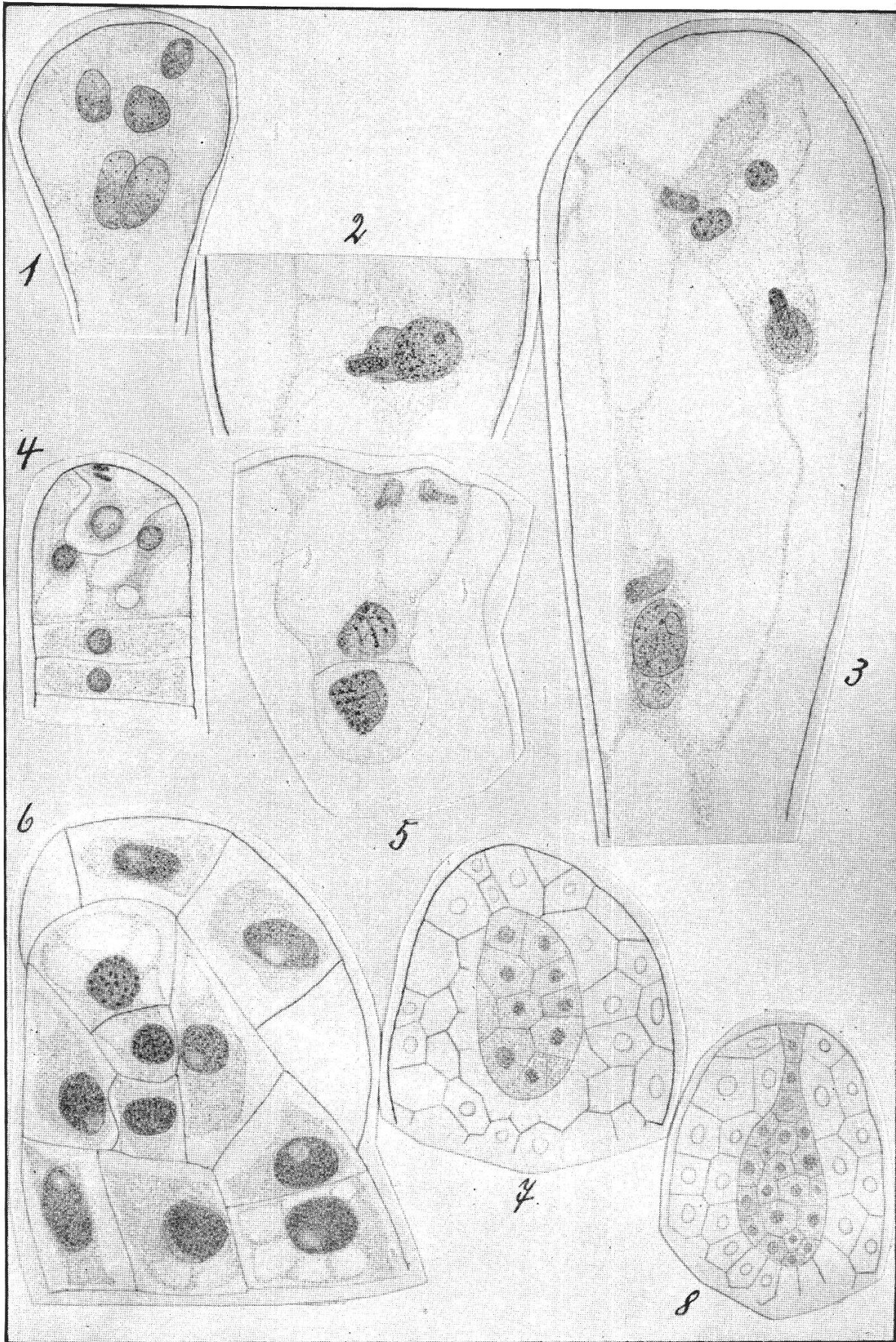
- Allen, C. E. A chromosome difference correlated with the sex differences in *Sphaerocarpus*. Science, 1917, Bd. 46, S. 446—467.
- Billings, F. H. Microsporogenesis in *Phoradendron*. Ann. of Bot. Vol. XLVI. Oct. 1932. S. 979—992.
- Correns, C. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei höheren Pflanzen. Berlin 1928. 138 S., 77 Abbildg.
- Danser, B. H. The *Loranthaceae* of the Netherlands Indies. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg. Série III. Vol. XI. 268 S., 30 Abbildg.
- Decaisne, M. Sur le pollen et l'ovule du gui. Ann. sc. nat. 2^{me} série, t. XIII, 1840. S. 291 ff.
- Engler, A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 1. Hälfte, S. 156—198.
- Ernst, A. Embryobildung bei *Balanophora*. Flora Bd. 6, 1913. S. 129—159.
- Gjokić, G. Zur Anatomie der Früchte und des Samens von *Viscum*. Sitz.-Ber. d. kais. Ak. d. Wiss. Bd. 105. Wien 1896. S. 447—464.
- Goebel, K. Organographie der Pflanzen. III. Teil: Spezielle Organographie der Samenpflanzen. Jena 1923. 579 S., 431 Abb. i. Text.
- Griffith, W. On the development of the Ovula of *Loranthus* and *Viscum*. Trans. Lin. Soc. Vol. XVIII. 1838. S. 71—91.
- On the Ovulum of *Santalum*, *Osyris*, *Loranthus* and *Viscum*. Trans. Lin. Soc. Vol. XIX. 1854. S. 171—214.
- Heinricher, E. Wie erfolgt die Bestäubung der Mistel, scheiden ihre Blüten wirklich Nektar ab? Biolog. Zentralbl. Bd. 40, 1920. S. 514—527.
- Hofmeister, W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. VI, 1859. S. 553—760.
- Huss, H. A. Beiträge zur Morphologie der Antipoden. Beiheft Bot. Centralbl. 20, 1. Abt., 1906. S. 77—174.

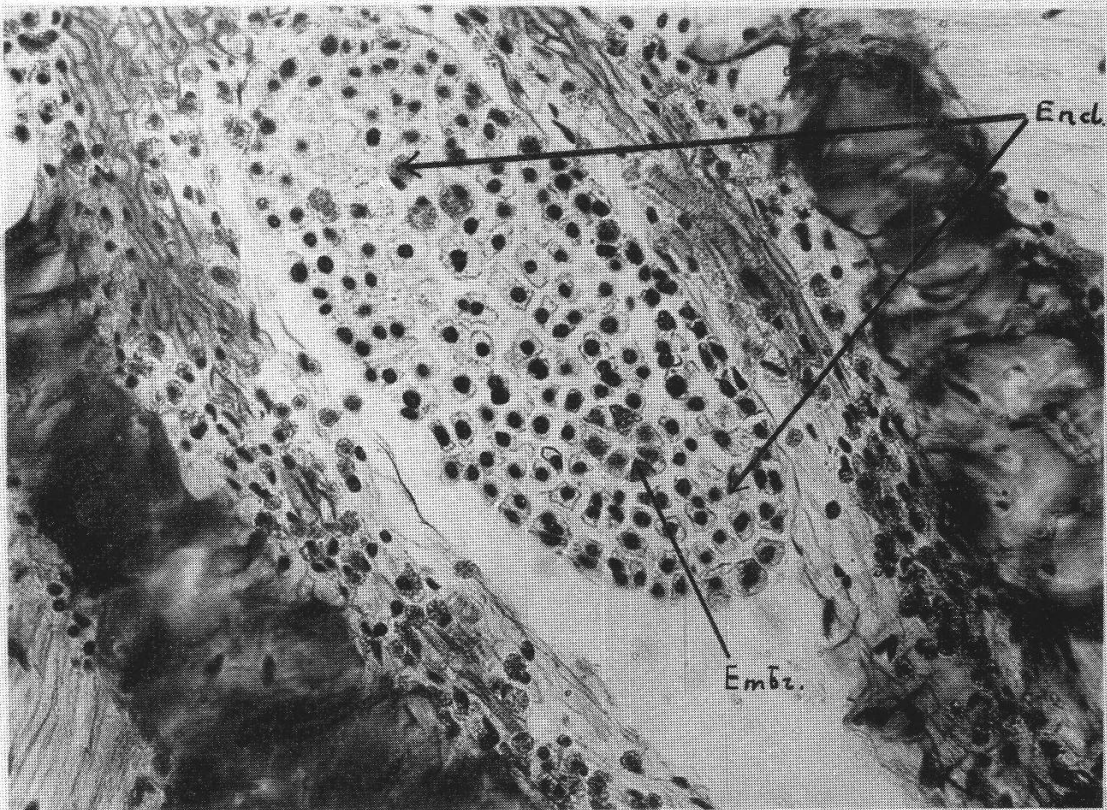




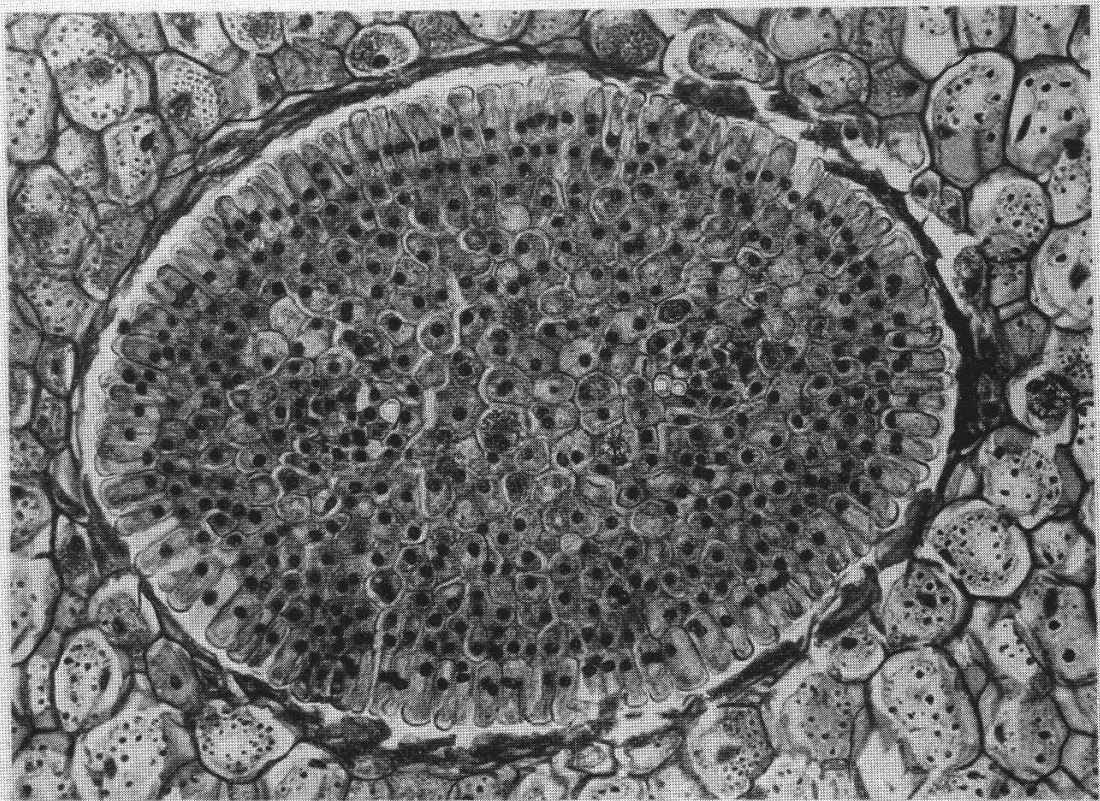




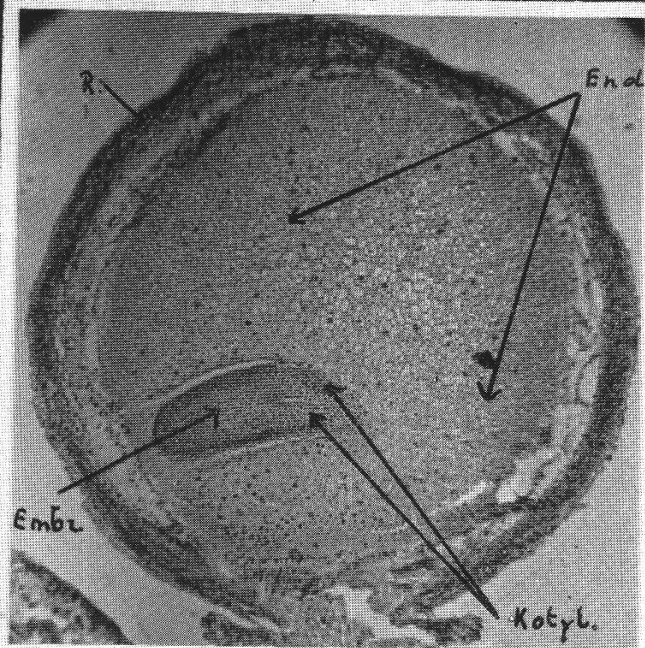




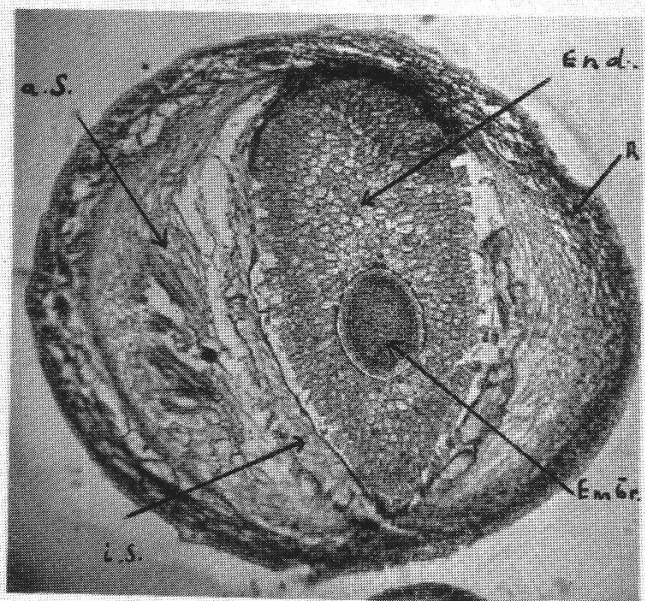
1



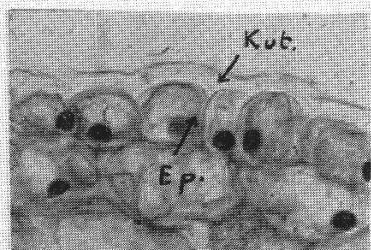
2



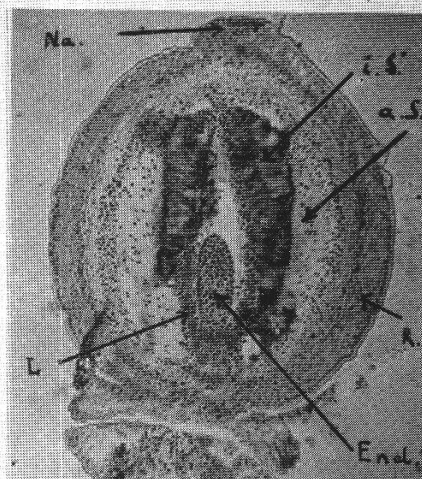
2



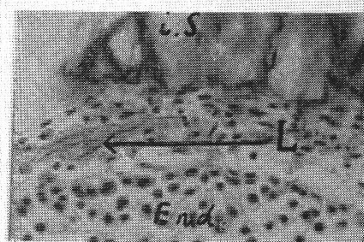
3



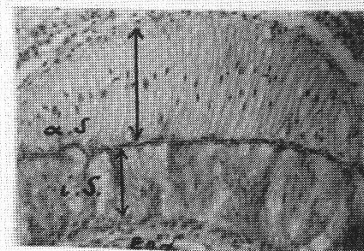
9



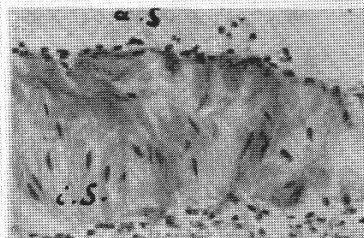
1



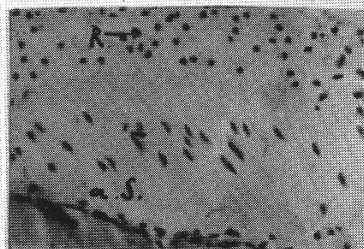
4



5



6



7



8

Leere Seite
Blank page
Page vide

- Jörgensen, C. A. Chromosomes and Sex in *Vallisneria*. Journ. of Genetics. Bd. 18, 1927. S. 63—75.
- Jost, L. Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. Bot. Zeitg. 1888. S. 356—368, 372—387.
- Karsten, K. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der *Loranthaceen*. Bot. Zeitg. 1852. S. 305—314, 320—325, 337—344, 361—366.
- Leeuwen, W. Docters van. Uit het Leven van enkele Javaansche *Loranthaceae*. De Tropische Natuur. No. 6. 1931. S. 103—118.
- Löffler, B. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte, der Beere und des ersten Saugorgans der Mistel. (*Viscum album* L.). Tharandter Forstl. Jahrbuch. Bd. 74, Heft 2, 1923. S. 1—14.
- Mac Clung, C. E. The Chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. Vol. 9, 1905. S. 304—340.
- Meyen, F. J. F. Noch einige Worte über Befruchtungsakt und Polyembryonie bei den höhern Pflanzen. Berlin 1840.
- Pisek, A. Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album* L.). Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62, 1923. S. 1—19.
- Santos, J. K. Differentiation among Chromosomes in *Elodea*. Bot. Gaz. Bd. 75, 1923. S. 42—59.
- Schake, M. A. A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpus texanus*. Science, Vol. 49, 1919. S. 218—219.
- Schnarf, K. Embryologie der Angiospermen. Berlin 1929. 689 S., 627 Textfiguren in 69 Abbildungen.
- Schürhoff, P. N. Die Befruchtung von *Viscum album* L. Ber. d. bot. Ges. Bd. 40, 1922. S. 314—316.
- Tieghem, van. Anatomie des fleurs et des fruits du gui. Ann. sc. nat., 5^{me} série, XII, 1869. S. 101.
- Tischler, G. Allgemeine Pflanzenkaryologie. 2. Aufl., 1. Hälfte «der Ruhekern». 630 S., 252 Textfig. Berlin 1934.
- Treub, M. Observations sur les *Loranthacées*. *Viscum articulatum* Burm. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Vol. III, 1883. S. 1—12.
- Treviranus, L. C. Ueber Bau und Entwicklung der Eichen und Samen der Mistel. Abh. d. math.-phys. Cl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. VII. 1855. S. 153—177.
- Tubeuf, K. v. Monographie der Mistel. München und Berlin 1923. 832 S., 35 Taf., 181 Fig.
- Wefelscheid, G. Ueber die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn 1911. 50 S., 1 Taf.
- Winge, Ö. On sex-chromosomes, sex-determination, and preponderance of females in some dioecious plants. C. R. Trav. Lab. Carlsberg. Bd. 15. No. 5, 1923. 26 S., 4 Taf.

VI. Erklärung der Tafeln.

Tafel 17.

Figur Pollenentwicklung von *Viscum album*.

1. Ruhende Pollenmutterzelle.
- 2— 5. Synapsisstadien der Pollenmutterzelle.
6. Chromosomenbildung, Kernmembran verschwunden.
7. 10 Gemini in der Aequatorialplatte der ersten Teilung.
8. Einzelne Gemini der Aequatorialplatte der ersten Teilung, die Seitenansicht zeigt die seitlichen Einschnürungen und das in Spitzen ausgezogene Chromatin.
9. Trennung der homologen Chromosomen in der ersten Teilung.
10. Längsspaltung der Chromosomen auf dem Wege zum Pol der ersten Teilung.
11. Diaster der ersten Teilung.
12. Interphase.
13. 20 Einzelchromosomen vor der Verteilung auf die Pole der zweiten Teilung.
14. Aequatorialplatte der zweiten Teilung.
- 15—16. Telophase der zweiten Teilung.
17. Tetradenkerne.
18. Tetradenzellen.
19. Einkerniges Pollenkorn.
- 20—21. Progammer Kern in Teilung, Diakinesestadium.
22. Diaster der progamen Kernteilung.
23. Generative und vegetative Zelle.
24. Fertiges zweikerniges Pollenkorn.

Vergrößerung der Originalphotos: Fig. 1—6, 9, 16—24 zirka 420fach;
Fig. 7, 8, 10, 11, 15 zirka 770fach.

Die Tafel ist auf $\frac{9}{10}$ Seitenlänge reduziert worden.

Tafel 18.

Pollenentwicklung von *Viscum album*.

1. Pollenmutterzellen im Verband.
2. Diakinesestadium der ersten Teilung, 10 Gemini.
- 3— 4. Diaster der ersten Teilung.
5. 20 Einzelchromosomen vor der zweiten Teilung, entspricht Tafel 17, Fig. 13.
6. Telophase der zweiten Teilung, entspricht Tafel 17, Fig. 15.
7. Einkerniges Pollenkorn, entspricht Taf. 17, Fig. 19.
- 8— 9. Progammer Kern in Teilung, entspricht Taf. 17, Fig. 21.
10. Diasterstadium der progamen Kernteilung, entspricht Taf. 17, Fig. 22.
- 11—12. Generative und vegetative Zelle des Pollenkornes, entspricht Taf. 17, Fig. 23.
13. Reifer, zweikerniger Pollen.

Vergrößerung der Originalzeichnungen: Fig. 1, 7, 11, 12, 13 zirka 680fach;
Fig. 5, 6, 8, 9, 10 zirka 1100fach; Fig. 2, 3, 4 zirka 1800fach.

Die Tafel ist auf $\frac{4}{5}$ Seitenlänge reduziert worden.

Tafel 19.

Entwicklung von der Embryosackmutterzelle bis zum acht-kernigen Embryosack bei *Viscum album*.

- Figur
1. Ruhende Embryosackmutterzelle.
 - 2— 3. Synapsisstadium der Embryosackmutterzelle.
 4. Diakinese der ersten Teilung der Embryosackmutterzelle, 10 Gemini.
 5. Diaster der ersten Teilung.
 6. Telophase der ersten Teilung mit Membranbildung.
 7. Dyade, eine verdrängte Schwesterzelle.
 8. Eiapparat.
 9. Antipoden.

Vergrößerung: Bei allen Originalbildern zirka 380fach.
Die Tafel ist auf $\frac{4}{5}$ Seitenlänge reduziert worden.

Tafel 20.

Entwicklung des Embryosackes bis zum Vierkernstadium bei *Viscum album*.

1. Embryosackmutterzelle nach der ersten Teilung, obere Zelle in der Telophase der zweiten Teilung.
2. Zweikerniger Embryosack mit Schwesterzelle.
- 3— 4. Verdrängen der Schwesterzelle.
- 5— 6. Auswachsener Embryosack im Zweikernstadium.
7. Seitliches Auswachsen des Embryosackes, Ausnahmefall.
8. Mikropylares Ende, Vierkernstadium.
9. Chalazales Ende, vierkerniger Embryosack.

Vergrößerung der Originalzeichnungen: Fig. 1 zirka 1100fach; alle übrigen zirka 380fach.

Die Tafel ist auf $\frac{4}{5}$ Seitenlänge reduziert worden.

Tafel 21.

Doppelbefruchtung und Embryobildung bei *Viscum album*.

1. Eizelle, zwei Synergiden und verschmelzende Polkerne.
 2. Befruchtung der verschmelzenden Polkerne.
 3. Doppelbefruchtung.
 4. Befruchtete Eizelle mit umgebendem Endosperm.
 5. Eizelle kurz nach der Teilung.
 6. Zweizelliger Embryo mit Endosperm.
 - 7—8. Aeltere Embryonen.
- Vergrößerung der Originalzeichnungen: Fig. 1, 3 zirka 380fach; Fig. 4, 7, 8 zirka 200fach; Fig. 2, 5, 6 zirka 680fach.
Die Tafel ist auf $\frac{4}{5}$ Seitenlänge reduziert worden.

Tafel 22.

Junger und fertiger Embryo von *Viscum articulatum* quergeschnitten.

1. Junger, wenigzelliger Embryo (Embr.) im Endosperm (End.).
2. Ausgewachsener Embryo, Querschnitt.

Vergrößerung: Bei beiden zirka 155fach.

Tafel 23.

Anatomie der Beere von *Viscum articulatum*.

1. Junge Beere, Längsschnitt.
2. Reife Beere mit fertigem Embryo, tangentialer Flächenschnitt.

Figur

3. Medianer Schnitt durch reife Beere mit Embryo und Endosperm.
4. Leitungsgewebeführende Schicht zwischen Endosperm und innerer Schleimschicht.
5. Mesocarp, bestehend aus äusserer und innerer Schleimschicht.
6. Innere Schleimschicht verquollen.
7. Aeussere Schleimschicht noch unverschleimt.
8. Innere Schleimschicht zusammengedrängt durch das Endosperm, äussere Schleimschicht verquollen.
9. Epidermis mit Kutikula, reife Beere.

Vergrosserung: Fig. 1, 2, 3 zirka 22fach; Fig. 4—8 zirka 95fach; Fig. 9 zirka 270fach.

| | | |
|-------|---|-------------------------|
| Na. | = | Narbe |
| i. S. | = | Innere Schleimschicht |
| a. S. | = | Aeussere Schleimschicht |
| R. | = | Rindengewebe |
| L. | = | Leitungsbahnen |
| Kot. | = | Kotyledonen |
| End. | = | Endosperm |
| Embr. | = | Embryo |
| Ep. | = | Epidermis |
| Kut. | = | Kutikula. |

Folgende Figuren: Taf. 20, Fig. 7 und Taf. 21, Fig. 1, 2, 3, 6, 7, 8 sind nach Präparaten von H. Meier gezeichnet.
