Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 44 (1935)

Artikel: Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Korthalsella Dacrydii (Ridl.) Danser

Autor: Rutishauser, Alfred

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-29544

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: 01.10.2025

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

Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Korthalsella Dacrydii (Ridl.) Danser.[1]

Von *Alfred Rutishauser.*

Eingegangen am 1. Mai 1935.

(Arbeiten aus dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich, II. Serie, Nr. 18, mit 15 Figuren und 4 Tafeln.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 390
Material und Technik 392
A. Morphologie und Anatomie der Vegetationsorgane 392
B. Bau und Entwicklung der Blüten 396
I. Anlage und erste Entwicklungsstadien der männlichen und weiblichen Blüten 396
II. Die weibliche Blüte 401
1. Untersuchungsergebnisse 401
a) Die zentrale Papille 401
b) Die Embryosackentwicklung 401
c) Die Befruchtung 407
d) Morphologie und Anatomie der bestäubungsreifen Blüte . . . 408
2. Besprechung der Ergebnisse 411
a) Morphologischer Wert der zentralen Papille 411
b) Die Embryosackentwicklung der Viscoideen 412
III. Bau und Entwicklung der Frucht 414
1. Untersuchungsergebnisse 414
a) Die Endospermentwicklung 414
b) Die Embryoentwicklung 416
c) Bau und Entwicklung der Fruchtwand 417
2. Besprechung der Ergebnisse 419
IV. Die männliche Blüte 420
1. Untersuchungsergebnisse 420
a) Anatomischer Bau der männlichen Blüte 420
b) Die Pollenentwicklung 423
c) Das Ausstäuben 427
2. Besprechung der Ergebnisse 428
C. Die systematische Stellung und phylogenetische Entwicklung von *Korthalsella Dacrydii* 429
D. Zusammenfassung 432
Literaturverzeichnis 434

[1] Ergebnisse der mit Subventionen der *Julius Klaus-Stiftung* für Vererbungsforschung, 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. 6.

Einleitung.

Die Familie der Loranthaceen umfasst in der Hauptsache parasitisch lebende Arten. Wie bei allen Parasiten treten auch bei ihnen mehr oder weniger weitgehende Reduktionserscheinungen auf, die neben der Wurzel insbesondere die Reproduktionsorgane erfassen. Sie führen zur Bildung von Blüten, deren Bau gegenüber normalen Angiospermenblüten insofern stark vereinfacht erscheint, als ausser den Perigonblättern keine anderen Blattorgane mehr unterschieden werden können. Dadurch wird die Gliederung ihres Formenkreises in Arten und Gattungen wesentlich erschwert, und es ist verständlich, dass zur Überwindung der in diesem Formenkreis sich bietenden Schwierigkeiten schon zahlreiche Arbeiten morphologischer Natur an Loranthaceen durchgeführt worden sind. Trotz ihrer grossen Zahl sind wir aber über die Entwicklungsgeschichte, die Zytologie und Embryologie der meisten Loranthaceen erst wenig unterrichtet. Erste verheissungsvolle Anfänge dazu liegen vor in den Arbeiten von van Tieghem, Treub u. a., durch die insbesondere nachgewiesen worden ist, dass innerhalb der Viscoideen, einer Unterfamilie der Loranthaceen, eigenartige Embryosackverhältnisse vorkommen, wie wir sie sonst nur bei wenigen anderen Angiospermenfamilien finden.

Auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, übernahm ich deshalb gerne die Bearbeitung einer javanischen Viscoideenart, die mir unter dem Namen *Arceuthobium Dacrydii Ridl.* übergeben und von Danser bestimmt worden war. Ich möchte an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, sowohl für die Überlassung des Materials als auch für seine Ratschläge und Literaturhinweise aufrichtig danken. Ebenso bin ich Herrn K. Frank, Assistent, für vielfache Hilfeleistung zu grossem Dank verpflichtet.

Arceuthobium Dacrydii wurde vor wenigen Jahren in Java entdeckt, nachdem sie Ridley bereits im Jahre 1916 im Himalayagebiet gefunden und zum erstenmal beschrieben hatte. Sie parasitiert auf der Conifere *Podocarpus imbricatus* und ist, wie fast alle Loranthaceen, Halbschmarotzer (Abb. 1). *Arceuthobium* gehört in die Unterfamilie der Viscoideen und ist neben *Viscum* die, auch zytologisch, bestbekannte Viscoideengattung. Im Verlaufe meiner entwicklungsgeschichtlichen und embryologisch-zytologischen Untersuchungen an *Arceuthobium Dacrydii* ergab sich nun, dass die wenigsten Resultate mit den an andern *Arceuthobium*arten gewonnenen übereinstimmen, dass dagegen grosse Ähnlichkeit mit andern Viscoideengattungen besteht. Ich habe deshalb sowohl in meiner Diplomarbeit als auch anlässlich eines Vortrages vor der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft (vgl. A. Rutishauser, 1934, S. 347) darauf hingewiesen, dass *Arceuthobium*

Dacrydii aus der Gattung herauszunehmen sei. Noch vor Abschluss meiner Untersuchungen erschien nun eine Mitteilung von Danser (1934), welche auf Grund von noch nicht im einzelnen mitgeteilten Untersuchungen die bis anhin als *Arceuthobium Dacrydii* Ridl. bezeichnete Form aus dieser Gattung in die Gattung *Korthalsella* versetzt. Damit stehen die Resultate meiner Untersuchungen vollständig im Einklang.

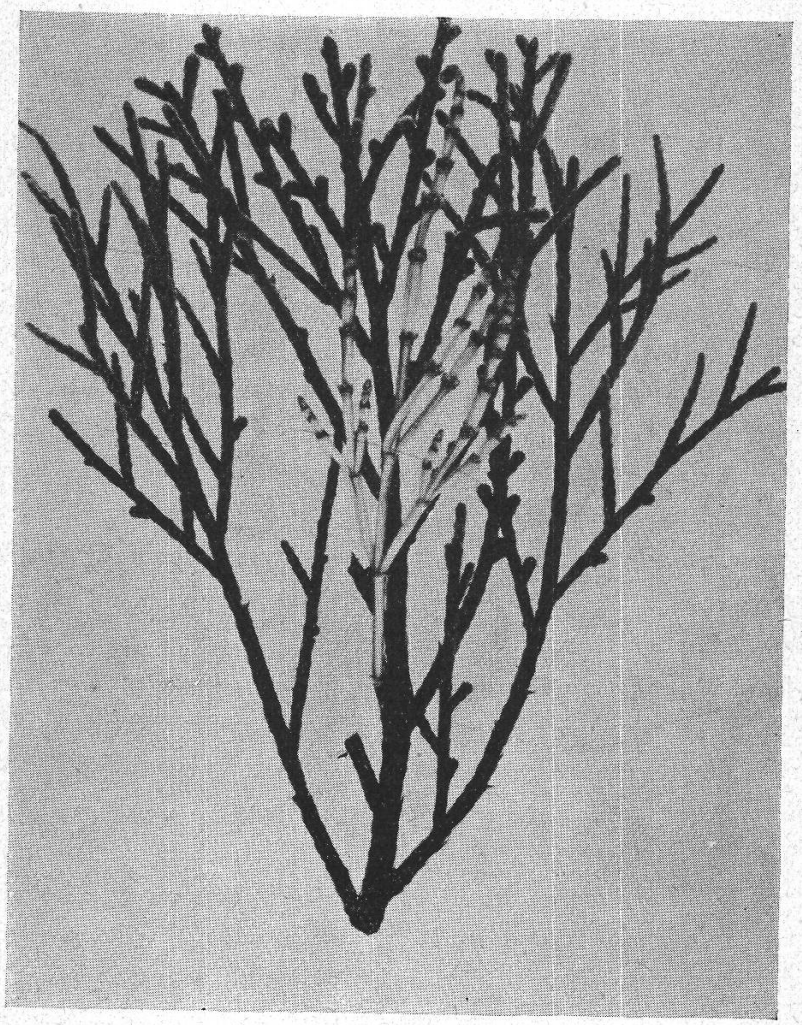


Abb. 1.
Korthalsella Dacrydii auf *Podocarpus imbricatus*.
Nat. Gr.

Da ich hauptsächlich entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen angestellt habe, wird der Inhalt meiner Arbeit durch die Beobachtungen Dansers, resp. seines Assistenten Mekels, der nach einer brieflichen Mitteilung Dansers an Prof. Ernst auf embryologisch-zytologische Untersuchungen nicht eingetreten ist, auch nicht wesentlich berührt. Wegen der engen Beziehung aber, die zwischen Embryosackentwicklung und dem Gesamtbau der weiblichen Blüte unzweifelhaft vorhanden ist, musste ich auch meinerseits die

grobmorphologischen Verhältnisse der männlichen und weiblichen Blüten in den Rahmen meiner Darstellung aufnehmen.

Material und Technik.

Das Material für die vorliegende Arbeit wurde mir freundlicherweise von Herrn Prof. Dr. A. Ernst zur Verfügung gestellt. Es stammt aus Tjibodas in Java, wo es von Herrn und Frau Prof. Ernst im Jahre 1931 gesammelt und konserviert wurde. Das gesamte Material stammt von einem einzigen Exemplar von *Podocarpus imbricatus*.

Die zur Anwendung gelangten Fixierflüssigkeiten sind folgende: Alcohol absolutus, 95 % Alkohol, die Fixierflüssigkeiten nach Flemming, Benda, La Cour und Karpetschenko. Für die zytologischen Untersuchungen eigneten sich die nach Karpetschenko fixierten Pflanzen am besten, während durch die osmiumhaltigen Flüssigkeiten eine so starke Schwärzung erfolgte, dass sie sich auch durch tagelanges Einwirken von Wasserstoffsuperoxyd nicht entfernen liess. Die Fixierflüssigkeit nach Karpetschenko hatte zwar den Nachteil, dass sie eine erhebliche Schrumpfung des Zellinhaltes veranlasste, was sich besonders bei der Untersuchung der Reduktionsteilungen unliebsam bemerkbar machte, doch fiel dafür die unangenehme Schwärzung des Zellinhaltes weg. Für zytologische Untersuchungen ungeeignet war das Alkoholmaterial.

Unter den vielen angewandten Färbemethoden bewährte sich das Eisenhämatoxylin nach Heidenhain mit nachfolgender Eosinfärbung am besten. Die sehr dünnen Zellwände konnten zwar durch Färbung mit Hämatoxylin Delafield besser sichtbar gemacht werden, doch genügte die durch das Eisenalaun hervorgerufene leichte Gelbfärbung der Zellwände in den meisten Fällen auch für die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen. Erwähnt sei, dass wir auch die Nuclealreaktion nach Feulgen angewendet haben, die sich für gewisse Stadien der Reduktionsteilung gut bewährt hat, obwohl sie der Färbung nach Heidenhain in bezug auf Bildschärfe nachsteht.

A. Morphologie und Anatomie der Vegetationsorgane.

Ausgewachsene Exemplare von *K. Dacrydii* erreichen eine Höhe von 5—7 cm. Die zirka 10 mm langen und 1 mm dicken Internodien nehmen von unten nach oben an Dicke zu, ihr Querschnitt ist direkt oberhalb des Knotens, besonders bei dichtem Blütenbesatz, rechteckig und wird nach oben zu rund-oval. An den verdickten Knoten sitzen die kreuzweis gegenständigen Blattschuppen, in deren Achseln in dichten Büscheln die Blüten entspringen. Diese sind ausserordentlich klein,

so dass es nur durch Herstellung von Mikrotomschnitten gelingt, Aufschluss über ihren morphologischen Bau zu erhalten (Abb. 2).

Anatomie des Stengels und der Blätter.

Der krautige Stengel von *K. Dacrydii* stimmt, wie auch derjenige anderer *Korthalsella*arten, in seinem Bau weitgehend mit demjenigen

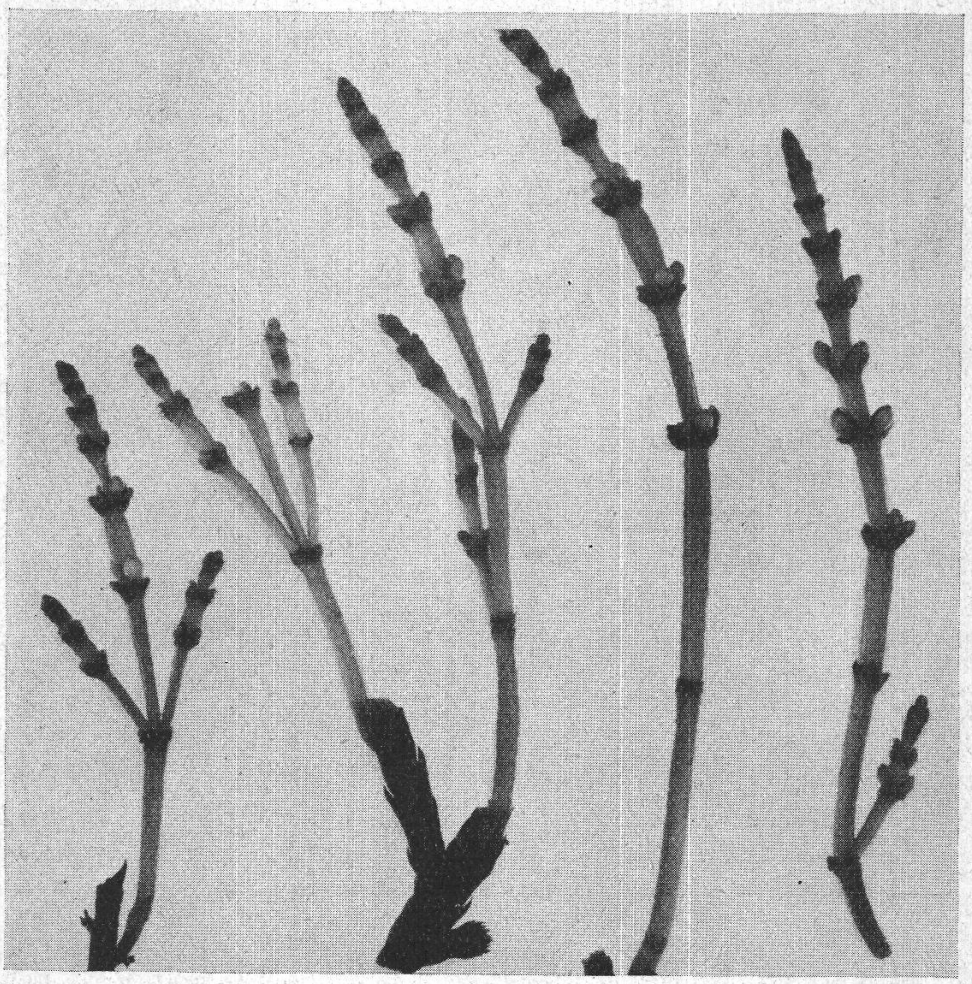


Abb. 2.
Blühende und fruchttragende Zweige von *Korthalsella Dacrydii.*
(Vergr.: 1 : 3.)

von *Arceuthobium Oxycedri* überein. Abweichungen ergeben sich in bezug auf den Bau der Epidermis. Diese ist nur einschichtig, auch bei älteren Exemplaren. Ein Cuticularepithel, wie es z. B. für *Viscum album* und *A. Oxycedri* von Damm (vgl. Tubeuf 1919, S. 251) angegeben worden ist, fehlt. Die Epidermisaussenwand ist bei unserer Art relativ dünn, lange nicht in dem Masse verdickt wie bei anderen Loranthaceen. Damit stimmt auch das von Frau Prof. Dr. Ernst-Schwarzenbach anlässlich des Einsammelns beobachtete rasche Welken der Pflanzen überein.

Die auf die Epidermis folgenden Rindenschichten zeichnen sich durch grosse, chlorophyllhaltige Zellen aus und stellen, da die Blätter fehlen, das eigentliche Assimilationsgewebe dar. Auffallend reichlich kommen in den Zellen des Rindengewebes Kristalldrusen und Einzelkristalle vor, wie das auch von Heinricher (1915 b) für *A. Oxycedri* beobachtet wurde. Auf die in der Rindenschicht eingebetteten Rindenbündel kommen wir weiter unten zu sprechen.

Weitgehende Übereinstimmung mit *A. Oxycedri* weist *K. Dacrydii* auch in bezug auf Leitbündelanordnung und Leitbündelbau auf. Ein Stengelquerschnitt zeigt, dass zwei grosse Leitbündel, nur durch ein bis zwei Markzellagen voneinander getrennt, einander gegenüberliegen. Mit ihnen alternierend sind zwei weitere, kleinere Bündel sichtbar. Sie stammen wahrscheinlich von den medianen Leitbündeln der gegenständigen Blattschuppen her und verlaufen konvergierend durch das Internodium nach unten, um sich im nächstunteren Knoten mit den zwei Hauptleitbündeln zu vereinigen. Zwei weitere, wahrscheinlich die seitlichen Tracheenplatten der Blattschuppen fortsetzende Bündel durchziehen das Rindengewebe und treten durch Anastomosen mit dem Hauptleitbündel in Kontakt. Sie werden in der Literatur, entsprechend ihrer Lage im Rindengewebe, als Rindenbündel bezeichnet. Ihr genauer Verlauf und ihre Beziehungen zu den vier anderen Leitbündeln des Stengels konnten wegen der Unübersichtlichkeit der Bilder im Knoten nicht weiter verfolgt werden. Tubeuf (1919, S. 254) zitiert die nachfolgende, auf das Rindenbündelsystem von *A. Oxycedri* sich beziehende Angabe de Barys: « Es sind bestimmte, mehrsträngigen Blattspuren angehörige Stränge, welche nie in den Ring eintreten, sondern mit den sukzessive oberen und unteren Blättern angehörigen gleichnamigen ein gesondertes, mit dem Ring nur in den Knoten durch Anastomosen verbundenes Rindenbündelsystem bilden. » *K. Dacrydii* scheint sich, soweit ich das feststellen konnte, gleich zu verhalten.

Die gegenständigen Blattschuppen sind untereinander verwachsen und bestehen nur aus wenigen Zellschichten, sind also stark reduziert. Zwischen den beiden Epidermen liegt das gewöhnlich nur zwei- bis dreischichtige Assimilationsgewebe, das in seinem Bau von demjenigen des Stengels nicht abweicht. Die Blattschuppen enthalten drei einfach gebaute, durch Anastomosen untereinander verbundene Leitbündel. Ein nur aus wenigen Tracheiden bestehender Strang verläuft median von der Blattspitze zur Basis. Sein weiterer Verlauf konnte wegen der vielfachen Anastomosen mit den seitlichen Tracheidenbändern nicht genau verfolgt werden. Nach einer aus Tubeuf (1919, S. 254) entnommenen Angabe von Solms-Laubach soll dieses Leitbündel bei *A. Oxycedri* dem kleinen Leitbündel des Stengels entsprechen. Die beiden anderen Leitbündel der Blattschuppen stellen breite, ein bis zweischichtige Tracheenplatten dar und stehen in auffallendem Missverhältnis zu

dem unentwickelten Assimilationsgewebe, scheinen also in weit geringerem Masse reduziert worden zu sein als letzteres.

Die Haustorien.

Meine Untersuchungen beschränken sich in der Hauptsache auf die ausserhalb des Wirtes gelegenen Teile des Parasiten. Ich habe aber

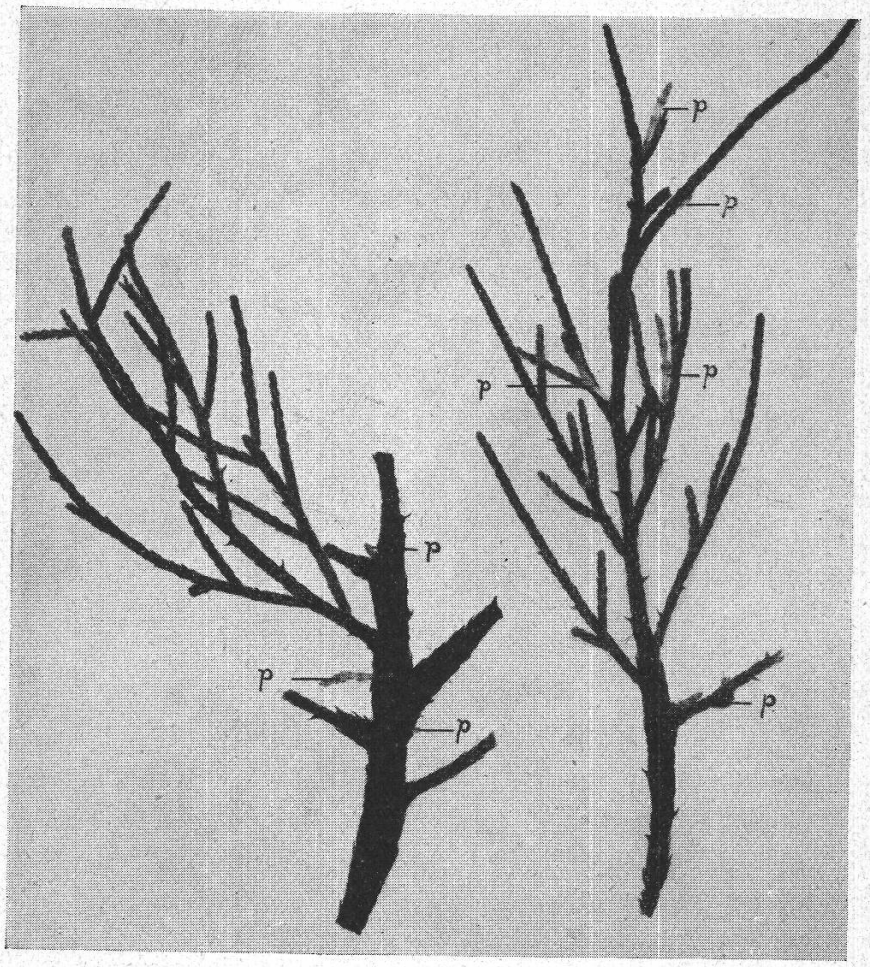


Abb. 3.
Zweige der Wirtspflanze *Podocarpus imbricatus* von Parasiten (p) befallen. Nat. Gr.

auch eine grosse Zahl von mit Parasiten besetzte Zweige von *Podocarpus imbricatus* untersucht, besonders im Hinblick auf die Möglichkeit einer Ausbreitung des Parasiten auf vegetativem Wege. Eine solche war für *K. Dacrydii* deshalb zu erwarten, weil die Parasiten an demselben Ast des Wirtes gewöhnlich nicht einzeln, sondern in ganzen Gruppen auftreten (Abb. 3). Auch kommt bei andern *Viscoideen* wie *A. Oxycedri* eine vegetative Fortpflanzung innerhalb des Wirtes nach den experimentellen Untersuchungen Heinrichers (1926) tatsächlich vor. Da genaue Untersuchungen über den Vorgang dieser vegetativen Vermehrung bis anhin nicht vorliegen, kam ich der Aufforde-

rung meines Lehrers, Herrn Prof. Ernst, gerne nach, eine solche an dem mir reichlich zur Verfügung stehenden Material auszuführen. Die Zweige wurden photographiert, nachher in Stücke zerlegt, die natürliche Lage der einzelnen Stücke durch Numerierung der Paraffinblöcke festgehalten und hernach mehrere dieser Zweigstücke mit dem Mikrotom in Schnittserien zerlegt. Mit Jodgrün-Säurefuchsin färbten sich die Zellen des Parasiten rot, diejenigen des Wirtes blau bis grün. Doch erwies sich die Differenzierung nicht als scharf genug, um in allen Teilen eine sichere Unterscheidung zwischen Wirt und Parasit zu gestatten. Die Haustorien spalten sich eben, wie das auch Heinricher (1923) für *A. Oxycedri* angegeben hat, in feine Fäden auf, deren Enden oft ausserordentlich schwer ausfindig zu machen sind. Trotz der Untersuchung eines grossen Materials habe ich bis jetzt nirgends eine sichere Verbindung zwischen den Haustorien der auf demselben Zweigstück sitzenden Parasitensprosse wahrnehmen können. Die Möglichkeit einer vegetativen Vermehrung von *K. Dacrydii* aus den im Wirt verlaufenden Teilen ist also nicht festgestellt, aber auch noch nicht widerlegt. Auf experimentellem Wege den sicheren Nachweis zu erbringen, wie dies Heinricher (1926) für *A. Oxycedri* möglich geworden ist, dürfte für *K. Dacrydii* in Anbetracht der gewaltigen Höhe seiner Wirtsbäume vollkommen ausgeschlossen sein.

B. Bau und Entwicklung der Blüten.

I. Anlage und erste Entwicklungsstadien der männlichen und weiblichen Blüten.

Die Blüten entspringen in den Achseln der untereinander verwachsenen reduzierten Blätter, und zwar werden in jeder Blattachsel eine männliche und viele, bis 10 und mehr weibliche Blüten gebildet. An Längsschnitten durch die Vegetationspunkte der Sprosse findet man in den Blattachseln des zweitobersten Blatt- oder Bracteenpaares auf jeder Seite je eine männliche, unterhalb derselben je zwei weibliche Blüten. Auf Querschnitten durch Knoten junger Sprosse sind deshalb in jeder Blattachsel drei Blütenknospen sichtbar, von welchen die mittlere, männliche, weiter entwickelt ist als die zwei seitlichen. Mit der Ausbildung der zwei seitlichen weiblichen Blütenknospen hat die Blütenbildung ihr Ende noch nicht erreicht, sondern es entspringen in der Folge weitere, meist weibliche Blütenknospen unterhalb und seitlich der erstangelegten. Ähnliches ist schon früher bei anderen Viscoideengattungen, im besonderen *Phoradendron,* festgestellt worden. Für die bis jetzt bekannten Vertreter der Gattung *Korthalsella* macht van Tieghem (1896 b) die Angabe, dass auf die zuerst gebildeten drei Blüten die Entwicklung von weiblichen und männlichen Blütenknospen nachfolge, dagegen keine Neubildung von Bracteen stattfinde und die nachträglich entstehenden Blüten nur von einfachen gegliederten Haaren

umgeben seien. Diese letztere Beobachtung kann ich für *K. Dacrydii* bestätigen. Etwas abweichend verhält sich die Gattung *Phoradendron*. Hier entspringen die männlichen Blüten merkwürdigerweise in den oberen Partien der Internodien, darunter, in ein bis mehreren Reihen, weibliche Blüten. Wahrscheinlich ist diese Anordnung nach Goebel (1931, S. 138) auf das Vorhandensein einer interkalaren Zone von embryonalem Gewebe zurückzuführen. Ein solches Gewebe ist auch für *K. Dacrydii* anzunehmen, nur hat es hier eine geringere Längsausdehnung.

Die *Geschlechtsverteilung* ist nach einer vorläufigen Mitteilung Dansers (1934) monözisch, was ich ebenfalls bestätigen kann. In dieser Eigenschaft schliesst sich *K. Dacrydii* eng an die Gattung *Korthalsella* an. Immerhin sind einige interessante Abweichungen festgestellt worden. Während nach Danser (1931 b) und van Tieghem (1896 b) bei den anderen Vertretern der Gattung nach der Bildung der ersten drei Blüten zum Teil weibliche, zum Teil männliche Blüten angelegt werden, sind die nachträglich entstehenden Blüten bei *K. Dacrydii* mit wenigen Ausnahmen weiblich. Obwohl ich viele 100 Blütenknäuel daraufhin untersucht habe, konnte ich nur einige wenige von dieser Zusammensetzung abweichende Blüten*knäuel* beobachten. Die Anordnung der weiblichen und männlichen Blüten ist also bei *K. Dacrydii* viel regelmässiger als bei den übrigen Arten der Gattung. Ganz ähnlich verhält sich übrigens auch *Phoradendron*. Aus dieser eigentümlichen Blütenanordnung ergibt sich die auffallende Tatsache, dass die männlichen Blüten den weiblichen zahlenmässig unterlegen sind. Im allgemeinen finden wir aber bei getrenntgeschlechtigen Blüten gerade das umgekehrte Verhältnis, eine weit grössere Zahl von männlichen Blüten. Goebel (1923) vermutet, dass in den Fällen, wo die weiblichen Blüten in der Überzahl sind, nur eine kleine Anzahl von Embryosäcken gebildet wird, was für *K. Dacrydii* auch tatsächlich der Fall ist. Eine weitere Folge der oben beschriebenen Blütenanordnung ist die, dass die zuerst angelegten *männlichen* Blüten in der Entwicklung vorauseilen und schon zu stäuben beginnen, bevor die weiblichen Blüten befruchtungsreif sind, eine Erscheinung, die als eine Art Proterandrie betrachtet werden muss.

Da in einem gutgeführten Längsschnitt durch die Sproßspitze von *K. Dacrydii* gleichzeitig eine ganze Anzahl Blüten der verschiedensten Entwicklungsstadien median getroffen werden, so war es uns möglich, die *Entwicklungsgeschichte* sowohl der *männlichen* als auch der *weiblichen* Blüten fast lückenlos zu verfolgen. Schon in den Achseln des zweiten Blattpaares erscheint die erste Anlage einer männlichen Blütenknospe als kegelförmiger, gegen die Sprossachse zu abgeflachter Gewebekörper (Taf. 24, Fig. 1 a). Die Vegetationspunkte der weiblichen Blüten entstehen erst später zu beiden Seiten der in der Entwicklung bereits weit fortgeschrittenen männlichen Blütenknospen (Taf. 24,

Fig. 1 c). Sie unterscheiden sich nicht wesentlich von den männlichen Anlagen.

Die weitere Entwicklung geht bei beiden Blütentypen so vor sich, dass an der Peripherie des von der Sproßspitze abgewendeten, abgeflachten Scheitels der Blütenanlage drei Ausbuchtungen, die drei Perigonblätter, entstehen, wobei die beiden oberen Blätter in der Entwick-

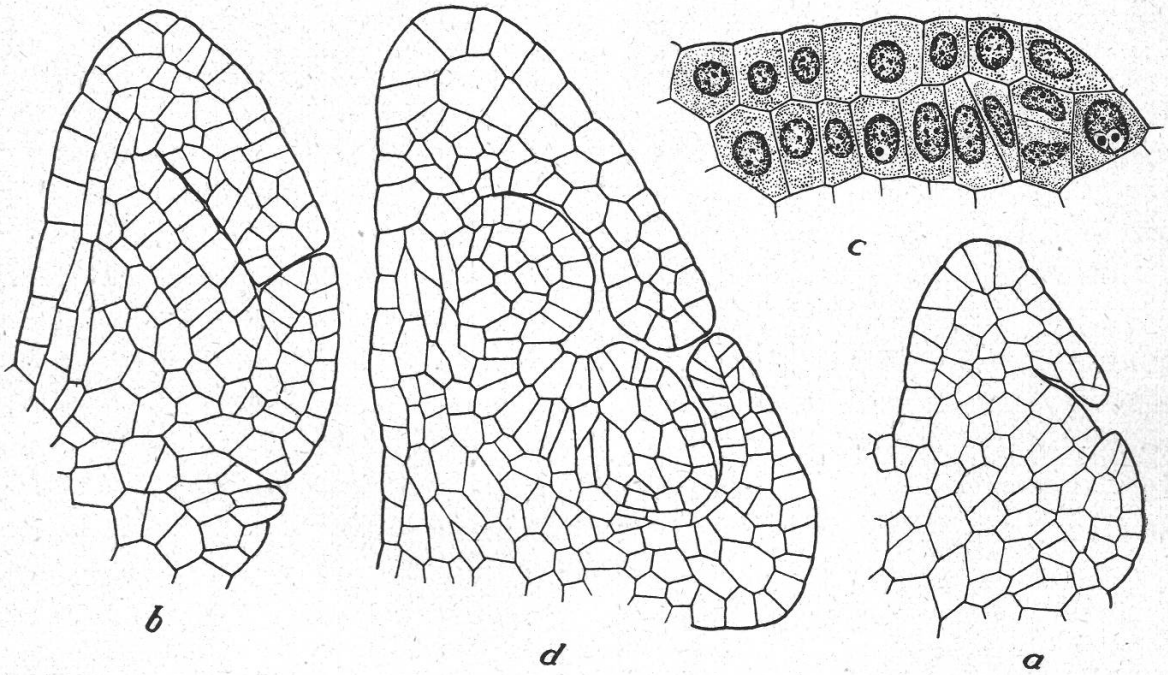


Abb. 4.

Erste Entwicklungsstadien der männlichen Blüte. Mediane Längsschnitte. a und b Bildung der Perigonblätter. c Die obersten zwei Zellschichten des Blütenbodens zu Beginn der Antherenentwicklung. d Entwicklung des Antherenringwulstes. (Vergr.: a, b, d, 1 : 320, c, 1 : 620.)

lung voraus und gewöhnlich auch etwas grösser sind als das untere (Abb. 4 a). Von den Perigonblättern wird der zunächst vollkommen flache Blütenboden eingeschlossen (Abb. 4 b), aus dessen zwei obersten Zellschichten alle weiteren Blattgebilde hervorgehen. In der Abb. 4 c sind diese beiden Zellagen einer männlichen Blüte in stärkerer Vergrösserung dargestellt. Die dem Dermatogen entsprechende Zellschicht erfährt nur radiale, aber keine tangentialen Teilungen. Die subepidermale Schicht dagegen beginnt sich im Verlaufe der Entwicklung am Rande des Blütenbodens durch tangentiale Wände zu teilen. Dadurch wölbt sich sein Rand ringsum vor, und es entsteht ein, den zentralen Teil des Blütenbodens einschliessender Ringwulst. Sein oberer Rand weist weder Ausbuchtungen noch Vertiefungen auf, so dass es nicht möglich ist, die Zahl der diesen Ringwulst zusammensetzenden Blätter einwandfrei festzustellen (Abb. 4 d). Dass die als Ringwulst bezeichnete Wucherung

des Blütenbodens aber einem Blattkreis entspricht, geht aus seiner weiteren Entwicklungsgeschichte hervor. In den männlichen Blüten entstehen im oberen Teil desselben die Pollensäcke, wodurch sich der Ringwulst als Androeceum kennzeichnet.

Die weiblichen Blüten unterscheiden sich in den ersten Entwicklungsstadien nicht wesentlich von denjenigen der männlichen (Abb. 5,

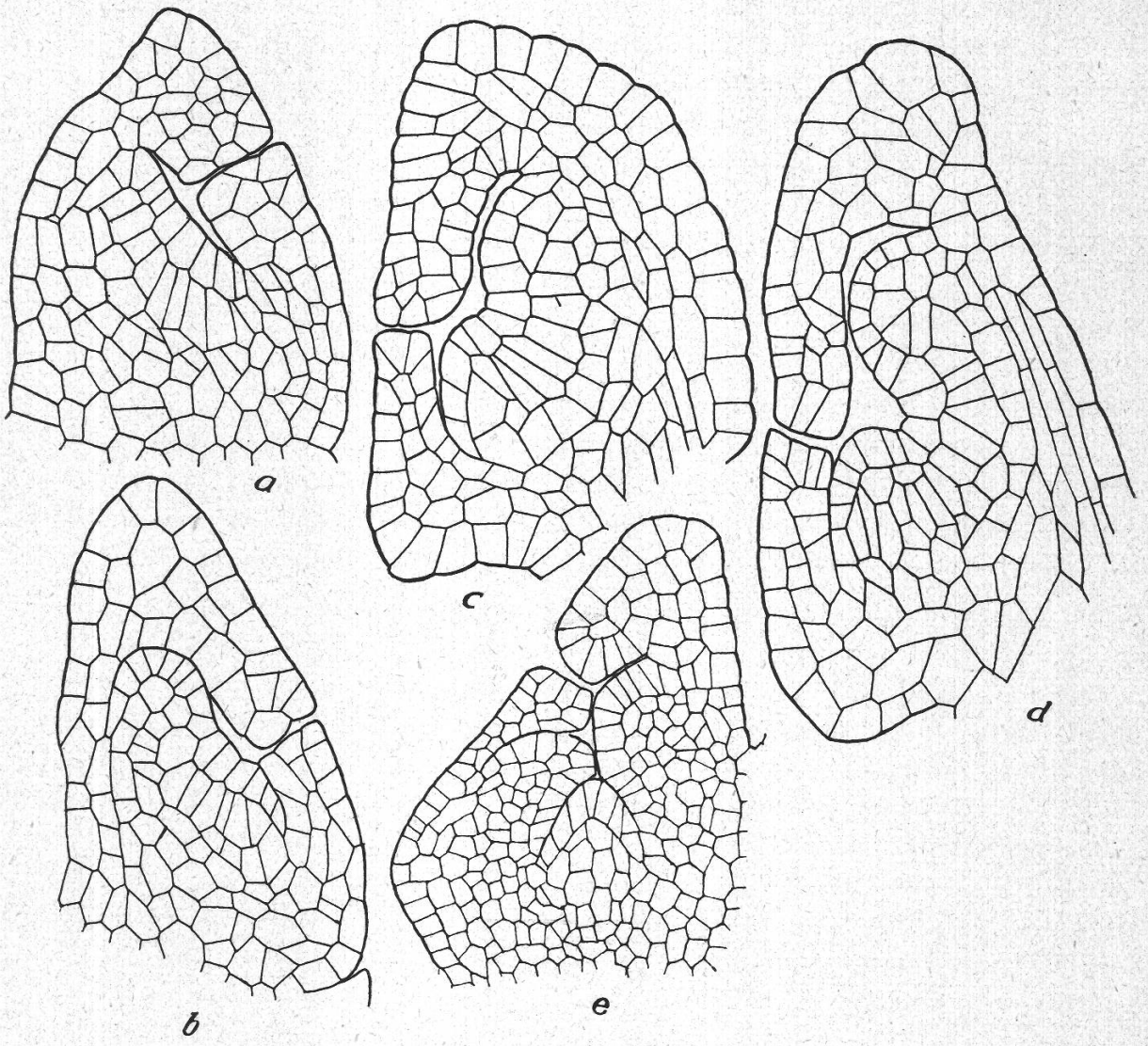


Abb. 5.
Erste Entwicklungsstadien der weiblichen Blüte. Mediane Längsschnitte. a Bildung der Perigonblätter. b—d Entwicklung der Karpellblätter. e Junge weibliche Blütenknospe. Die Karpelle beginnen über der zentralen Papille zusammenzuwachsen. (Vergr.: 1 : 320.)

a bis d). Auch hier folgt auf die Bildung der drei Perigonblätter die Anlage eines Ringwulstes, der seiner Lage nach den von Anfang an untereinander verwachsenen Karpellblättern entspricht. Während aber in der männlichen Blüte mit der Bildung des Androeceumringes jede weitere Organbildung ausbleibt, wölbt sich in der weiblichen Blüte im

Verlaufe der Entwicklung der zentrale Teil des Blütenbodens zur Bildung eines kegelförmigen Körpers vor (Abb. 5 e). Der Ringwulst wächst aufwärts und umschliesst den zentralen Kegel vollständig, so dass schliesslich eine kompakte, undifferenzierte Zellmasse entsteht. Auf den morphologischen Wert des zentralen Kegels kommen wir weiter unten im Zusammenhang mit der Embryosackentwicklung zu sprechen.

Zusammenfassend können wir feststellen, dass die Blüten von *K. Dacrydii* aus nur zwei verschiedenen Kreisen von Blattgebilden bestehen, nämlich den drei Perigonblättern, welche beiden Blütentypen gemeinsam sind, bei den männlichen Blüten ausserdem dem Antherenringwulst, bei den weiblichen dem Karpellringwulst (der zentrale Kegel ist nicht aus Blättern aufgebaut). Ihrer Lage und Entstehung nach entsprechen sich Antheren- und Karpellringwulst offenbar vollständig, wenigstens lassen sie sich in frühen Entwicklungsstadien kaum voneinander unterscheiden und differenzieren sich erst kurz vor der Bildung der sporogenen Gewebe soweit, dass sie auch morphologisch voneinander unterschieden werden können.

Ich habe die Entwicklungsgeschichte der Blüten von *K. Dacrydii* deshalb so eingehend verfolgt, weil für einige, von *Korthalsella* allerdings stark abweichende Gattungen, über den morphologischen Wert der Antheren und Karpelle widersprechende Angaben vorliegen.

Die Homologie zwischen Antheren und Karpellen, die nach meinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen für *K. Dacrydii* wohl als erwiesen gelten kann, wird nämlich für *Viscum album* von Jost (1888) bestritten. Die Antheren von *V. album* sind nach ihm nur Wucherungen der Perigonblätter, also eher als Mikrosporangien aufzufassen. Analog soll sich auch *Arceuthobium* verhalten, wo die Antheren ebenfalls den Perigonblättern aufsitzen. Leider sind die Arten dieser Gattung entwicklungsgeschichtlich nicht genau untersucht worden, wenigstens nicht in bezug auf die uns hier interessierende Frage. Nach der Abbildung einer jungen männlichen Blüte von *A. Oxycedri,* die Pisek (1924) veröffentlicht hat, zu urteilen, wäre es indessen nicht ausgeschlossen, dass die Antherenbildung gleich verläuft wie bei *K. Dacrydii.* Die Antheren sitzen in jungen Blüten noch nahe der Basis des Perigonblattes und stehen mit dem Blütenboden durch einige Zellreihen in Verbindung. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung wird meiner Auffassung nach vielleicht ergeben, dass auch bei *A. Oxycedri* die Antheren aus dem Blütenboden gebildet werden, später jedoch, durch interkalares Wachstum der Perigonbasis emporgehoben und schliesslich in die Mitte des Perigonblattes zu liegen kommen. Sollte dies nicht der Fall sein, so wären die Antheren von *Korthalsella,* da sie sicher Blattorganen entsprechen, von denjenigen der Gattungen *Arceuthobium* und *Viscum* wesentlich verschieden.

II. Die weibliche Blüte.

Die weitere Ausgestaltung der weiblichen Blüte findet vor allem durch lebhafte Teilungs- und Wachstumsvorgänge an der Perigon- und Karpellbasis statt. Dadurch entsteht ein nach oben verbreiterter kolbenförmiger Körper, der mit den drei kurzen, randständigen Perigonblättern und einer flachen zentralen Narbe abschliesst. Andere Blattorgane, wie Staminodien oder weitere äusserlich sichtbare Differenzierungen, kommen nicht zur Ausbildung. Die weiteren Differenzierungen beschränken sich auf Entwicklungsvorgänge im Innern des Fruchtknotens.

1. Untersuchungsergebnisse.

a) Die zentrale Papille.

Die vom Karpellringwulst umschlossene zentrale Vorwölbung des Blütenbodens kommt auch bei anderen Viscoideen vor und wird in der Literatur als *zentrale Papille* bezeichnet. Über ihren morphologischen Wert gehen die Ansichten stark auseinander.

Bei *K. Dacrydii* hat die Papille die Form eines gegen die Sprossachse zu abgeflachten Kegels. Sie wird vom Karpellring so vollständig umschlossen, dass weder eine Ovarialhöhle, noch ein Griffelkanal ausgespart bleiben. Trotzdem hebt sie sich vom Gewebe der Fruchtknotenwand dadurch scharf ab, dass die Aussenwand ihrer Epidermis leicht verdickt und stärker lichtbrechend ist als die übrigen Zellwände. Während bei einigen anderen Viscoideen, wie *Phoradendron* und *Dendrophthora,* diese Papille in späteren Entwicklungsstadien oberflächliche Ausbuchtungen erzeugt, macht sie bei *K. Dacrydii* keine weiteren Formveränderungen mehr durch, aus welchen Schlüsse auf ihren morphologischen Wert gezogen werden könnten. Dagegen finden im Innern der Papille Differenzierungen statt, die eine Antwort auf die gestellte Frage gestatten.

b) Die Embryosackentwicklung.

In normalen Angiospermenblüten werden die Embryosäcke im Nucellus von *Samenanlagen* gebildet. Bei *K. Dacrydii* sind keine Differenzierungen vorhanden, die sich durch ihren Bau als Samenanlagen zu erkennen geben, und der Gametophyt entsteht im Innern der zentralen Papille, wie das auch für alle anderen mit solchen Papillen versehenen Loranthaceen der Fall ist.

Entwicklung und Bau des Archespors.

Die Herausbildung archesporähnlicher Zellen findet schon früh statt in einem Stadium, wo die zentrale Papille erst aus zwei Zellschichten besteht. Schon bevor der Karpellringwulst sich vollständig über der zentralen Papille zusammengeschlossen hat, beginnen sich ihre Zellen zu strecken (Abb. 6 a), ihr Inhalt wird feinkörnig, die Kerne

relativ gross. In diesem Stadium unterscheiden sich die Papillenzellen, auch diejenigen der Epidermis, scharf vom umliegenden Gewebe.

Haben bis jetzt alle Zellen der Papille gleiche Grösse, so beginnen sich nach kurzer Zeit zwei wandständige, subepidermale Zellen zu vergrössern. Sie liegen in der Ebene der grössten Blütenbreite und sind durch zwei bis drei Schichten Papillengewebe voneinander getrennt.

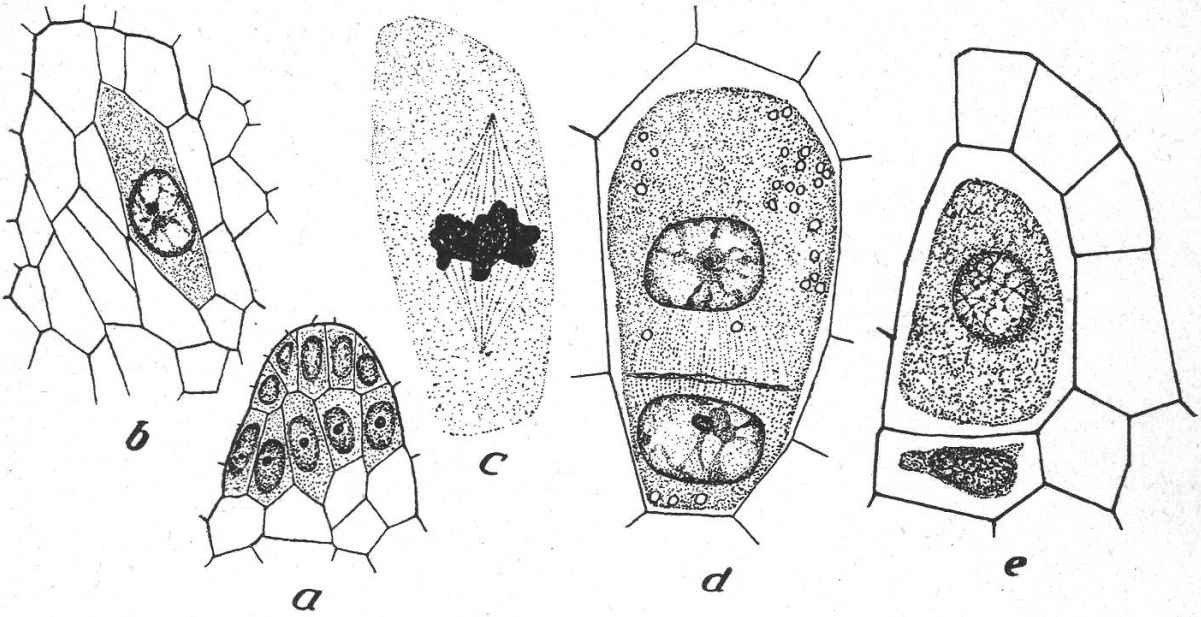


Abb. 6.

Bildung und Auslese der Makrosporen. a Medianer Längsschnitt durch die junge zentrale Papille. b Die Embryosackmutterzelle, an die Epidermis der zentralen Papille anstossend. c Die Teilungsspindel der ersten Reduktionsteilung. d Bildung der beiden Makrosporen. e Die untere Makrospore degeneriert, die obere entwickelt sich zur Embryosackzelle. Die anstossenden vegetativen Zellen gehören der Papillenepidermis an.
(Vergr.: a, b, 1 : 500, c—e, 1 : 1250.)

Bezeichnen wir mit Schnarf (1927, S. 65) « diejenigen subepidermalen Zellen, die durch Grösse und Inhalt als Ausgangspunkt für die Embryosackentwicklung gekennzeichnet sind, als Archesporzellen », so haben wir bei *K. Dacrydii* zwei einzellige, getrennte Archespore vor uns. Diese Feststellung hat für die Beurteilung des morphologischen Wertes der Papille grosse Bedeutung. Getrennte einzellige Archespore innerhalb der Zentralpapille sind nämlich auch bei anderen Viscoideen und Loranthoideen, z. B. *Dendrophthora* und *Phoradendron*, gefunden worden. Bei anderen wieder kommen mehrzellige Archespore vor, immer aber werden zwei bis vier voneinander getrennte Archespor*gruppen* ausgebildet.

Bildung und Auslese der Makrosporen.

Durch weiteres Auswachsen entsteht aus der Archesporzelle direkt die Embryosackmutterzelle (Abb. 6 b). Deckzellenbildung findet also

nicht statt. Die zentrale Papille hat indessen durch Zellteilungen und Längsstreckung ihrer Zellen eine bedeutende Vergrösserung erfahren. Auf den Verlauf der nun einsetzenden Tetraden- und Reduktionsteilung soll hier nur soweit eingetreten werden, als dies für das Verständnis der Blütenentwicklung notwendig ist; eine eingehendere Besprechung erfolgt im Zusammenhang mit der Pollenentwicklung.

Während in der Metaphase (Abb. 6 c) die Teilungsspindel in der Mitte der Zelle liegt, tritt wahrscheinlich erst in der Telophase eine Verlagerung der beiden neu sich bildenden Kerne nach unten ein. Die nach der Kernteilung auftretende neue Zellmembran liegt deshalb nicht in der Mitte, sondern im unteren Viertel oder Drittel der Embryosackmutterzelle (Abb. 6 d). Dadurch werden aus der Embryosackmutterzelle zwei ungleich grosse Tochterzellen, eine kleinere untere und eine grössere obere, gebildet (Abb. 6 e). Letztere wird zur Embryosackzelle, erstere zur degenerierenden Schwesterzelle. Der zweite Teilungsschritt fällt mit dem ersten der Embryosackbildung zusammen. *K. Dacrydii* folgt also dem *Scillatypus* der Embryosackentwicklung. Die Schwesterzelle degeneriert schon kurz nach ihrer Bildung, bleibt aber noch bis zum Auswachsen des vierkernigen Embryosackes als halbmondförmiger Körper erhalten. Merkwürdig erscheint, dass ernährungsphysiologische Momente für die Bestimmung der oberen Schwesterzelle zur Weiterentwicklung keine Rolle zu spielen scheinen. Wären solche vorhanden, so müsste ja gerade die untere, dem Nahrungsstrom näherstehende Makrospore zur besser ernährten Embryosackzelle heranwachsen.

Das 2- und 4-Kernstadium der Embryosackentwicklung.

Der erste Teilungsschritt im Verlauf der Embryosackbildung ist nur in wenigen Fällen beobachtet worden, scheint also sehr rasch zu verlaufen. Dagegen enthält das Material eine grosse Zahl von zweikernigen Embryosäcken, und zwar geht in der Regel aus jeder der zwei Embryosackmutterzellen einer Papille ein Embryosack hervor (Abbildung 7 a, b). Durch synchrone Kernteilungen, wobei die Teilungsspindel schief zur Richtung der Blütenachse steht, entstehen die vierkernigen Embryosäcke. Bis jetzt hat der Gametophyt keine nennenswerte Vergrösserung erfahren, auch dürfte der vierkernige Embryosack zunächst lange in diesem Zustande verharren, so dass die weitaus grösste Zahl der in den Präparaten aufgefundenen Embryosäcke dem in Abb. 7 c und 8 a abgebildeten Stadium entspricht. Mit dem Auftreten grosser Vakuolen beginnt dann der Gametophyt auszuwachsen. Er erfährt zunächst eine Längsstreckung, und zwar hauptsächlich nach abwärts. Nach oben findet kein Wachstum oder wenigstens keine Zellverdrängung statt. Der untere Teil des vierkernigen Embryosackes hingegen wächst unter Verdrängung der vegetativen Zellen des Papillengewebes, seitlich aus der Papille heraus in das anstossende Karpell-

gewebe hinein (Abb. 8 b). Dann führt er nochmals eine Wendung nach oben aus und wächst ausserhalb der Papillenepidermis, aber dicht an derselben entlang deren Spitze zu, wo er sein Wachstum einstellt.

Die zwei im auswachsenden Teil des Embryosackes enthaltenen Kerne kommen also zuletzt in gleiche Höhe mit denjenigen des oberen Endes, aber ausserhalb der Papille zu liegen. Durch das Wachstum des

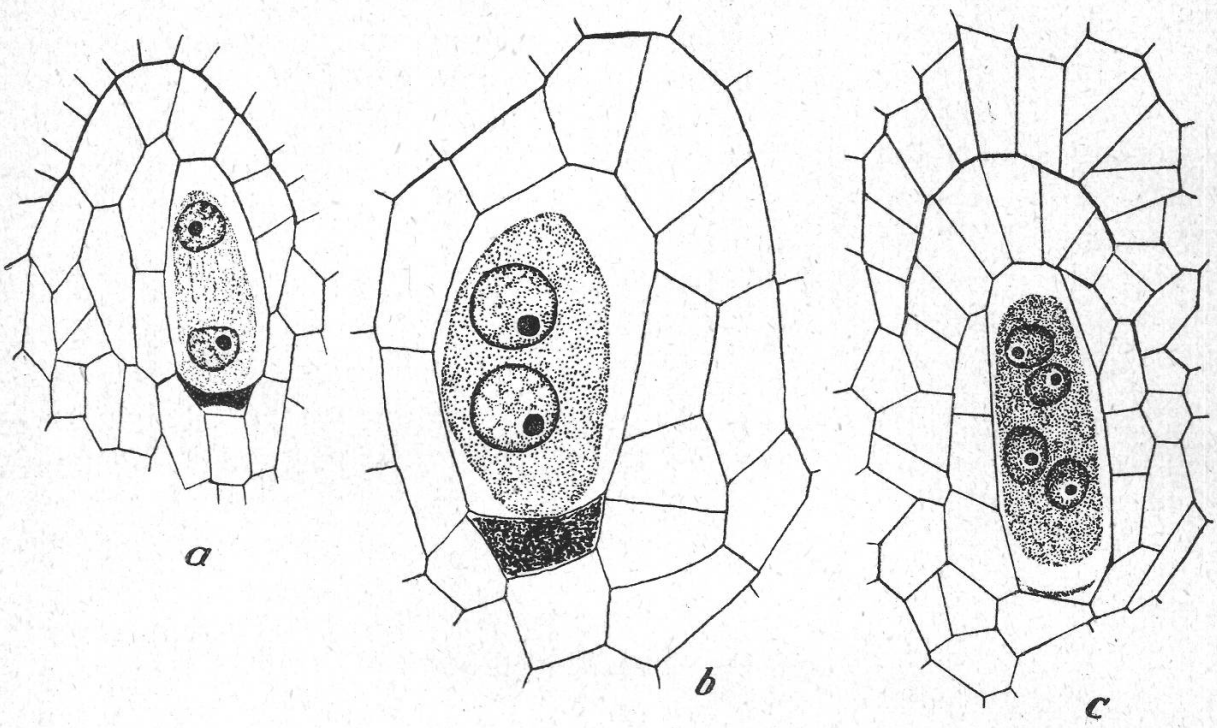


Abb. 7.
Die Entwicklung des Embryosackes. Mediane Längsschnitte durch die zentrale Papille, b in der Richtung der grössten Blütenbreite, a und c senkrecht dazu. a und b zweikerniger Embryosack mit degenerierender Schwesterzelle. c Vierkerniger Embryosack mit degenerierender Schwesterzelle.
(Vergr.: a, c, 1 : 500, b, 1 : 850.)

Embryosackes werden die umliegenden Zellen zur Seite gedrängt und zerdrückt. Sie degenerieren, wie ihre dunkle Färbung in den mit Hämatoxylin Heidenhain gefärbten Präparaten deutlich zeigt und werden später aufgelöst; ob durch den Embryosack oder durch andere Zellen, konnte ich nicht beobachten. Die ursprünglich in den mittleren Partien des Embryosackes aufgetretenen Vakuolen sind inzwischen zu einem grossen Saftraum verschmolzen. Das Embryosackplasma besteht infolgedessen aus einem den Zellsaft umschliessenden Protoplasmawandbelag und grösseren an beiden Enden auftretenden Plasmaanhäufungen.

Der achtkernige Embryosack.

Nachdem das untere Ende des vierkernigen Embryosackes ungefähr in der Höhe der Papillenspitze angelangt ist, erfolgt der dritte zum achtkernigen Embryosack führende Teilungsschritt. Die Teilung

der vier Kerne erfolgt gleichzeitig, denn es konnten in mehreren Fällen sowohl inner- als ausserhalb der Papille je zwei aufeinander senkrecht stehende Teilungsspindeln beobachtet werden. Wegen den grossen technischen Schwierigkeiten gelang es mir nicht, einen vollständigen, noch nicht in Zellbildung begriffenen Embryosack zu erhalten. Die Abb. 9 b und c stellen einen über zwei Schnitte verteilten achtkernigen

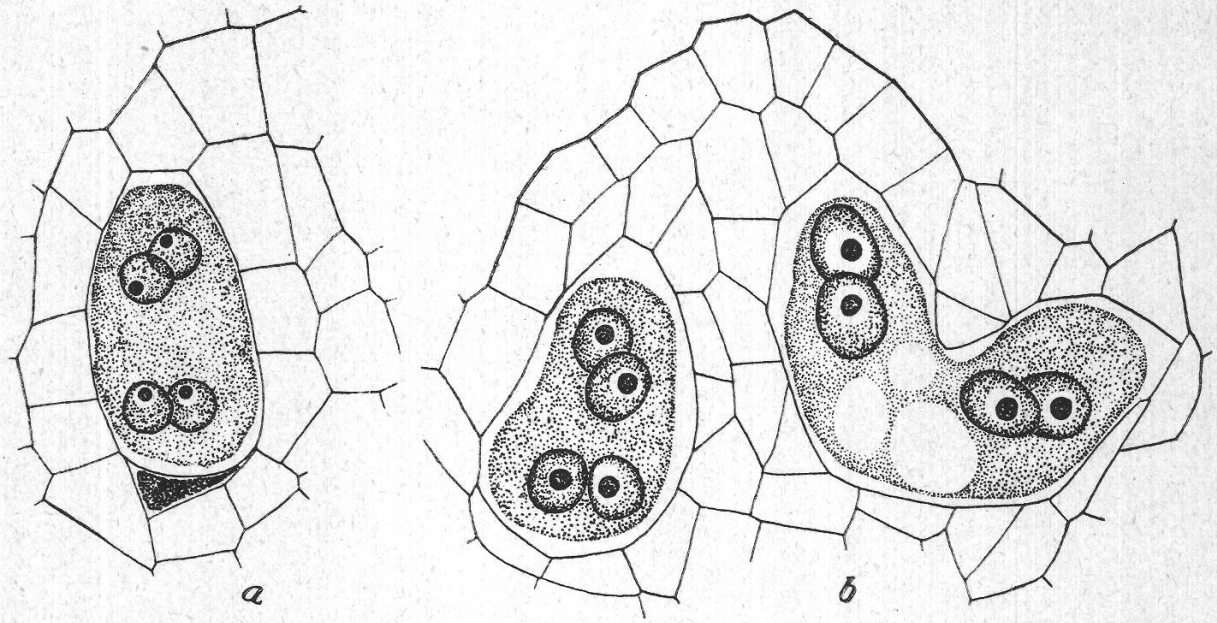


Abb. 8.

Die Entwicklung des Embryosackes. Mediane Längsschnitte durch die zentrale Papille in der Richtung der grössten Blütenbreite. a Vierkerniger Embryosack im Ruhestadium. b Zwei auswachsende vierkernige Embryosäcke, rechts Beginn der Vakuolenbildung. (Vergr.: 1 : 850.)

Embryosack dar. Das in der Papille verbliebene *antipodiale* Ende ist schlank, kegelförmig und enthält, wie zu erwarten war, vier Kerne. Das ausserhalb der Papille liegende Ende ist etwas breiter und oben gestutzt. Es enthält ebenfalls vier Kerne, von welchen einer später mit dem vierten antipodialen Kern verschmilzt, doch so, dass bis zur Befruchtung die beiden Kerne sich deutlich voneinander abheben. Die vollständige Verschmelzung tritt erst nach der Befruchtung ein.

Durch die eigenartigen Wachstumserscheinungen des vierkernigen Embryosackes kommt eine Form des reifen Embryosackes zustande, wie sie nur bei wenigen andern Phanerogamen festgestellt ist (Abb. 9 a). Am besten lässt sich diese Form mit einem U vergleichen. Der eine Schenkel des U entspricht dem in der Papille verbliebenen Ende und enthält drei kleine Antipoden, die weder durch Form noch Inhalt besonders auffallen. Das U-förmige Mittelstück besteht aus dem eine relativ grosse Vakuole einschliessenden Protoplasmawandbelag, der selber wieder fein vakuolisiert ist. In seinem oberen Ende liegen die zwei

halbwegs miteinander verschmolzenen Polkerne. Das Ende des ausserhalb der Papille liegenden Schenkels enthält den Eiapparat, der aus den zwei Synergiden und der Eizelle besteht. Eizelle und Synergiden unterscheiden sich scharf voneinander. Während die erstere stark vakuolisiertes Plasma und am Grunde eine grosse Vakuole besitzt, sich auch durch einen grossen Kern auszeichnet, fallen die Synergiden

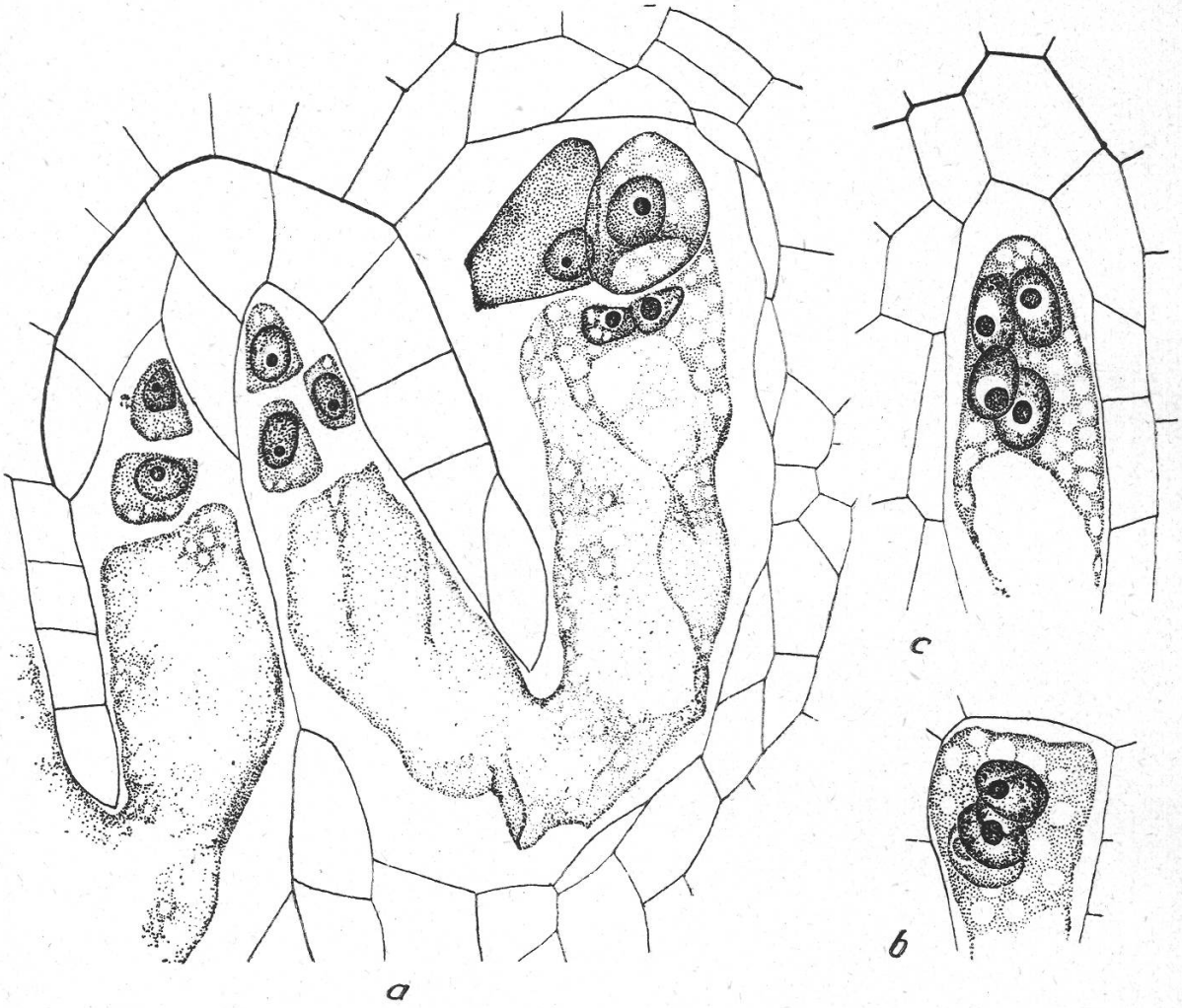


Abb. 9.

Die Entwicklung des Embryosackes. Mediane Längsschnitte durch die zentrale Papille. a Der befruchtungsreife Embryosack. Der dick ausgezogene Strich deutet die Grenze zwischen Papille und Karpellgewebe an. Eine der zwei Synergidenzellen ist weggeschnitten. b und c achtkerniger Embryosack. b Das ausserhalb der Papille sich befindende Ende, aus welchem später der Eiapparat hervorgeht. c Das antipodiale Ende. (Vergr.: 1 : 850.)

durch äusserst feinkörniges homogenes Plasma und relativ kleinen Kern auf. Durch die scharf ausgeprägte zelluläre Gliederung unterscheidet sich der Eiapparat von *K. Dacrydii* wesentlich von demjenigen vieler anderer Viscoideen. Bei *Viscum album* z. B. lassen sich nach Pisek (1923) Eizellen und Synergiden selten voneinander unter-

scheiden, da sie aus nicht scharf voneinander abgegrenzten Protoplasmabezirken bestehen. Auch *Arc. Oxycedri* scheint sich ähnlich zu verhalten.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Embryosackentwicklung von *K. Dacrydii* nach dem Scillatypus verläuft. Abweichungen ergeben sich allerdings in bezug auf das Wachstum des vierkernigen Embryosackes, das zu einer von der normalen abweichenden Form führt. Ein besonderes Gewicht möchte ich auf den Umstand legen, dass der Eiapparat aus dem *unteren* Ende des Embryosackes entsteht, was der orthotropen Lage der zentralen Papille wegen auffallen muss. Der Embryosack verhält sich so, *als ob er einer anatropen Samenanlage angehören würde.* Da wir kein Organ entdecken können, das einer anatropen Samenanlage entspricht, wollen wir den Embryosack von *K. Dacrydii* als « in sich anatrop » bezeichnen.

c) Die Befruchtung.

Auf der Narbe geschlechtsreifer Blüten können sehr häufig keimende Pollenkörner beobachtet werden. Sie geben uns einen Hinweis darauf, dass eine Befruchtung zu erwarten ist. Tatsächlich konnte ich sie auch in mehreren Fällen nachweisen. Die Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem Kern der Eizelle geht in der üblichen Weise vor sich. Die beiden Polkerne sind zur Zeit der Befruchtung noch nicht vollständig miteinander verschmolzen. Der zweite Spermakern legt sich an beide an und verschmilzt darauf mit ihnen (Abb. 10 a). Der sekundäre Embryosackkern enthält vor der Befruchtung zwei, nach derselben drei Nukleolen. Die Spermakerne können noch lange Zeit nach der Befruchtung als intensiver gefärbte Höcker an den Zygotenkernen nachgewiesen werden (Abb. 10 b).

Von einigem Interesse ist die Feststellung des vom Pollenschlauch zurückgelegten Weges. Er verläuft von der Narbe in ziemlich gerader Linie bis zur Spitze der Papille, dann biegt der Pollenschlauch ab und wächst der Papillenwand entlang bis zur Embryosackspitze, welche er von der Seite her erreicht. Wir können damit die Angaben van Tieghems (1896 b) über das Pollenschlauchwachstum bei anderen *Korthalsella*arten bestätigen.

Obwohl im Verhältnis zu der grossen Zahl weiblicher Blüten relativ wenig Pollen ausgebildet wird, kommen doch die meisten Blüten zur Befruchtung. Jede Pflanze produziert deshalb eine grosse Zahl von Früchten, so dass eine reichliche Vermehrung des Parasiten sehr wohl auf dem Wege der Samenbildung vor sich gehen kann.

d) Morphologie und Anatomie der bestäubungsreifen Blüte.

Die bestäubungsreife weibliche Blüte hat die Form eines gegen die Sprossachse zu abgeplatteten, kolbenförmigen Körpers. Es mag genügen, über den Bau von Fruchtknoten und Narbe und den Verlauf der Leitbündel zu berichten.

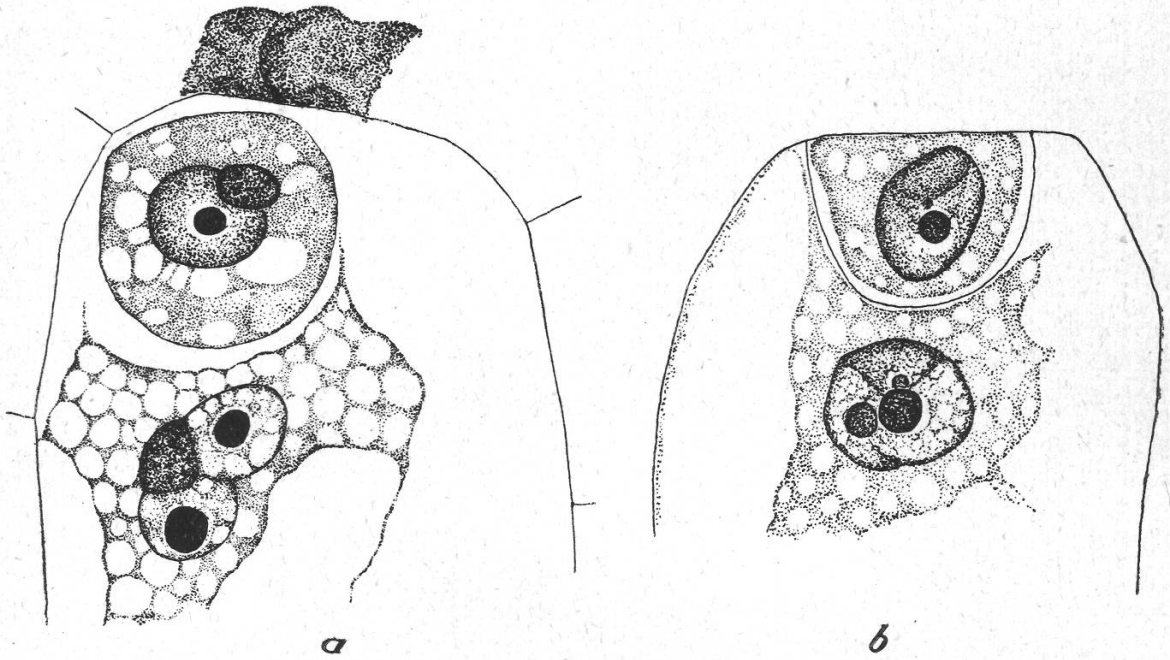


Abb. 10.

a Doppelte Befruchtung. Die schwarze Masse oberhalb der Eizelle ist der degenerierende Pollenschlauch. b Stadium kurze Zeit nach der Befruchtung. Die Eizelle hat sich mit einer Membran umgeben, die beiden Spermakerne sind noch als dunkler gefärbte Flecken sichtbar.
(Vergr.: a, 1 : 1250, b, 1 : 1050.)

Nach Form und innerem Bau der Zellen können in Längs- und Querschnitten durch *Fruchtknoten* von aussen nach innen drei Gewebeschichten unterschieden werden (Abb. 11 a). Die *Epidermis* besteht unterhalb der grössten Blütenbreite aus kleinen Zellen mit schwach verdickten Aussenwänden. Nach oben zu werden sie grösser, ihre Aussenwände sind stärker verdickt und mit einer dicken Kutikula versehen. Auf die Epidermis folgt eine zwei bis fünf Zellagen dicke Schicht weitlumiger mit Chlorophyllkörnern versehenen Zellen. Ihre Form ist isodiametrisch oder leicht langgestreckt, die Kerne relativ klein. Die nächstinnere Schicht fällt durch intensive Färbung der sehr kleinen, dünnwandigen Zellen auf. Wahrscheinlich entsprechen sie den *äusseren Zellschichten der Karpelle,* doch ist die äussere Grenze derselben nicht mehr mit Sicherheit festzustellen. Diese dritte Gewebeschicht macht

im Verlaufe der Fruchtbildung eine ganz eigenartige Entwicklung durch und verlangt deshalb besonderes Interesse. Sie besteht aus vier bis zirka zehn Zellschichten, die in der Richtung der Blütenachse gestreckt sind. Die Zellreihen beginnen etwa in der Höhe der Papillenbasis und steigen bogig auf, um schliesslich über der Papillenspitze zusammenzustossen.

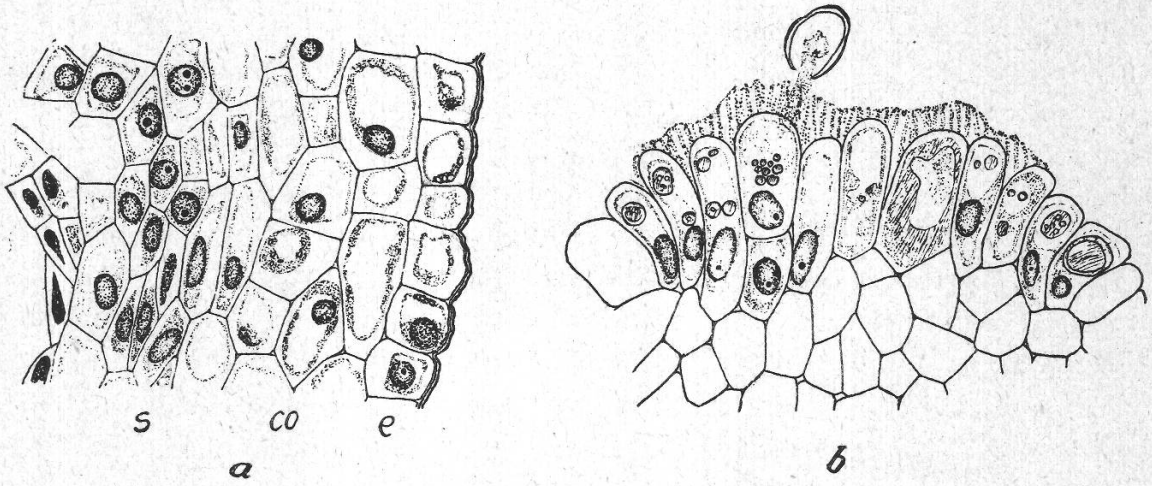


Abb. 11.

a Längsschnitt durch die Fruchtknotenwand. e = Epidermis, co = Schicht chlorophyllhaltiger Zellen, s = äussere Schicht des Karpellgewebes. b Längsschnitt durch die Narbe. (Vergr.: 1 : 620.)

Die Achse des Fruchtknotens wird von der zentralen Papille eingenommen, über deren Bau wir weiter oben berichtet haben. Erwähnt sei, dass die an die Papille anstossenden zwei bis drei Zellagen der dritten Gewebeschicht, die der *Innenseite* der Karpelle entsprechen, soweit sie nicht vom auswandernden Embryosack aufgelöst worden sind, meist Degenerationserscheinungen zeigen. Sie werden später vom Endosperm verdrängt.

Die griffellose, schwach gewölbte *Narbe* nimmt den ganzen freien oberen Teil des Fruchtknotens ein (Abb. 11 b). In wenigen Fällen ist sie schwach zweilappig, was wiederum auf die Zusammensetzung des Fruchtknotens aus zwei Karpellblättern hindeuten wird. Dass der Fruchtknoten von *K. Dacrydii* aus zwei Karpellen besteht, dürfte ziemlich sicher sein, da auch alle anderen Arten der Gattung nach van Tieghem (1896 b) zwei Fruchtblätter ausbilden.

Die Narbe besteht aus einer grossen Zahl langgestreckter, relativ dickwandiger Zellen, die Plasma und Kern enthalten. Dieser ist aber oft nicht sichtbar, da er häufig von einer je nach der Fixierung gelb oder schwarz gefärbten Masse verdeckt wird. Zur Aufklärung des Chemismus dieser Masse habe ich keine Versuche gemacht. Wahrscheinlich handelt es sich um einen zähflüssigen Stoff, da er meist in Form

von kleinen Kugeln auftritt. Er ist in osmiumhaltigen Fixierflüssigkeiten schwarz, in Alkohol gelb bis braun gefärbt.

Von der glatten Oberfläche der Narbenzellen gehen eine grosse Zahl feinster, körniger Fäden aus, die zusammen eine relativ dicke Schicht bilden. Sie färbt sich mit Eisenhämatoxylin schwarz, ebenso mit osmiumhaltigen Fixierflüssigkeiten, ist aber mit Alkohol fixiert ungefärbt. In bezug auf die Entstehung dieser wahrscheinlich schleimigen Schicht sind zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder wird sie durch Verschleimung der Zellwände gebildet oder dann durch das Plasma ausgeschieden, wofür vielleicht die fädige Struktur sprechen würde. Da ich aber keine Verbindung mit dem Plasma, auch keine Poren in der Zellwand entdecken konnte, ist die Bildung durch Verschleimung der Zellwände wahrscheinlicher. Was die Funktion dieser Schicht anbetrifft, so vermute ich, dass sie zum Festhalten der Pollenkörner dient und vielleicht als Anpassung an die Windblütigkeit aufzufassen ist. Für Windblütigkeit spricht übrigens auch die glatte Oberfläche der Pollenkörner.

Wie zu erwarten war, ist das Leitbündelsystem der Blüten stark reduziert. Sie bedürfen bei ihrer Kleinheit selbstverständlich keiner sehr leistungsfähigen Leitungsbahnen. Immerhin sind zwei reduzierte Leitbündel vorhanden. Sie bestehen aus ein bis zwei Reihen kurzer Schraubentracheiden und einigen wenigen langgestreckten Leitparenchymzellen. Sie zweigen von den Hauptleitbündeln des Stengels ab und verlaufen getrennt durch den Blütenstiel. Beide ziehen auf der gegen die Sprossachse gerichteten Seite der Blüten bis zur Basis der Perigonblätter und endigen mit weiten, spiralig verdickten Tracheiden. Auffallenderweise enthält die Blüte vor der Bestäubung nur zwei und nicht drei Leitbündel, welche Zahl der drei Perigonblätter wegen vorhanden sein sollte. Ein drittes Leitbündel wird erst während der ersten Stadien der Endospermbildung, zu Beginn des dann einsetzenden Fruchtknotenwachstums ausgebildet (vgl. S. 419).

Vorerst sei festgehalten, dass *K. Dacrydii* in seiner befruchtungsfähigen Blüte nur zwei Leitbündel führt, welchem ein drittes später folgt. Dadurch unterscheidet sich unsere Pflanze wesentlich von den übrigen Arten der Gattung *Korthalsella*. Diese bilden nach van Tieghem (1896 b) zwei Kreise von Leitbündeln aus, einen äusseren aus drei und einen inneren aus zwei Leitbündeln. Der äussere versorgt die drei Perigonblätter, der innere die beiden Karpelle. *K. Dacrydii* ist wahrscheinlich wegen der geringen Grösse seiner Blüten in bezug auf das Vaskularsystem stark reduziert. Interessanterweise wird das Vaskularsystem im Verlaufe der Fruchtbildung so weiter ausgebaut, dass die in der Blüte noch nicht vorhandene, allerdings oft angedeutete dritte Leitungsbahn eine nachträgliche Ausbildung erfährt.

2. Besprechung der Ergebnisse.

a) Morphologischer Wert der zentralen Papille.

Über den morphologischen Wert der zentralen Papille gehen die Ansichten der Forscher stark auseinander. Die einen glauben sie als reduzierte Samenanlage, andere wieder als stark reduzierte Plazenta betrachten zu dürfen; Dowding (1931) schreibt ihr sogar den Wert eines zweiten Karpellkreises zu.

Der Bau der zentralen Papille selbst gibt bei den meisten Viscoideen keine Hinweise auf ihren morphologischen Wert. Sie tritt ja meistens als nicht weiter differenzierter, einfach kegelförmiger Gewebehöcker auf, der oft sogar, z. B. bei *Loranthus europaeus,* nur während der ersten Entwicklungsstadien selbständig ist, und nachher infolge Verschmelzung mit den Karpellen nicht mehr genau abgegrenzt werden kann. Einige wenige Arten machen allerdings insofern eine Ausnahme, als an den Papillen seitliche Ausbuchtungen auftreten. Diese sind nach York (1913) bei *Dendrophthora opuntioides* und *gracilis* stumpf kegelförmig, bei der Loranthoidee *Macrosolen cocchinchinensis* nach Treub (1885) langgestreckt und mit ihren Spitzen nach unten gerichtet. Ihre Lage deutet auf reduzierte anatrope Samenanlagen hin, welchen Wert ihnen auch beide Forscher beilegen. Dann würde die zentrale Papille einer zentralen Plazenta entsprechen, wie eine solche bei weniger reduzierten Familien der Reihe der Santalales ebenfalls vorkommt. Eine Bestätigung erfährt diese Ansicht durch die embryologische Untersuchung. Bei *Dendr. opuntioides* und *Macros. cocchinchinensis* entstehen nämlich die Archesporzellen an der Spitze der als Samenanlagen gedeuteten Vorwölbungen der Papille, wodurch der morphologische Wert derselben weitgehend geklärt sein dürfte.

Nach Treub (1885) lassen sich aber auch die einfacher gebauten Papillen auf reduzierte Plazenten zurückführen. Einzelne Viscoideen, wie *Arc. Oxycedri* und *A. americana,* bilden im Innern der Papille getrennte Gruppen von Archesporzellen aus. Entspräche nun die Papille einer reduzierten Samenanlage, so hätten wir den eigenartigen Fall vor uns, dass ein Nucellus mehrere Gruppen von Archesporzellen enthielte, was bei keiner der bis heute untersuchten Angiospermen vorkommt. Die Papille muss deshalb zum mindesten einer Plazenta entsprechen. Für *K. Dacrydii* schliesse ich mich den Ansichten Treubs (1885) an, da auch hier zwei voneinander getrennte Archesporzellen ausgebildet werden und ich überdies einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der Ansicht Treubs erbringen kann. Wie oben schon festgestellt wurde, entspricht die Polarität des Embryosackes von *K. Dacrydii* derjenigen einer anatropen Samenanlage. Der Eiapparat entsteht am unteren Ende des achtkernigen Embryosackes und ist nur durch das eigenartige Wachstum desselben nach oben gerichtet. Da gleiches auch bei anderen

Viscoideen vorkommt, so kann hier nicht von einer Ausnahme gesprochen werden, vielmehr scheint diese besondere Polarität ein konstantes Merkmal mehrer Viscoideengattungen darzustellen. Die gleiche Eigenschaft erscheint überdies bei einer mit den Viscoideen nahe verwandten Familie, den Santalaceen, wieder, wo *Santalum album* einen ebenfalls U-förmig gebogenen Embryosack ausbildet, der aber noch einer anatropen, allerdings bereits etwas reduzierten Samenlage angehört. Nehmen wir an, dass *K. Dacrydii* sich aus weniger reduzierten Formen entwickelt hat, so dürfte die Vermutung naheliegen, dass dieselben ebenfalls Blüten mit anatropen Samenanlagen besassen, wodurch die Lage des Embryosackes als Reminiszenz an frühere Zustände sich leicht erklären liesse. Da aber die Papille von *K. Dacrydii* orthotrop ist, so kann sie nicht einer Samenanlage, sondern muss der Plazenta entsprechen.

Es sprechen also sowohl embryologische als auch morphologische Tatsachen für den Plazentacharakter der zentralen Papille, womit deren morphologischer Wert mit grosser Wahrscheinlichkeit festgelegt sein dürfte. Ich möchte aber doch noch auf eine Anschauung eingehen, die von der hier vertretenen stark abweicht. Dowding (1931) ist durch seine Untersuchungen an *Arceuthobium americana* zum Schlusse gekommen, dass die Papille weder einer Samenanlage, noch einer Plazenta gleichzusetzen sei. Vielmehr betrachtet er sie als ein Verwachsungsprodukt von vier Karpellen, die noch fertil sind, während die vier weiteren Karpelle, welche die Ovarialhöhle bilden, steril sein sollen. Er begründet seine Ansicht mit der Zahl und Lage der Archesporgruppen. Es werden vier solcher Gruppen ausgebildet. Sie alternieren mit den äusseren Karpellen, sind also dort gelegen, wo die Karpellränder aufeinanderstossen. Da auch die äusseren Karpelle mit den Perigonblättern alternieren, wird auf einen inneren Kreis von fertilen Karpellen geschlossen. Zu den Feststellungen Dowdings in bezug auf die Lage der Archesporgruppen ist zu bemerken, dass diese bei sehr vielen Viscoideen wiederkehrt. Die Arten der Gattung *Korthalsella* bilden z. B. zwei Karpelle aus und entwickeln im Innern der Papille ebenfalls zwei Archesporgruppen, die in ihrer Lage mit den Karpellen alternieren. Wenn ich trotzdem an der Ansicht festhalte, dass die Papille einer zentralen Plazenta gleichzusetzen ist, so tue ich es deswegen, weil auch die mit den Viscoideen nächst verwandten, weniger reduzierten Santalaceen, die sonst in sehr vielen Punkten mit ihnen übereinstimmen, nur einen Kreis von Karpellen ausbilden.

b) Die Embryosackentwicklung der Viscoideen.

Bis heute sind für drei Familien U-förmige Embryosäcke nachgewiesen worden, nämlich für die Santalaceen, die Loranthaceen und Balanophoraceen. Wir beschränken uns im folgenden auf eine Übersicht über das

Vorkommen U-förmiger Embryosäcke bei den Loranthaceen. Solche sind nur innerhalb der Unterfamilie der Viscoideen beschrieben worden. Hier treten sie aber in der Mehrzahl der aufgestellten Gattungen auf. Bis heute liegen zwar in der embryologisch-zytologischen Literatur nur zwei Angaben über solche vor, eine von York (1913) über *Dendrophthora opuntioides* und *gracilis* und eine weitere von Billings (1933) über *Phoradendron flavescens* var. *macrophyllum* und *P. villosum*. Bei einer genaueren Durchsicht der älteren Literatur kamen mir auch einige Arbeiten van Tieghems (1895 c, d und 1896 a, b) in die Hände, die sich ebenfalls mit der Embryosackentwicklung verschiedener Viscoideengattungen befassten, die aber in keinem der zusammenfassenden Werke über Embryologie und Zytologie der Angiospermen erwähnt waren und beispielsweise auch in der « Vergleichenden Embryologie » von Schnarf (1931) nicht zitiert werden. Ebenso haben sie die neueren Bearbeiter der Zytologie der Viscoideen, wie Billings und York, nicht angegeben, obwohl van Tieghem gerade Vertreter der beiden Gattungen *Dendrophthora* und *Phoradendron* auf die Embryosackentwicklung hin untersucht hat. Abbildungen darüber liegen zwar keine vor, doch kann ich für die von mir untersuchte Gattung — van Tieghem hat allerdings eine andere Art untersucht — die Richtigkeit seiner Untersuchungen bestätigen. Der genannte Forscher hat für eine Reihe von Viscoideen U-förmige Embryosäcke angegeben. Die untersuchten Arten gehören den Gattungen *Ginalloa, Korthalsella, Dendrophthora* und *Phoradendron* an.

Van Tieghems Beschreibungen der Embryosackentwicklung sind zwar nur kurz, doch geht daraus hervor, dass sich die Embryosäcke bei allen untersuchten Arten gleich verhalten. Sie dringen wie bei *K. Dacrydii* zuerst nach unten vor, dringen ins Karpellgewebe hinein und wachsen dann sich nach oben umwendend am Rande der Plazenta bis zu deren Spitze vor. Es scheint, dass van Tieghem ohne weiteres annimmt, die U-förmigen Embryosäcke kämen bei allen Arten der betreffenden Gattungen vor. Für *Korthalsella* ist das sehr wahrscheinlich, da bereits zwei Arten sich nachweisbar in dieser Beziehung gleich verhalten. Das gleiche gilt für *Dendrophthora* und *Phoradendron*. Auf jeden Fall ist die weite Verbreitung U-förmiger Embryosäcke innerhalb der Unterfamilie der Viscoideen bewiesen.

Die Untersuchungen Yorks über *Dendrophthora opuntioides* und *gracilis* und Billings über einige Arten der Gattung *Phoradendron* ergaben ungefähr das gleiche Resultat wie diejenigen van Tieghems. Gegenüber meinen eigenen Befunden sind einige Unterschiede festzustellen. Bei den amerikanischen Arten sollen sich die antipodialen Enden der Embryosäcke entweder schon während oder nach der Embryobildung untereinander vereinigen, was ich bei *K. Dacrydii* niemals beobachten konnte. In bezug auf Lage und Form stimmen die Embryo-

säcke aller vier erwähnten Gattungen vollständig miteinander überein. Nicht so die Arten von *Arceuthobium* und *Viscum*. Arten der Gattung *Arceuthobium* wurden von Johnson (1888), van Tieghem (1895 c) und Dowding (1931), solche der Gattung *Viscum* von Griffith (1838), Hofmeister (1859), Jost (1888) und Treub (1883) untersucht. *Arceuthobium Oxycedri* bildet in der Plazenta ebenfalls zwei Embryosäcke aus. Im Gegensatz zu *Korthalsella* und den amerikanischen *Viscoideen* wächst ihr Embryosack nicht basalwärts, sondern nach oben, ohne aber den Scheitel der Papille zu durchwachsen. Die Eiapparate werden am oberen, nach der Plazentamitte zu geneigten Ende der Embryosäcke ausgebildet. Diese sind « in sich orthotrop » und entsprechen in ihrer Form dem Normaltypus der Angiospermen.

Eine Mittelstellung zwischen *K. Dacrydii* und *Arc. Oxycedri* nehmen scheinbar *Viscum album* und *V. articulatum* in bezug auf die Embryosackentwicklung ein. Aus den einzelnen Mutterzellen kommen wieder nur zwei Schwesterzellen zur Ausbildung. Die Embryosäcke wachsen nach oben in das Karpellgewebe hinein. Das Wachstum geschieht nicht in gerader Linie, sondern in schraubenförmigen Windungen. Besonders auffallend ist ein häufiges seitliches Auswachsen der Embryosackzelle, auf welches dann eine Biegung nach oben erfolgt, was einigermassen an die Embryosackentwicklung bei *K. Dacrydii* erinnert. Die Ähnlichkeit ist aber nur eine äusserliche, denn erstens wird der Embryosack aus der unteren Makrospore gebildet, und zweitens wächst nicht das untere, sondern das obere Ende des vierkernigen Embryosackes aus, so dass wir auch den Embryosack von *V. album* und *V. articulatum* als « in sich orthotrop » bezeichnen müssen.

Innerhalb der Viscoideen lassen sich nach dem Gesagten also zwei in bezug auf Lage und Form verschiedene Typen von Embryosäcken unterscheiden, der U-fömige, in sich anatrope einerseits und der nicht oder nur unwesentlich gekrümmte, in sich orthotrope anderseits. Der letztere tritt ausserdem in zwei Ausbildungsformen auf. Bei *Arceuthobium* bleibt der Embryosack in der Plazenta, bei *Viscum* wächst er ins Karpellgewebe hinein.

III. Bau und Entwicklung der Frucht.

1. Untersuchungsergebnisse.

a) Die Endospermentwicklung.

Der primäre Endospermkern liegt mit dem Eiapparat in einer grossen Plasmaanhäufung am Scheitel des ausserhalb der Plazenta ausgebildeten Schenkels des U-förmigen Embryosackes. Seiner ersten Teilung folgt die Bildung einer Querwand nach, welche den Embryosackraum in zwei sehr inaequale Zellen teilt, von denen die kleine obere Zelle die

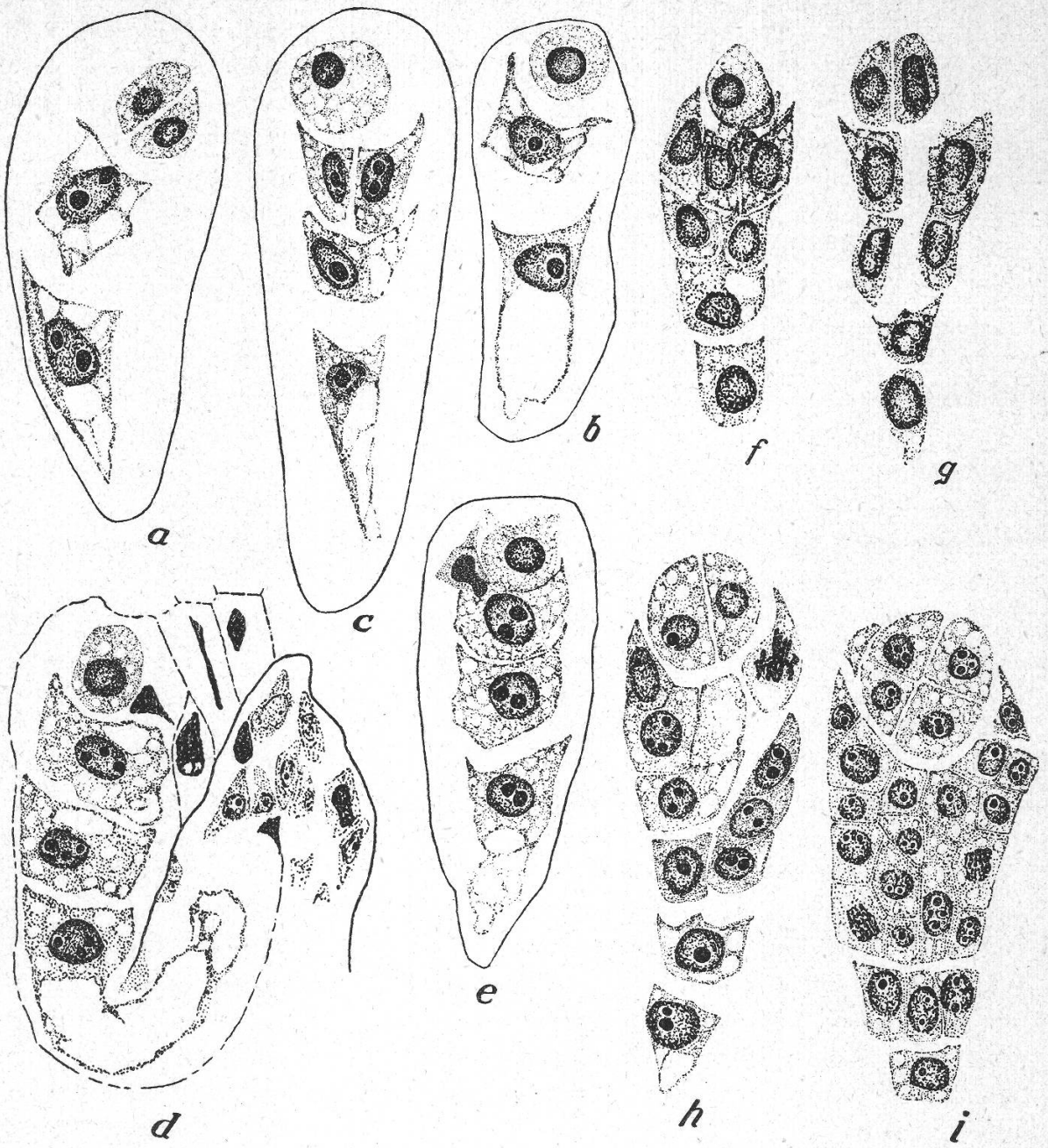


Abb. 12.

Embryo- und Endospermentwicklung. a und b erstes Stadium der Endospermentwicklung, a mit zweizelligem, b mit einzelligem Embryo. c—e Stadium 2 der Endospermentwicklung, in d ist die Papille mit dem U-förmigen Mittelstück des Embryosackes und zwei Antipodenzellen sichtbar. f, g Stadium 3 der Endospermentwicklung, e mit einzelligem, f mit zweizelligem Embryo. h und i ältere Stadien der Endospermentwicklung, h mit zweizelligem, i mit vierzelligem Embryo. (Vergr.: 1 : 620.)

befruchtete Eizelle umschliesst (Abb. 12 a, b). Sie erfährt später eine Längsteilung, während vom Embryosackraum durch einen weiteren Teilungsschritt sukzessive zwei weitere Querscheiben abgegliedert werden (Abb. 12 c, d). Auch diese Teilung verläuft ziemlich synchron. Nach dem dritten Teilungsschritt besteht die oberste Querscheibe aus vier Zellen, die zweite ist durch eine Längswand in zwei Zellen geteilt, die dritte ist einzellig, und an sie schliesst sich mit dem Kern in der Nähe der Teilungswand der Rest des U-förmigen Embryosackes an (Abbildung 12 f, g). Ausnahmen von dieser Teilungsfolge sind nicht selten. Sie bestanden z. B. darin, dass die ersten beiden Zellteilungen in der Längsrichtung erfolgten und die Endospermanlage also in vier nebeneinanderliegende Zellen geteilt wurde. Nach dem in Abb. 12 f, g dargestellten Stadium der Endospermentwicklung verlaufen die Zellteilungen nicht mehr gleichzeitig. Die Übersichtlichkeit der Bilder wird ausserdem durch Lageverschiebungen der Zellen gestört. Die Endospermzellen besonders der oberen Schicht erhalten lang ausgezogene Spitzen und umwachsen die in Entwicklung begriffene Eizelle so vollständig, dass diese ganz im Endosperm eingeschlossen wird (Abb. 12 h, i). Durch weiteres Wachstum nimmt das Endosperm kugelförmige Gestalt an (Tafel 26, Fig. 1, 2). Die infolge der rasch aufeinanderfolgenden Teilungen zunächst stark verkleinerten Endospermzellen vergrössern im Verlaufe der Entwicklung ihr Volumen. Die Zellen der Karpelle werden verdrängt und später aufgelöst. Die Plazenta dagegen bleibt noch lange Zeit erhalten, obwohl auch ihre Zellen bereits Degenerationserscheinungen aufweisen (Abb. 12 d). Später muss auch sie dem sich vergrössernden Endosperm weichen.

An älterem Endospermgewebe, dessen Zellen prall mit Reservestärke erfüllt sind, fällt eine äussere, aus einer Zellage bestehende Schicht auf, die aus kubischen, oder in radiärer Richtung langgestreckten Zellen besteht, deren Kerne normale runde Form besitzen. Sie stossen direkt an die mit Tracheiden versehene Fruchtwand an. Alle übrigen Zellen unterscheiden sich von ihnen durch ihre amöboid verzweigten Kerne.

b) Die Embryoentwicklung.

Die befruchtete Eizelle unterscheidet sich leicht von den ersten Zellen der U-förmigen Endospermanlage. Ihr Kern ist schwächer gefärbt, das Plasma feinkörnig. Sie beginnt sich in der Regel erst nach den ersten Stadien der Endospermbildung zu teilen. Doch konnten Fälle beobachtet werden, wo sie ihr in der Entwicklung vorauseilt (Abb. 12 a). Die erste Teilungsspindel und auch die erste Teilungswand liegen schief zur Blütenachse. Die zweite und dritte Teilungsebene stehen auf der ersten senkrecht (Abb. 12 i). Auch durch die weiteren Teilungen bleibt die Kugelgestalt erhalten. Sie wird erst sehr viel später durch Streckung des Embryos in der Richtung der Blütenachse

verändert. Die sonst bei vielen Loranthaceen gesehene Suspensorzelle kam nicht zur Beobachtung. Durch das rasche Wachstum des Endosperms kommt, wie schon angeführt, der Embryo schon früh in dessen Gewebe zu liegen (Abb. 13 a, b). Nachträglich erfolgt dann aber eine Streckung nach oben. Der Embryo durchstösst das Endosperm und ragt mit seinem oberen Teil ein Stück darüber hinaus. Damit hat die

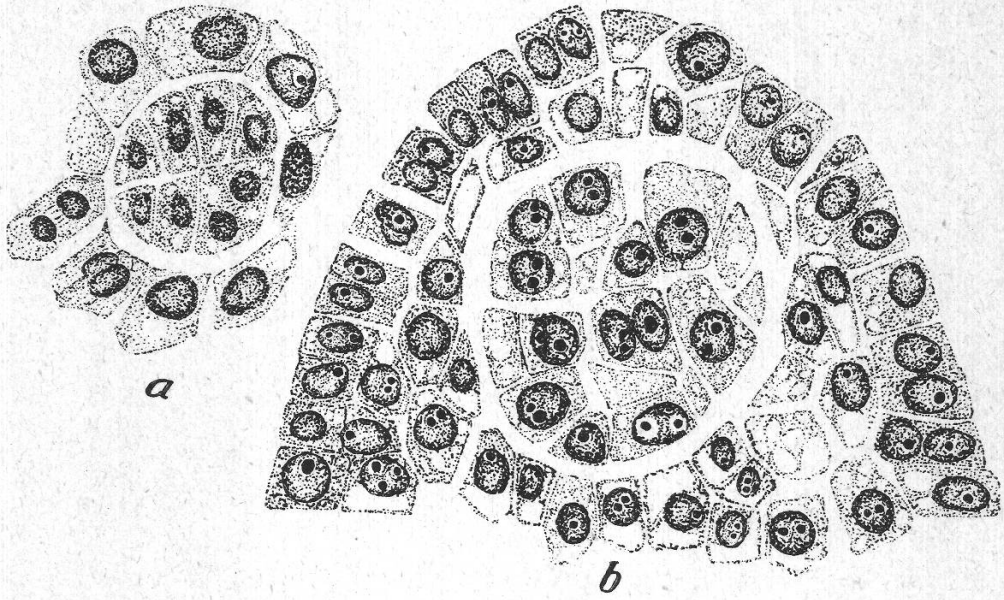


Abb. 13.
Embryo- und Endospermentwicklung. a Junger, zirka 32-zelliger Embryo. b Junger Embryo von Endosperm umgeben. (Vergr.: 1 : 620.)

Embryoentwicklung ihr Ende erreicht, eine weitere Differenzierung des länglich-ovalen Körpers findet nicht statt (Taf. 26, Fig. 3). Die Keimungsgeschichte konnte leider nicht verfolgt werden.

Von den beiden Embryosäcken einer Zentralpapille kommt in der Regel nur der eine zum Abschluss der Entwicklung. Der zweite wird kurze Zeit nach der Befruchtung oder während der ersten Stadien der Embryo- und Endospermentwicklung aufgelöst.

c) Bau und Entwicklung der Fruchtwand.

Wie bei fast allen anderen Loranthaceen, enthält auch die reife Frucht von *K. Dacrydii* eine gut entwickelte *Schleimschicht*. Ihre Entwicklungsgeschichte konnte fast lückenlos verfolgt werden. Die Untersuchung ergab, dass zwei Bildungszentren vorhanden sind. Sie liegen in den Karpellen, und zwar in jener bereits oben beschriebenen Schicht langgestreckter, schmaler Zellen, die höchst wahrscheinlich dem Aussenrand der Karpelle entsprechen. Eine der mittleren Zellagen dieser Schicht beginnt sich zuerst über dem bereits in Entwicklung begriffenen Endosperm zu verändern. Ihre Zellen strecken sich radiär und

drängen die andern Zellschichten auseinander (Abb. 14 a und Taf. 26, Fig. 2). Ihr Plasma wird feinkörnig und die Kerne verlängern sich im Verlaufe des starken Längenwachstums beträchtlich. Wie die starke Schrumpfung des Alkoholmaterials zeigt, geht der Vorgang wahrscheinlich unter Wasseraufnahme vor sich. In reifen Früchten sind die Zellwände gequollen, so dass vom Plasma fast nichts mehr zu sehen ist.

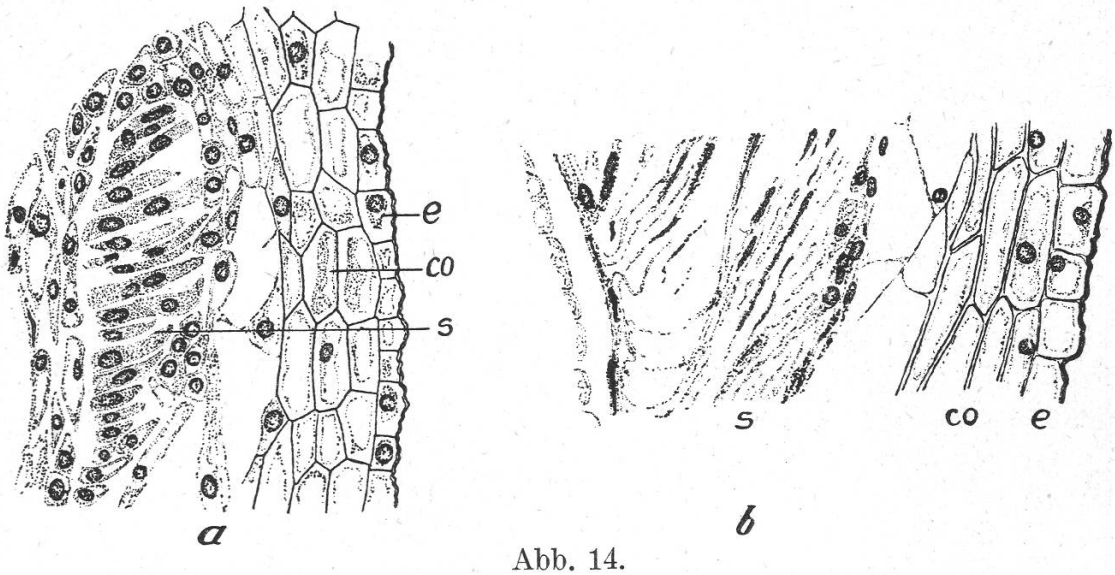


Abb. 14.
Die Entwicklung der Schleimschicht. a Das Auswachsen der Schleimzellen. b Die fertig ausgebildete Schleimschicht. e = Epidermis, co = verdickte Zellen der Fruchtwand, s = Schleimschicht. (Vergr.: 1 : 320.)

Die Kerne dagegen werden auch später noch durch Kernfarbstoffe gefärbt, obwohl sie zu äusserst dünnen, fädigen Gebilden ausgezogen sind (Abb. 14 b). Die an die Schleimschicht anstossenden Zellagen machen ähnliche Formveränderungen durch. In den reifen Früchten schliessen sie die Viscinschicht nach aussen und innen ab.

Die Bildungszentren der Schleimschicht umfassen zuerst nur ein kleines Stück der Fruchtwand zu beiden Seiten des Endosperms, dehnen sich dann aber fast über die ganze Frucht aus. In reifen Früchten beginnt die Schleimschicht in der Höhe des unteren Endospermrandes als zusammenhängende dünne Schicht und steigt neben dem Nährgewebe, an Dicke immer mehr zunehmend, auf. Oben, etwa in der Höhe des Embryos, teilt sie sich in zwei Lappen, die oberhalb des Embryos zusammenneigen, aber durch ein Gewebe dünnwandiger Zellen voneinander getrennt sind. Auf Querschnitten ist diese Zweiteilung deutlich zu sehen (Taf. 26, Fig. 4). Auch die Anlage zweier Bildungszentren und die Teilung der Viscinschicht in zwei Lappen deuten wieder darauf hin, dass der Karpellring nicht einheitlich ist, sondern aus zwei Blattorganen besteht.

Der Bau der *äusseren* Schichten der *Fruchtwand* ist äusserst einfach. Auf die mit stark verdickten Aussenwänden versehene Epidermis

folgt ein aus wenigen Schichten bestehendes Gewebe dickwandiger Zellen, die entweder der Blütenachse oder den Perigonblättern angehören (Abb. 14 b).

Das *Vaskularsystem* erfährt gegenüber demjenigen der Blüten einige Veränderungen, indem zu den bereits vorhandenen ein drittes Leitbündel ausgebildet wird, das ebenfalls getrennt von den übrigen durch den Fruchtstiel verläuft und den vom Stengel abgewendeten Fruchtteil versorgt. Besondere Beachtung verdient auch eines der beiden bereits bestehenden Leitbündel deswegen, weil es sich im Verlaufe der Fruchtentwicklung kurz oberhalb des Fruchtstiels nachträglich verzweigt. Es schickt einen kurzen, aber gefässreichen Ast gegen das untere Ende der Endospermschicht. Dort verbeitert er sich zu einer mächtigen, aus dicken Tracheiden bestehenden Gewebeschicht. Diese Schicht wurde bei allen Loranthaceen gefunden, scheint also ein allgemeines Merkmal der Familie zu sein. Heinricher (1915 b) fasst die Tracheiden als Speichergewebe auf. Wahrscheinlich kommt ihnen auch Leitfunktion zu, denn es gehen von ihnen Spiraltracheiden aus, die im Endokarp nach oben ziehen.

2. Besprechung der Ergebnisse.

Zwischen dem Bau der Früchte von *K. Dacrydii* und demjenigen der anderen Arten der Gattung *Korthalsella* und verwandter Gattungen lassen sich keine grossen Differenzen feststellen. Abweichungen sind zwar vorhanden, können aber alle auf die geringe Grösse der Früchte zurückgeführt werden und bestehen in der Hauptsache aus Reduktionen.

Das Gefässbündelsystem entspricht ungefähr demjenigen von *Dendrophthora opuntioides,* mit dem Unterschied, dass bei dieser Pflanze alle Leitbündel schon in den Blüten ausgebildet werden, während bei *K. Dacrydii* in der bestäubungsreifen Blüte nur zwei vorhanden sind. Gegenüber der Gattung *Ginalloa,* die nach van Tieghem (1895 d) ebenfalls nahe Beziehungen zu *Korthalsella* aufweist, ist das Vaskularsystem allerdings stark reduziert, da bei ersterer sowohl die Perigonblätter, als auch die Karpelle Leitbündel enthalten, also zwei Kreise von Leitbündeln ausgebildet werden.

Die Endosperm- und Embryoentwicklung ist noch von keiner Art der Gattung *Korthalsella* bekannt, dagegen liegen Angaben vor über die Gattungen *Dendrophthora* und *Phoradendron.* Bei beiden verläuft die Endospermbildung zellulär, was mit unseren Beobachtungen an *K. Dacrydii* übereinstimmt. Abweichungen ergeben sich in bezug auf einige Einzelheiten, vor allem aber in bezug auf die Interpretierung der Beobachtungen.

Mit der Embryo- und Endospermentwicklung von *Phoradendron* stimmt diejenige von *K. Dacrydii* am besten überein. Ein Unterschied ergibt sich aber dadurch, dass die Endospermbildung von *K. Dacrydii*

nie in den antipodialen Ast des U-förmigen Embryosackes übergreift, was nach Billings (1933) bei *Phoradendron* vorkommt.

Sehr eigenartig scheint, wenn sich die Angaben Yorks bestätigen, die Embryo- und Endospermentwicklung bei *Dendrophthora* zu verlaufen. Nach York ist *D. opuntioides* apogam. Aus dem Eikern soll ein unregelmässig geformter Gewebekörper, ein Proembryo und später aus einer zentralen Zelle des letzteren der eigentliche Embryo hervorgehen. Bei *D. gracile* dagegen soll aus dem Vereinigungsprodukt der beiden Polkerne der Proembryo gebildet werden, der sich dann später ebenfalls in Embryo und Endosperm differenziert. Die Bilder, mit welchen York seine Behauptungen belegt, stimmen auffallenderweise mit unseren vollständig überein. Hier wie dort unterscheiden sich die Zellen des Embryos durch feinkörniges Plasma von den Endospermzellen und in beiden Fällen wird der Embryo vom Endosperm vollkommen umschlossen. Schon 1914 hat A. Ernst in einem Referat darauf hingewiesen, dass die von York angegebenen, höchst eigenartigen Entwicklungsvorgänge sehr wahrscheinlich eine ähnliche Erklärung finden dürften, wie er sie seiner Zeit für *Balanophora* aufgestellt hat (Ernst, 1913). Sehr wahrscheinlich ist auch bei *D. opuntioides* die Eizelle wie diejenige von *Balanophora* in den frühen Entwicklungsstadien infolge schlechter Färbbarkeit und starker Schrumpfung nicht gut sichtbar und deshalb übersehen worden.

IV. Die männliche Blüte.

1. Untersuchungsergebnisse.

a) Anatomischer Bau der männlichen Blüte.

Unsere Untersuchungen an der weiblichen Blüte haben ergeben, dass es in der Hauptsache die Fruchtblätter sind, die von der Reduktion erfasst werden. Ganz ähnliche Beobachtungen können wir an ausgewachsenen *männlichen* Blüten machen. Auch hier ist es hauptsächlich das den Gametophyten produzierende Organ, das Androeceum, dessen Ausgestaltung im Verlaufe der Entwicklung weitgehende Veränderungen erfährt.

Die Antheren sind, wie die Karpelle, von Anfang an untereinander verwachsen. In den frühen Stadien ist keinerlei Unterschied zwischen dem Antherenringwulst und dem Karpellringwulst zu erkennen. Erst später machen sich, abgesehen von der Anlage der Pollensäcke, Differenzen bemerkbar, die eine Unterscheidung der beiden Anlagen ohne weiteres gestatten. Der Antherenringwulst wächst zunächst nach oben aus. Durch schwaches interkalares Wachstum der Perigonbasis wird er etwas emporgehoben, so dass es den Anschein hat, als ob er aus der Perigonbasis seinen Ursprung genommen hätte (Abb. 15 a). Im Gegensatz zum Karpellringwulst schliesst sich der Antherenringwulst oben

nicht. Er umschliesst infolgedessen einen röhrenförmigen Hohlraum, der sich nach unten zu einer niederen Höhle erweitert und verblüffende Ähnlichkeit mit einer sich in den Griffelkanal fortsetzenden Ovarialhöhle hat (Taf. 24, Fig. 3). Am Grunde dieser flachen Höhle, also an der Stelle, die der Plazenta der weiblichen Blüte entspricht, wölbt sich der Blütenboden zu einem sehr flachen kegelförmigen Körper vor. Das

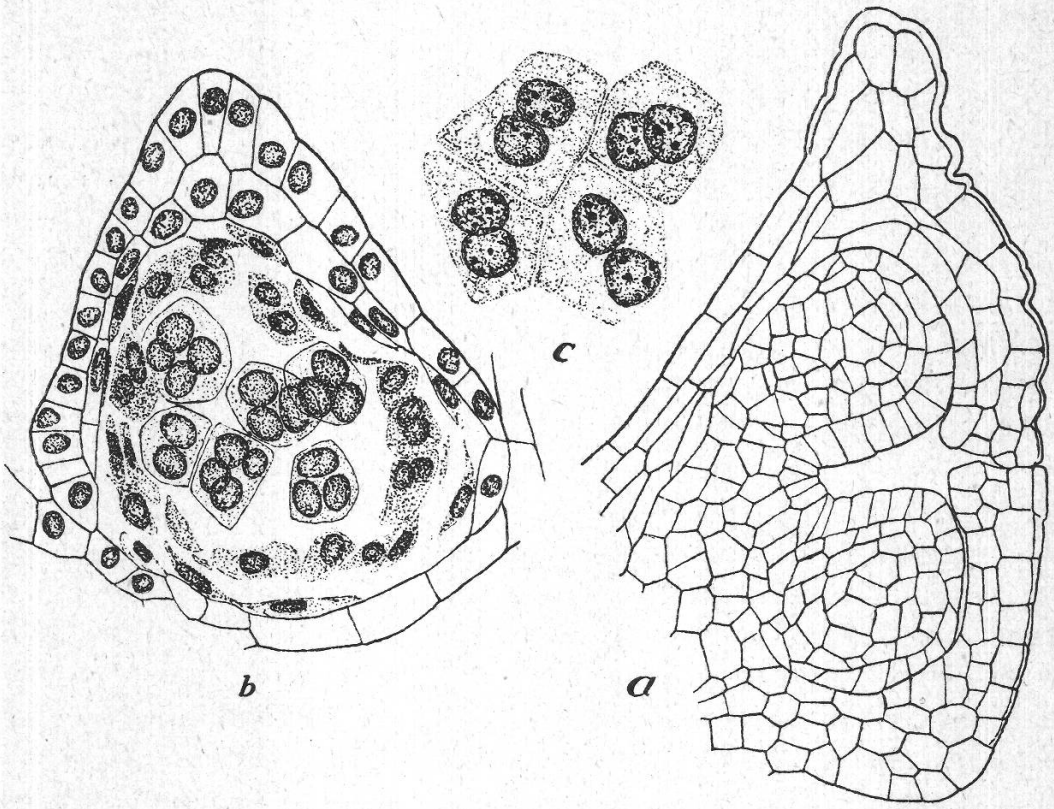


Abb. 15.

Bau des Andröceums. a Junge, männliche Blütenknospe, medianer Längsschnitt. b Querschnitt durch den Antherenring, median durch einen Pollensack. Tetradenbildung. c Tapetenzellen von der Fläche. (Vergr.: a, 1 : 380, b, 1 : 500, c, 1 : 850.)

darunterliegende Gewebe ist meist stärker gefärbt als die umliegenden Zellen, so dass es sich auf Längs- und Querschnitten durch männliche Blüten vom Gewebe der Blütenachse deutlich abhebt. Anhaltspunkte, die auf die Funktion dieses eigenartigen Gewebes hinweisen, konnten wir keine finden. Wahrscheinlich handelt es sich um eine rudimentäre Plazenta, wie eine solche bei anderen Viscoideenblüten auch schon beobachtet wurde.

Im Gegensatz zu den weiblichen Blüten, wo zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit erst zwei Leitbündel ausgebildet sind, das dritte aber erst nach der Befruchtung angelegt wird, können bei der männlichen Blüte schon vor der Reife stets drei Leitbündel beobachtet werden.

Diese verlaufen getrennt durch den Blütenstiel bis ungefähr in die Mitte der drei Perigonblätter und schliessen dort mit kurzen, weitlumigen Tracheiden ab. Sie bestehen aus ein bis zwei Reihen von Schraubentracheiden und einigen langgestreckten Leitparenchymzellen. Da die männliche Blüte kurz nach der Ausstäubung des Pollens abfällt, findet keine weitere Ausgestaltung des Vaskularsystems mehr statt. Vor allem wird kein zentrales, zum Blütenboden verlaufendes Leitbündel ausgebildet.

Das *Androeceum* präsentiert sich im Querschnitt als breiter Ring mit sehr kleiner Öffnung, in welchem sechs Pollensäcke eingebettet sind (Taf. 24, Fig. 4). Je zwei von ihnen liegen vor einem Perigonblatt. Sie sind durch zwei bis drei Zellschichten voneinander getrennt und heben sich auf Querschnitten stets deutlich als gesonderte Bildungen ab. Alle sechs Trennungswände haben den gleichen anatomischen Bau und bestehen aus langgestreckten schmalen Zellen. Die anatomische Untersuchung allein kann also keinen Hinweis auf die Zahl der im Androeceum verschmolzenen Blattorgane geben.

Da innerhalb der Viscoideen in bezug auf den Bau der *Antherenwand* ganz besondere Verhältnisse vorliegen, habe ich dem Bau derselben bei *K. Dacrydii* besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Sie besteht aus vier Zellschichten, aus der Epidermis, von welcher sich die folgende subepidermale Schicht nicht wesentlich unterscheidet, aus einer von Anfang an aus langgestreckten äusserst dünnen Zellen aufgebauten dritten Schicht und dem Tapetum. Die Zellen der dritten Schicht sind sehr hinfällig. Sie sind noch während der Tetradenbildung als schmale degenerierende Zellen nachweisbar (Abb. 15 b), verschwinden dann aber und können in reifen Antheren nicht mehr beobachtet werden.

Der den Pollensack gegen die zentrale Röhre abgrenzende Wandstreifen ist bedeutend dünner als die Aussenwand. Die dritte Zellschicht verschwindet hier zuerst. Auch die Zellen der subepidermalen Schicht werden durch die sich entwickelnden Pollenkörner zusammengedrückt. Nur die Epidermis bleibt intakt, besteht aber ebenfalls aus sehr kleinen Zellen. Wandverdickungen, die auf die Ausbildung eines Endo- oder Exotheciums schliessen liessen, sind nicht vorhanden.

Die Aussenwand des Androeceums durchläuft eine ganz andere Entwicklung. Ihre Epidermiszellen strecken sich, eine grosse Zentralvakuole tritt auf und der Kern verändert seine Gestalt zur Spindelform. Ebenso verhält sich auch die subepidermale Zellage, wobei sie durch gelegentlich auftretende tangentiale Wände oft zwei- bis dreischichtig wird. Dadurch kommt ein im Querschnitt kapuzenförmiger Aufsatz des Ringwulstes zustande, der mehr als die Hälfte der gesamten Antherenhöhe ausmacht. Da gegen den zentralen Kanal zu kein Auswachsen stattfindet, bleibt dieser geöffnet, wird aber oft zur doppelten oder dreifachen Länge ausgezogen. Über die Funktion dieses Gewebes

können wir keine Angaben machen. Schutz der Pollenkammern kommt wohl kaum in Betracht, da die Antheren bis zur Pollenentleerung von den Perigonblättern bedeckt bleiben. Möglicherweise dienen sie zur Wasserspeicherung und haben bei der Anthese mitzuwirken. Auch die Aussenwand der Antheren besitzt weder in der epidermalen noch in der subepidermalen Schicht Verdickungsleisten, so dass also bei *K. Dacrydii* weder ein differenziertes Endothecium noch ein Exothecium vorkommt.

Das die Pollensäcke innen auskleidende Tapetum ist stets gut ausgebildet. Seine Zellen sind zweikernig, die chromatinreichen Kerne bleiben lange erhalten. Kernverschmelzungen kommen nicht vor, vielmehr zeigen Flächenschnitte durch die Pollensackwand stets dieselbe konstante Zweikernigkeit der Tapetenzellen (Abb. 15 c). Das Tapetum bleibt ungefähr bis zum Stadium des einkernigen Pollens erhalten, in reifen Blüten ist es meist nicht mehr zu sehen. Es wird während des Pollenwachstums zusammengedrückt und später aufgelöst. *K. Dacrydii* besitzt also im Gegensatz zu *Arceuthobium Oxycedri* kein Periplasmodium.

b) Die Pollenentwicklung.

Das Volumen der sechs rundlichen Pollensäcke ist sehr klein. Auf Querschnitten sind nie mehr als sechs bis acht Pollenmutterzellen sichtbar. Es wird also von einer männlichen Blüte nur eine geringe Menge Pollen ausgebildet. Trotzdem kommt stets eine beträchtliche Anzahl weiblicher Blüten zur Befruchtung.

Die Reduktionsteilung der Pollen- und Embryosackmutterzellen.

Da die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen gleich verläuft wie diejenige der Pollenmutterzellen, behandle ich beide gemeinsam. Wir nehmen die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen als Grundlage und machen nur dort, wo sich zwischen Mikro- und Makrosporenbildung Differenzen ergeben, darauf aufmerksam. Die Figurenverweise dieses Abschnittes beziehen sich alle auf die Figuren der Tafel 27.

Die *Pollenmutter*zellen unterscheiden sich von den übrigen Zellen des Androeceums durch ihr feinkörniges, dichtes Plasma und den relativ grossen Kern. Ein bis zwei Kernkörperchen sind stets vorhanden, ausserdem fallen in den mit Hämatoxylin-Heidenhain gefärbten Präparaten schwarz gefärbte Striche und Klumpen auf, die aber nicht als Prochromosomen zu deuten sind (Fig. 1). Näheren Aufschluss über den Kernbau geben die Präparate, welche der Nuclealreaktion nach Feulgen unterworfen wurden. Die Nucleoli erscheinen als stark lichtbrechende runde Körper und sind, wie auch das Fadengerüst, nicht gefärbt. Die Verteilung der rot gefärbten Chromatinkügelchen im Kern-

raum kann deshalb gut festgestellt werden. In Ruhekernen von Pollen- und Embryosackmutterzellen ist die Anordnung der Körner nicht vollkommen regelmässig, vielmehr kommen Anhäufungen von Chromatinkörperchen vor, die sich bei schwacher Vergrösserung als dunkle rote Flecken zu erkennen geben und wahrscheinlich den schwarzen Flecken der mit Hämatoxylin gefärbten Kerne entsprechen.

Die Reduktionsteilung beginnt damit, dass der Kern sein Volumen vergrössert, ein blasiges Aussehen bekommt, und dass die dunklen Chromatinklumpen verschwinden. Die Chromatinkörperchen sind jetzt regelmässig im Kernraum verteilt, was besonders an Embryosackmutterzellen schön zu sehen ist (Fig. 17). Darauf ordnet sich das Chromatin zu feinen, den ganzen Kernraum durchziehenden Fäden. In diesem Stadium hat der Kern seinen grössten Durchmesser erreicht und nimmt auch den grössten Teil des Volumens der Makrosporenmutterzelle ein. An einigen Stellen kann bei starker Vergrösserung parallele Lagerung von Fäden, sowie Verschmelzung solcher über kurze Strecken beobachtet werden (Fig. 2). Es besteht aber keine Beziehung zwischen Zahl der Verschmelzungsstellen und Zahl der Chromosomen. Zu Beginn der Kontraktion ist ein Teil des Kernraumes von einem Knäuel äusserst regelmässig gebauter, dünner Fäden durchsetzt, an welchen keine Enden sichtbar sind. Nach der Nuclealreaktion behandelte Synapsisstadien lassen erkennen, dass die Fäden abwechslungsweise aus dunkler und heller gefärbten Punkten zusammengesetzt sind, was an die von vielen Forschern beobachtete Perlstruktur erinnert (Fig. 18). Im Höhepunkt der Synapsis hat sich der Chromatinfaden zu einem unentwirrbaren Knäuel zusammengezogen, so dass nur noch ein kleiner Teil des Kernraumes von ihm erfüllt ist. Von der Oberfläche des Klumpens gehen anfangs noch vereinzelte oder paarige Fadenschlingen aus, die den ganzen Kern bis zur gegenüberliegenden Wand durchziehen können (Fig. 3); auch sie verschwinden später, indem sie ebenfalls in den Knäuel einbezogen werden.

Das Synapsisstadium im engeren Sinne scheint ziemlich lange zu dauern, denn es ist das am häufigsten vorkommende. Das nächste Stadium mit der *Auflockerung* des Fadenknäuels zeigt ein ausserordentlich verschiedengestaltiges Bild. An Stelle des zusammenhängenden Chromatinfadens tritt ein Gewirr von dickeren und dünneren Fäden, die hauptsächlich der Kernwandung nachziehen. Sehr häufig ist wieder eine deutliche Parallellagerung besonders der dünneren Fäden zu beobachten, wobei Verschmelzungen an mehreren Stellen auftreten können. Die Verschmelzung homologer Chromosomen tritt also erst während oder nach der Synapsis auf, wenn wir nicht annehmen wollen, dass die hier beschriebene Erscheinung eine sekundäre Spaltung vorher verschmolzener Chromosomen darstellt. Dagegen spricht dann allerdings der sehr kleine Querschnitt der in die Synapsis eintretenden

Fäden. Auf jeden Fall unterscheidet sich *K. Dacrydii* in dieser Beziehung von *Viscum album*, bei welcher nach Pisek ein dicker Chromatinfaden in das hier nur angedeutete Knäuelstadium eingeht.

Einen einheitlichen, dicken, dem Pachynema entsprechenden Chromatinfaden konnte ich in keinem Falle beobachten. Stets waren die dicken Fäden mit dünnen, meist parallel gelagerten vermischt. Auch die späteren Stadien sind nicht einheitlich (Fig. 4, 16, 19). Neben bereits fertig ausgebildeten Gemini, die durch ihre Kreuzform und dunkle Färbung auffallen, finden wir parallel gelagerte und umeinandergeschlungene Fäden, die noch fast den ganzen Kernraum durchziehen und kaum den Anfang einer Verkürzung erkennen lassen. Die Bildung der Gemini scheint also nicht gleichzeitig zu erfolgen.

Das nur für kurze Zeit ausgebildete *Diakinese*stadium ist wegen der Zusammenballung der Gemini sehr unübersichtlich und für die Zählung der Chromosomen nicht geeignet, ebensowenig die Kernplatten (Fig. 5, 21, 22). Die Gemini weisen stets die Form eines Kreuzes mit relativ kurzen Armen auf. Die genaue Untersuchung einzelner beim Schneiden isolierter Stücke ergab, dass sie aus zwei sich kreuzenden Chromosomen bestehen müssen.

Sowohl bei der Untersuchung der Pollen- als auch der Embryosackmutterzellen fand ich eine ganze Anzahl von Kernplatten. Trotzdem gelang es mir nicht, eine genaue Zählung der Gemini durchzuführen. Das hat seinen Grund in der dichten Häufung derselben auf einen kleinen Raum, eine Eigentümlichkeit, die auch bei anderen Viscoideen, wie beispielsweise *Arceuthobium Oxycedri*, beobachtet wurde. Am günstigsten erwiesen sich für die Zählung die Kernplatten der Embryosackmutterzellen, da deren Kerne ein etwas grösseres Volumen haben als diejenigen der Pollenmutterzellen (Fig. 21, 22). Die Zählung ergab in ihren Platten zwischen 13 und 14 Gemini, eine Zahl, die ungefähr mit derjenigen von *Arc. americana* (Chromosomenzahl = 14) übereinstimmt, nicht aber mit derjenigen der näher verwandten *Phoradendron flavescens* (Chromosomenzahl = 10).

In gewissen Platten schien allerdings die Zahl eine bedeutend grössere, ungefähr doppelt so gross zu sein (Fig. 6). Doch waren in diesen Fällen die Chromosomen nicht mehr kreuzförmig, sondern hatten nur das Aussehen kurzer, dicker Stäbchen und bildeten scheinbar ein nur wenige Lücken freilassendes Netzwerk. Die Erscheinung lässt sich so erklären, dass die Gemini schon vor der endgültigen Trennung in die homologen Chromosomen zerfallen, wodurch die ungefähr doppelte Zahl erklärt wäre.

Die nun folgende Trennung der homologen Chromosomen zeigt wieder einige interessante Details. In der Anaphase finden wir wieder Chromosomen, die Kreuzform besitzen (Fig. 7). Ihre Anzahl liess sich in diesem Stadium am besten festlegen, allerdings wieder nicht mit

vollkommener Genauigkeit, indem die Ergebnisse der Zählungen zwischen 13 und 14 schwanken.

Die in der Anaphase beobachteten kreuzförmigen Chromosomen bestehen ebenfalls wieder aus zwei sich überkreuzenden Chromosomenstäbchen. Nach meiner Ansicht kommen sie dadurch zustande, dass die homologen Chromosomen sich kurz nach der Trennung nochmals längs spalten, worauf die zwei Hälften sich kreuzweise übereinanderlagern. Die Trennung der homologen Chromosomen und ihre, der homöotypischen Teilung vorauseilende Spaltung verläuft nicht ganz gleichzeitig. Besonders die Embryosackmutterzellen zeigen oft sehr unregelmässige Seitenansichten von Anaphasen (Fig. 20). So scheinen sich die zwei längsten Chromosomen später zu trennen und auch später die zweite Längsteilung durchzumachen. Ausserdem fällt in den Anaphasen der Embryosackmutterzellen auf jeder Seite je ein kleines, in einen feinen Chromatinfaden auslaufendes Körperchen auf, das wahrscheinlich einen Trabanten darstellt, dessen Verbindung mit dem Mutterchromosom aber nicht in allen Fällen deutlich zu sehen war.

Die an den Spindelpolen angelangten Chromosomen gehen in den Pollenmutterzellen — über die Verhältnisse der Embryosackmutterzellen haben wir weiter oben bereits berichtet — zur Kernbildung über. Diese stellen grosse, je ungefähr die Hälfte der Zelle erfüllende, halbmondförmige Körper dar, deren Längsachsen sich überkreuzen (Fig. 9). Eine Zellteilung findet nach der ersten Reduktionsteilung nicht statt. Durch die Stellung der Kerne werden aber die Spindelstellungen der zweiten homöotypischen Teilung festgelegt (Fig. 10). Die Chromosomen scheinen in den Kernplatten ebenfalls wieder kreuzförmig zu sein, eine genaue Feststellung ihrer Form, ebenso eine Auszählung der Platten war der starken Verklumpung der Chromosomen wegen nicht möglich. Die Chromosomen der Anaphase sind kurz stäbchenförmig. Sie sammeln sich direkt unter der Zelloberfläche zu sternförmigen Gebilden (Fig. 11). Da ihre der Zellmitte zugekehrten Enden für kurze Zeit in einer Ebene liegen, versuchte ich sie auszuzählen (Fig. 8). Ihre Zahl betrug 13, womit unsere oben angegebene Chromosomenzahl von 13 bis 14 sich bestätigt.

Entwicklung und Bau des männlichen Gametophyten.

In der Telophase der homöotypischen Teilung entstehen vier dicht unter der Plasmaoberfläche liegende Kerne (Fig. 12). Die Tetradenteilung findet nach dem Dikotylentypus statt, indem gleichzeitig vier Wände angelegt werden. Darauf runden sich die vier, je einen Kern enthaltenden Plasmaportionen ab und die einkernigen Zellen werden durch Auflösung der sehr dünnen Membran der Pollenmutterzellen frei (Fig. 13). Die Zellwand des jungen Pollenkorns ist noch sehr dünn, das Volumen desselben klein. Im Verlaufe des weiteren Wachstums werden

Intine und Exine ausgebildet. Die Exine scheint im Anfang nicht einheitlich zu sein (Fig. 14). Sie besteht aus drei bis vier Plättchen, deren Seitenränder nicht zusammenstossen, so dass an jenen Stellen die Intine zum Vorschein kommt. Später wachsen die Exineplatten bis auf die Eckpunkte zusammen, die Poren werden rundlich. Die Aussenwand der Exine ist vollkommen glatt. Weder Zapfen, noch sonstige Membranskulpturen kommen vor. Durch starkes Wachstum erreicht das Pollenkorn das Vielfache seines ursprünglichen Volumens. In seinem blasigen Kern machen sich nach einiger Zeit Vorbereitungen zur Teilung bemerkbar. Die Teilung selber ist wieder unübersichtlich, da die Chromosomen in dem relativ engen Raum stark zusammengeballt sind; auch von einer Spindelbildung ist nichts zu sehen. Die aus dieser Teilung hervorgehenden Kerne verhalten sich nach Lage und Form verschieden. Ein kompakter scheibenförmiger Kern liegt exzentrisch am Rande des Protoplasten, während der andere das Zentrum einnimmt und schwächer gefärbt ist. Wir betrachten den ersteren als den *generativen* Kern. Er wird später ins Innere des Pollenkornes verlagert, wird kugelrund und zeichnet sich weiterhin durch seine grosse Färbbarkeit aus. Der *vegetative* Kern verändert seine Gestalt beträchtlich und umfasst später den generativen Kern sichelförmig (Fig. 15). Der Pollen ist mittlerweile noch erheblich ausgewachsen, wobei sich besonders die Exine verstärkt hat.

c) Das Ausstäuben.

Eine besondere Beachtung verdient der Vorgang der Pollenentleerung. Während der Entwicklung des Pollens haben sich an der nach dem zentralen Kanal zu gerichteten Antherenwand einige Veränderungen vollzogen. Tapetum und die dritte Wandschicht sind aufgelöst und von den beiden andern Schichten nur noch die Membranen erhalten. Das gleiche gilt für die Trennungswände der Pollensäcke. Sie öffnen sich durch Aufreissen ihrer dünnen Wand gegen das Innere des Zentralkanals (Taf. 25, Fig. 2—4) hin. Längsschnitte durch stäubende Blüten zeigen oft vollkommen mit Pollen ausgefüllte Kanäle, so dass es den Anschein hat, als ob der Pollen aktiv aus den Kammern herausgepresst würde (Taf. 25, Fig. 3). Ob das tatsächlich der Fall ist, kann durch Untersuchung toten Materials allein nicht erwiesen werden. Folgende anatomische Befunde sprechen aber dafür :

Während an eben zur Anthese gekommenen Blüten, die noch mit Blütenstaub ausgefüllten Pollensäcke Kugelform haben, ist sie in älteren Blüten stark verändert. Die Ursache dafür liegt in dem starken Auswachsen der die Pollensäcke nach dem Blütenboden und die Perigonbasis zu umgebenden Gewebeschichten. Deren Zellen verlängern sich unter starker Vergrösserung der Vakuole und dringen in den Raum der Pollensäcke ein (Taf. 25, Fig. 3). Gleichzeitig sinken die oberen epidermalen und subepidermalen Zellen der Antherenwand, wahrscheinlich

infolge Wasserverlust, ein, entweder durch Abgabe des Wassers nach aussen oder an die Zellen der Pollensackwand. Durch das starke Auswachsen der erwähnten Zellen wird das Volumen der Pollensäcke stark verkleinert, so dass es naheliegt, sie für das aktive Auspressen des Pollens verantwortlich zu machen.

2. Besprechung der Ergebnisse.

Die Ausbildung des ringförmigen Androeceums von *K. Dacrydii* scheint innerhalb der Viscoideen vereinzelt dazustehen. Nach meiner Ansicht handelt es sich um ein Synandrium, das heisst, um das Verwachsungsprodukt aller Antheren der männlichen Blüte. Beweise hierfür zu erbringen ist nicht schwer. Wir stützen uns auf die Zahl und Lage der Pollensäcke. Die sechs Pollensäcke sind so angeordnet, dass je zwei Pollensäcke vor einem Perigonblatt liegen. Ziehen wir die mit *K. Dacrydii* verwandten Gattungen zum Vergleich heran, so sehen wir, dass alle, mit Ausnahme der Gattung *Dendrophthora,* drei Antheren mit je 2 Pollensäcken ausbilden. Es ist deshalb naheliegend, das mit sechs Pollensäcken versehene Androeceum von *K. Dacrydii* als Verschmelzungsprodukt dreier je zwei Pollensäcke enthaltender Antheren aufzufassen.

Die Antherenwand ist leicht reduziert, besonders in bezug auf die subepidermale Schicht. Worauf das Fehlen eines Endo- oder Exotheciums zurückzuführen ist, lässt sich schwer feststellen, da sehr wenig Vergleichsmaterial zur Verfügung steht.

Die Pollenentwicklung stimmt mit den an *Viscum album* gewonnenen Untersuchungsergebnissen Steindls (1935) gut überein. Die Gemini von *K. Dacrydii* haben die gleiche Form wie diejenigen von *V. album,* dagegen dürfte die Trennung der homologen Chromosomen anders verlaufen. Sie zerfallen kurz vor ihrer Trennung in die homologen Chromosomen, ohne eine Formänderung durchzumachen, während eine solche von Steindl für *V. album* angegeben wird.

Die Chromosomenzahl kann zu 13—14 angegeben werden. Sie entspricht am besten den Angaben für *Arceuthobium americana* mit 14 Chromosomen, während indessen näher verwandten Arten, wie *Phoradendron flavescens,* kleinere Chromosomenzahlen zukommen.

C. Die systematische Stellung und phylogenetische Entwicklung von Korthalsella Dacrydii.

Die Vergleichung der an *K. Dacrydii* gewonnenen embryologisch-zytologischen Resultate mit andern Viscoideen hat ergeben, dass bei einer grossen Gruppe von Arten dieser Unterfamilie der Loranthaceen viele übereinstimmende Merkmale auftreten. Insbesondere gilt das Gesagte für die Form und Lage des Embryosackes. Wir sind zu dem Schluss gekommen, *dass der U-förmige Embryosack nicht nur als eine einmalig auftretende Abnormität aufgefasst werden kann, sondern eine bestimmte Entwicklungsform des Gametophyten repräsentiert,* die bei den Gattungen *Ginalloa, Korthalsella, Phoradendron* und *Dendrophthora* auftritt.

Von besonderer Bedeutung ist weiter die Tatsache, dass mit der Eigenschaft, anatrope, U-förmige Embryosäcke auszubilden, eine ganze Reihe anderer Eigenschaften gekoppelt auftreten, deren wichtigste den Bau der Antheren betreffen. Diese enthalten mit Ausnahme der Gattung *Dendrophthora* stets zwei Pollensäcke, eine Eigenschaft, die besonders auffallen muss und sich trotz der Verschmelzung der Antheren auch bei *Korthalsella Dacrydii* erhält.

Die beiden anderen zytologisch untersuchten Gattungen, *Arceuthobium* und *Viscum,* unterscheiden sich von den vier oben besprochenen nicht nur in der Embryosackentwicklung und der Lage des Embryosackes, sondern auch in vielen blütenmorphologischen Merkmalen. Es sei nur an die 3—4 auf den Perigonblättern sitzenden Antheren erinnert, deren Bau von demjenigen der oben genannten Gattungen sehr stark abweicht, da entweder eine grosse Anzahl von Pollensäcken ausgebildet wird, wie bei *Viscum,* oder nur ein *ringförmiger* Pollensack vorkommt.

Auf Grund seiner zytologischen und blütenmorphologischen Untersuchungen hat van Tieghem (1896 a) eine Gruppierung der Viscoideengattungen vorgeschlagen, welche in der Folge von Engler (1897) mit einigen Änderungen übernommen wurde. Engler teilte die *Viscoideen* in die *Eremolepideae, Phoradendreae, Arceuthobieae* und *Visceae* ein. Die Gruppierung der letzten drei Triben, die uns wegen der Verwendung zytologischer Merkmale hauptsächlich interessiert, erfolgte auf Grund der Lage der Plazenta und der Form des Embryosackes. Die *Phoradendreae* umfassen die vier durch U-förmige Embryosäcke und zentrale Plazenten ausgezeichneten Gattungen *Korthalsella, Phoradendron, Dendrophthora* und *Ginalloa,* von welchen sich die *Arceuthobieae* mit der einzigen Gattung *Arceuthobium* durch die in der zentralen Plazenta verbleibenden Embryosäcke unterscheiden. Die *Visceae* mit den beiden Gattungen *Viscum* und *Notothixos* besitzen basale Plazenten.

Von beiden Forschern ist nun ein sehr wichtiges Merkmal, die Polarität des Embryosackes, unberücksichtigt geblieben. Die Miteinbeziehung dieses Merkmals würde allerdings die Gruppierung der Gattungen innerhalb der Triben nicht berühren, dagegen ergibt sich daraus eine viel engere Verwandtschaft zwischen den *Arceuthobieae* und *Visceae*, als zwischen einem der beiden genannten Triben und den *Phoradendreae*, so dass eine Zusammenfassung der *Arceuthobieae* und *Visceae* in eine den *Phoradendreae* gegenüberzustellende systematische Einheit einige Berechtigung hätte.

Die phylogenetische Entwicklung der drei Gruppen dürfte kaum gleich verlaufen sein. Wir beschränken uns im folgenden auf die *Phoradendreae*.

Schon van Tieghem hat festgestellt, dass die *Phoradendreae* mit den *Santalaceen* in vielen Punkten übereinstimmen und mit diesen näher als alle anderen Viscoideengattungen verwandt sein müssen. Eines der auffallendsten gemeinsamen Merkmale ist wieder der weibliche Gametophyt, der in bezug auf die Polarität und Form den Embryosäcken der *Phoradendreae* sehr ähnlich, also ebenfalls U-förmig und anatrop ist. Die grösste Übereinstimmung finden wir bei der typischen Art der Familie *Santalum album*, während die übrigen Arten mehr oder weniger weit von dem Typus des U-förmigen Embryosacks abweichen. Allerdings ergeben sich auch bei *S. album* Abweichungen. Diese bestehen darin, dass auch das antipodiale Ende des Embryosacks auswächst und in die Plazenta hinein vordringt, so dass der eine Schenkel des U nochmals umgebogen ist. Während nun für *K. Dacrydii* die Polarität des Embryosacks scheinbar unmotiviert und nicht zur Morphologie der Blüte in Beziehung zu bringen ist, lässt sich die Lage des Embryosacks von *S. album* sehr leicht aus dem Bau der Plazenta heraus erklären.

Die Plazenta von *S. album* gleicht insofern der zentralen Papille der *Phoradendreae*, als sie ebenfalls zentral gelegen ist, also am Grunde der Ovarialhöhle entspringt. Im Gegensatz zu *K. Dacrydii* bildet sie aber an der Spitze drei nackte, anatrope Samenanlagen aus, wodurch sich natürlich die besondere Polarität des Embryosackes leicht erklärt. Die Lage des Embryosackes entspricht eben der Lage der Ovuli. Die Anwendung dieser Erkenntnis auch auf die *Phoradendreae*, gestaltet sich nun sehr gewinnbringend.

Die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den *Phoradendreae* und den *Santalaceen* lassen die Annahme zu, dass beide systematischen Einheiten der gleichen Entwicklungsrichtung angehören, also wahrscheinlich aus ähnlichen Urformen hervorgegangen sein müssen, Urformen, die weniger reduziert waren, noch Samenanlagen, und zwar anatrope Samenanlagen besassen. Zwei Gründe sprechen für diese Annahme.

Erstens können wir innerhalb der *Phoradendreae* eine Form anführen, die als Zwischenform gelten kann. Es handelt sich um die amerikanische Gattung *Dendrophthora* mit den von York untersuchten Arten *D. opuntioides* und *gracilis*. Diese bilden Plazenten mit seitlichen Ausbuchtungen aus, deren Spitzen seitlich abwärts gerichtet sind und in welchen das einzellige Archespor entsteht. Diese seitlichen Höcker sind als reduzierte anatrope Samenanlagen aufzufassen, an welchen übrigens nach York sogar noch Anlagen zur Integumentbildung beobachtet werden kann.

Einen weiteren Beweis erblicken wir in der Polarität der Embryosäcke selbst, die nach unserer Ansicht auf ursprünglich vorhandene anatrope Samenanlagen hinweisen. Nur so kann wenigstens die an sich unmotivierte Lage des Embryosackes der *Phoradendreae* erklärt werden.

Die Ableitung dieses Tribus aus Formen, die noch mit anatropen Samenanlagen versehen waren, hat nun allerdings ein eigenartiges Verhalten des Gametophyten während der phylogenetischen Entwicklung zur Voraussetzung. Während der Sporophyt nach unseren Vorstellungen im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung erheblich reduziert wird, wobei besonders die Samenanlagen zum Teil eine vollständige Rückbildung erfahren, wird der Embryosack von der Reduktion nicht erfasst. Er wird auch jetzt noch so ausgebildet, *als ob* er einer anatropen Samenanlage angehören würde, während in Wirklichkeit alle übrigen Merkmale der anatropen Samenanlagen verschwunden sind. Der Gametophyt wird also von der Reduktion im Gynaeceum nicht betroffen und stellt sozusagen eine Reminiszenz an frühere Zustände dar.

Wir kommen damit zu der allerdings etwas eigenartig anmutenden Behauptung, dass der am stärksten reduzierte Teil der Blütenpflanze, der Gametophyt, im Gegensatz zum Sporophyten von den parallel mit dem Parasitismus einhergehenden Reduktionen verschont bleibt und starr an seiner ursprünglichen Form festhält. In diesem Zusammenhang sei aber darauf hingewiesen, dass auch in einer andern, infolge Saprophytismus reduzierte Formen aufweisenden Familie, den Gentianaceen, ganz ähnliche Beobachtungen gemacht und in gleicher Weise interpretiert wurden (vgl. Oehler, 1927). Es handelte sich dabei ebenfalls um anatrope Embryosäcke, die trotz Reduktion der anatropen Ovuli bis auf den Funiculus ihre Polarität beibehielten, von der Reduktion also nicht erfasst wurden. Die Beobachtungen über das konservative Verhalten der Embryosäcke gegenüber Reduktionen beschränken sich allerdings auf wenige, eng umgrenzte Verwandtschaftsgruppen, trotzdem sprechen sie aber dafür, dass ganz allgemein die Gametophyten weder durch Reduktionen, noch durch weitergehende Differenzierungsvorgänge im Sporophyten wesentliche Veränderungen erfahren.

D. Zusammenfassung.

1. Die auf *Podocarpus imbricatus* parasitierende Viscoidee *Korthalsella Dacrydii* besitzt einen gegliederten Stengel und kreuzweis gegenständige Blätter. Die Epidermisaussenwand des Stengels ist relativ schwach verdickt, ein Cuticularepithel wird nicht ausgebildet. Das Leitbündelsystem des Stengels besteht aus zwei zentralen Leitbündeln und einem peripheren Rindenbündelsystem.

Vegetative Vermehrung durch Haustorien konnte nicht nachgewiesen werden.

2. *K. Dacrydii* ist monözisch. Die Blüten entspringen in Gruppen in den Blattachseln, und zwar entsteht zuerst eine männliche Blüte, darauf werden in der Regel nur noch weibliche ausgebildet. Einige wenige Ausnahmen von dieser Blütenanordnung kamen zur Beobachtung.

3. Sowohl die *männlichen* als auch die *weiblichen* Blüten bilden je drei Perigonblätter aus. Darauf folgt bei den männlichen Blüten ein nicht in Blattorgane gegliederter Ringwulst, aus dem später das Synandrium hervorgeht, bei den weiblichen der Karpellringwulst und innerhalb desselben die zentrale Papille. Karpelle und Antheren entsprechen einander in bezug auf Ursprungsort und Entwicklung.

4. Die zentrale Papille erfährt äusserlich keine weiteren Differenzierungen, dagegen entwickelt sich im Innern das Archespor, das aus zwei voneinander getrennten Zellen besteht. Es werden zwei Schwesterzellen ausgebildet, eine grössere obere und eine kleinere untere. Die obere ist die Embryosackzelle. Das Auswachsen des vierkernigen Embryosacks findet so statt, dass das untere Ende desselben aus der Papille heraus in das Karpellgewebe wächst, sich nach oben umbiegt und bis zur Spitze der Papille vordringt. Es resultiert ein in sich anatroper, U-förmiger Embryosack, dessen Eiapparat ausserhalb der Papille liegt, während das antipodiale Ende in der Papille verbleibt. Die beiden Synergiden unterscheiden sich durch ihr feinkörniges, vakuolenfreies Plasma von der reich vakuolisierten Eizelle. Die beiden Polkerne sind zum Teil miteinander verschmolzen. Es findet eine doppelte Befruchtung statt.

5. Die Narbe der Blüte ist leicht zweilappig und besteht aus grossen Zellen, deren Aussenwände wahrscheinlich verschleimt sind. Das Leitungssystem der weiblichen Blüte ist sehr einfach, da nur zwei Leitbündel ausgebildet werden, welche die zwei dorsalen Perigonblätter versorgen. Die Fruchtknotenwand besteht aus drei Schichten, der Epidermis, einer chlorophyllhaltigen Schicht und einer Schicht langgestreckter Zellen, die dem Karpellring angehört.

6. Die zentrale Papille ist einer reduzierten Plazenta gleichzusetzen, deren Samenanlagen vollkommen verschwunden sind. Die Em-

bryosackentwicklung wird deshalb in die Plazenta hinein verlegt. Alle bis jetzt bekanntgewordenen Angaben über die Embryosackentwicklung der Viscoideen werden zusammengestellt, wobei besonders auf die wenig bekannt gewordenen Untersuchungen van Tieghems aufmerksam gemacht wird. Die Viscoideen bilden zwei wesentlich voneinander verschiedene Typen von Embryosäcken aus, den U-förmigen in sich anatropen einerseits und den mehr oder weniger geraden, in sich orthotropen anderseits.

7. Die *Endosperm*bildung von *K. Dacrydii* ist zellulär und beginnt mit einer Querteilung. Sie greift nicht in den antipodialen Arm über, das Endosperm entsteht also ausschliesslich ausserhalb der Papille. Der Embryo entwickelt sich meist später, eine Suspensorzelle wird nicht ausgebildet. Er wird vom Endosperm vollkommen eingeschlossen, durchstösst dieses aber später infolge Längsstreckung. Der ausgewachsene Embryo zeigt keinerlei Differenzierungen.

8. Die wichtigsten Veränderungen der Fruchtknotenwand im Verlaufe der Fruchtbildung bestehen in der Entwicklung der Schleimschicht. Sie beginnt in zwei einander gegenüberliegenden Entwicklungszentren und besteht darin, dass die Zellen einer Zellschicht des Karpellringwulstes zu langen Fäden auswachsen. Das Leitungssystem erfährt dadurch eine Erweiterung, dass ein drittes Leitbündel ausgebildet wird. Ausserdem verzweigt sich eines der drei Leitbündel und schickt einen Nebenast zur Basis des Endosperms.

9. Das *Androeceum* besteht aus einem Antherenringwulst, der sechs Pollensäcke ausbildet, wovon je zwei vor einem Perigonblatt stehen. Aus dem Vergleich mit Vertretern anderer Viscoideengattungen ergibt sich, dass das Androeceum aus drei untereinander verwachsenen Antheren besteht, deren jede zwei Pollensäcke enthält. Die obersten zwei Zellagen der vierschichtigen Antherenwand wachsen zu einem kapuzenförmigen Aufsatz des Synandriums aus. Weder ein Exothecium, noch ein Endothecium wird ausgebildet. Das Vaskularsystem besteht von Anfang an aus drei Leitbahnen und entspricht ungefähr demjenigen der Frucht.

10. Die Reduktionsteilung verläuft in den Pollen- und Embryosackmutterzellen mit kleinen Abweichungen gleich. In die Synapsis tritt ein dünner Chromatinfaden ein. Es wird vermutet, dass die Parallellagerung der Fäden während oder nach derselben stattfindet. Die Geminibildung geht nicht gleichzeitig vor sich, so dass die Diakinesestadien sehr wechselvolle Bilder ergeben. Die Zahl der Chromosomen beträgt 13 bis 14. In der Anaphase der Reduktionsteilung machen die Chromosomen eine Längsspaltung durch, die Spalthälften überkreuzen sich, und es entstehen Formen, die wieder ungefähr denjenigen der Gemini entsprechen. Die Tetradenbildung geht nach dem Dicotylentypus vor sich. Die reifen Pollenkörner sind zweikernig.

11. Das Öffnen der Pollenkammer geschieht durch Aufreissen der gegen den zentralen Kanal abgrenzenden Antherenwand. Der Pollen wird wahrscheinlich aus den Pollensäcken ausgepresst.

12. Die auf Grund embryologisch-zytologischer und blütenmorphologischer Merkmale durchgeführte Einteilung der embryologisch untersuchten Viscoideen in die *Phoradendreae, Arceuthobieae* und *Visceae* erfährt durch Einbeziehung eines weiteren Merkmals dahingehend eine Veränderung, dass die letzteren beiden Triben untereinander grössere Übereinstimmung zeigen als mit den *Phoradendreae* und folglich diesen gegenübergestellt werden sollten. Die jetzt im Gynaeceum vorhandenen Strukturen sind denkbar als Resultate von Reduktionsvorgängen, durch welche nur der Sporophyt, nicht aber der Gametophyt rückgebildet wurde.

Literaturverzeichnis.

Billings, F. H., 1932: Microsporogenesis in Phoradendron. Annals of Bot. Bd. 46, S. 979—992.

— 1933: Development of the Embryo-sac in Phoradendron. Ann. of Bot. Band 47, S. 261—278.

Danser, B. H., 1931 *a)*: On the taxonomy and nomenclature of the Loranthaceae of Asia and Australia. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sér. III, Vol. 10. L. 3, S. 291—373.

— 1931 *b)*: The Loranthaceae of the Netherlands Indies. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sér. III, Vol. 10, L. 3, S. 233—519.

— 1934: Miscellaneous notes on Loranthaceae. Extr. du Recueil des Travaux bot. néerl. Vol. XXXIX, S. 751—760.

Dowding, S., 1931: Floral morphology of A. americana. The Bot. Gazette, Vol. 91, S. 42—54.

Ernst, A., 1913: Embryobildung bei Balanophora. Flora Bd. 6, S. 129—159.

— 1914: Referat über York, H. H. The origine etc. Zeitschrift f. Bot., S. 424.

Engler, A., 1897: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachträge zum II.—IV. Teil, S. 124—140.

Goebel, K., 1932: Organographie der Pflanzen. III. Teil. Spezielle Organographie der Samenpflanzen; 579 S., 431 Abb. i. T.

— 1931: Blütenentwicklung und Sprossgestaltung; 242 S. u. 219 Abb.

Guignard, L., 1885: Observations sur les Santalacées. Ann. d. Sc. Nat. Bot. Sér. VII, Vol. 2, S. 180—202.

Griffith, W., 1838: Notes on the development of ovula of Loranth. and Viscum etc. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 18, S. 71—91.

— 1845: On the ovulum of Sant., Osyris, Loranth. and Viscum. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 19, S. 171—214.

Heil, H., 1923: Die Bedeutung des Haustoriums von Arceuthobium. Centralbl. f. Bakt. Abt. II, Bd. 59, S. 26—55.

Heinricher, H., 1915 *a)*: Die Keimungs- und Entwicklungsgeschichte der Wacholdermistel usw. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 124, S. 319—352.

— 1915 *b)*: Ueber Bau und Biologie der Blüten von Arc. Oxycedri. ibid., S. 181—230.

Heinricher, H., 1921: Das Absorptionssystem von Arc. Oxycedri. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 39, S. (20—25).

— 1923: Das Absorptionssystem der Wacholdermistel usw. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 132, S. 143—194.

— 1926: Über künstliche vegetative Vermehrung der Wacholdermistel. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 44, S. 405—408.

Hofmeister, W., 1859: Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. VI, S. 553—760.

Johnson, J., 1888: Arceuthobium Oxycedri. Ann. of Bot. Vol. II, S. 137 ff.

Jost, L., 1888: Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. Bot. Zeitg. Bd. 46, S. 356—368, 372—387.

Mekel, J. C., 1935: Der Blütenstand und die Blüte von Korthalsella Dacrydii. Blumea, Vol. I, Nr. 2, S. 312—319. (Diese Arbeit ist mir erst Anfang Juli 1935 zugekommen und konnte daher nicht mehr besprochen werden.)

Oehler, E., 1927: Entwicklungsgesch. und cytologische Untersuchungen an einigen saprophyt. Gentianaceen. Diss. Zürich.

Pisek, A., 1923: Chromosomenverh., Red.teilg. und Rev. der Keimentwicklung der Mistel. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62, S. 1—19.

— 1924: Antherenentwicklung und meiotische Teilung b. d. Wacholdermistel. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Abt. I, Bd. 133, S. 1—15.

Rutishauser, A., 1934: Bau und Entw. der Reprod.org. von Arceuth. Verhandl. d. Schweiz. Nat.forsch. Ges. 1934, S. 347.

Schnarf, K., 1927: Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. T., 689 S., 627 Textfig. u. 69 Abb.

— 1931: Vergleichende Embryologie der Angiospermen. 354 S., 508 Textfig.

Schürhoff, P. N., 1926: Die Zytologie der Blütenpflanzen. 792 S., 282 Textabb.

Steindl, F., 1935: Pollen- und Embryosackentwicklung bei Viscum album L. und Viscum articulatum Burm. Berichte der Schweiz. Bot. Ges. Bd. 44, S. 343—388; 12 Abb., 7 Taf.

Van Tieghem, Ph., 1895 *a)*: Observ. sur la structure et la déhiscence des anthères des Loranthacées, etc. Bull. de la Soc. Bot. de France. Bd. 42, S. 363—368.

— 1895 *b)*: Sur les genres Basicarpus, etc. ibid. S. 562—574.

— 1895 *c)*: Sur le genre Arceuthobium, etc. ibid. S. 625—631.

— *d)*: Sur la structure et les affinités des Tupeia, Ginalloa, Phoradendron et Dendrophthora, etc. ibid. S. 643—652.

— 1896 *a)*: Sur le groupement des espèces en genres dans les Ginalloées, etc. ibid. S. 161—194.

— 1896 *b)*: Korthalsella, genre nouveau de Loranth. Bull. de la Soc. Bot. de France, Bd. 43, S. 83—87.

Tischler, G., 1921: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin, 899 S., 406 Textfig.

Treub, M., 1883: Observations sur les Loranthacées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Vol. 3, S. 1—12.

— 1885: Observations sur les Loranthacées, ibid. Vol. 2, S. 54—76.

Tubeuf, v. K., 1919: Ueberblick über die Arten der Gattung Arceuthobium usw. Nat.-wiss. Zeitschr. f. Forst- und Landw., Bd. 17, S. 167—273.

Warming, E., 1878: De l'ovule. Ann. Sc. Nat. Bot. sér. VI, Vol. 3, S. 177.

York, H. H., 1913: The origin and development of the embryosac and embryo of Dendrophthora, etc. The Bot. Gazette Vol. 56, S. 89—110, 200—215.

Erklärung der Abbildungen.

Die Angaben über die Vergrösserungen beziehen sich auf die Originalaufnahmen und Zeichnungen. Die Tafeln 24, 25, 27 wurden auf $^4/_5$, Tafel 26 auf $^2/_3$ Seitenlänge reduziert.

Tafel 24.

Fig. 1: Medianer Längsschnitt durch die Sproßspitze: *a)* Anlage einer männlichen Blüte, *b)* junge männliche Blütenknospe, *c)* Anlage einer weiblichen Blüte. (Vergr. 1 : 80.)

Fig. 2: Medianer Längsschnitt durch eine junge männliche Blütenknospe. (Vergr. 1 : 150.)

Fig. 3: Medianer Längsschnitt durch eine männliche Blüte. p = Pollensack. (Vergr. 1 : 100.)

Fig. 4: Querschnitt durch eine männliche Blütenknospe. Pollenmutterzellen in Prophase. (Vergr. 1 : 100.)

Tafel 25.

Fig. 1: Reife männliche Blüte im Längsschnitt. Darunter weibliche Blütenknospe mit Embryosackmutterzelle. (Vergr. 1 : 105.)

Fig. 2: Stäubende männliche Blüte. (Vergr. 1 : 100.) Längsschnitt.

Fig. 3: » » » (» 1 : 150.) »

Fig. 4: » » » (» 1 : 150.) Querschnitt.

Tafel 26.

Fig. 1: Medianer Längsschnitt durch eine junge Frucht. (Vergr. 1 : 160.)

Fig. 2: Längsschnitt durch Schleimschicht, Endosperm und Embryo. (Vergr. 1 : 310.)

Fig. 3: Längsschnitt durch eine reife Frucht. (Vergr. 1 : 70.)

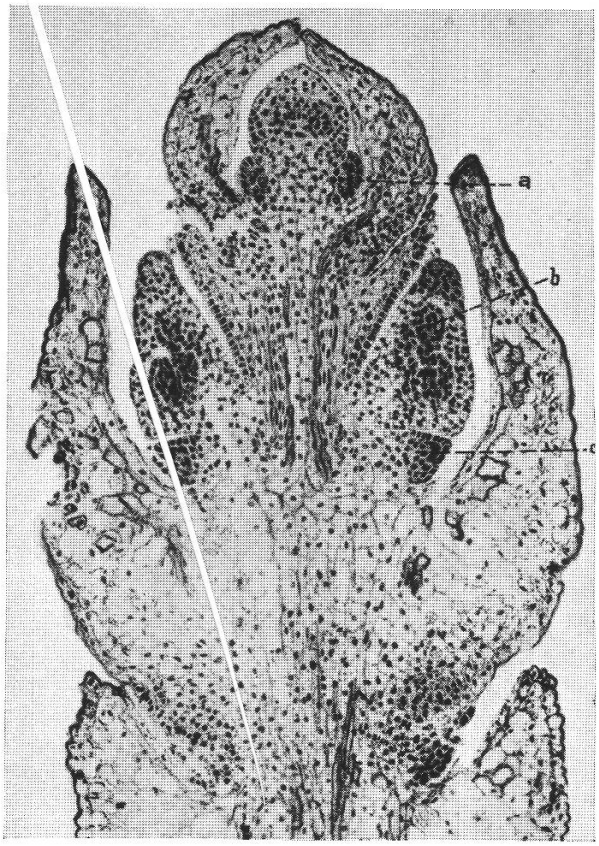
Fig. 4: Querschnitt durch eine reife Frucht. (Vergr. 1 : 140.)

Tafel 27.

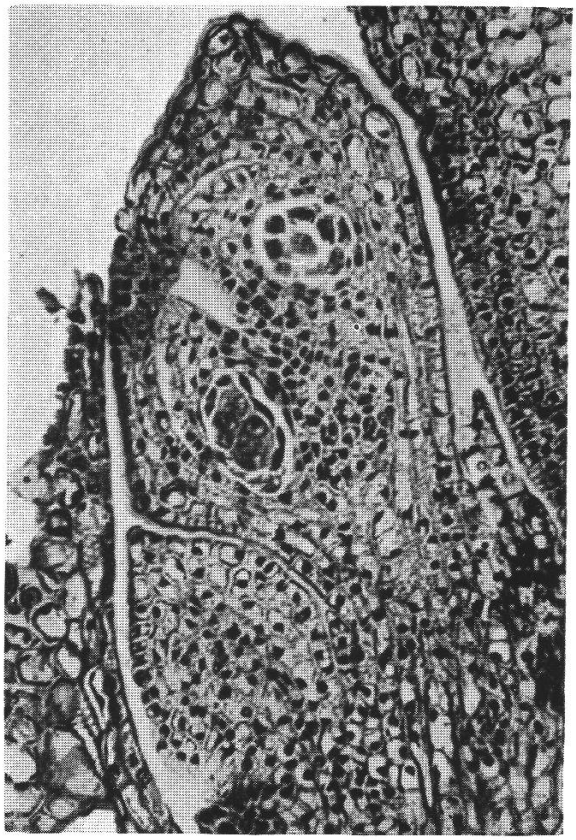
Fig. 1—15: Entwicklung des Pollens.

Fig. 16—22: Synapsis und Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen. Erklärung im Text. (Vergr. 1 : 1540.)

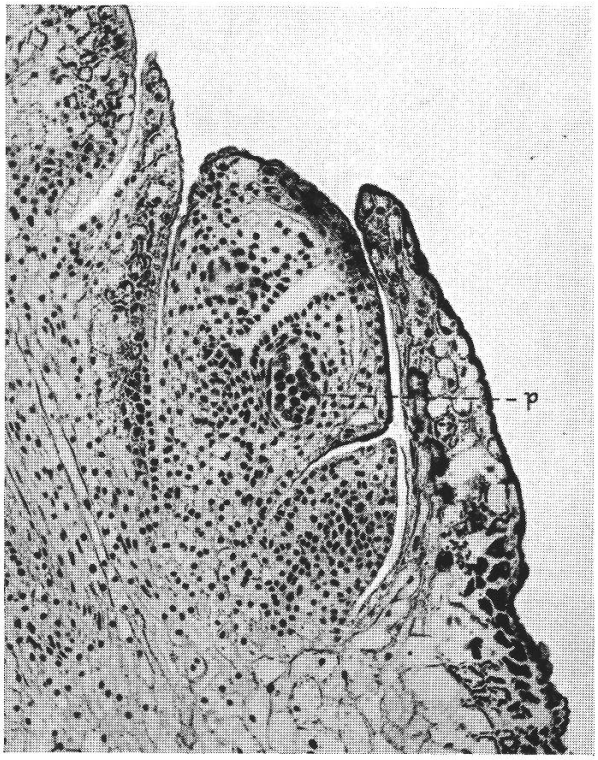
Tafel 24



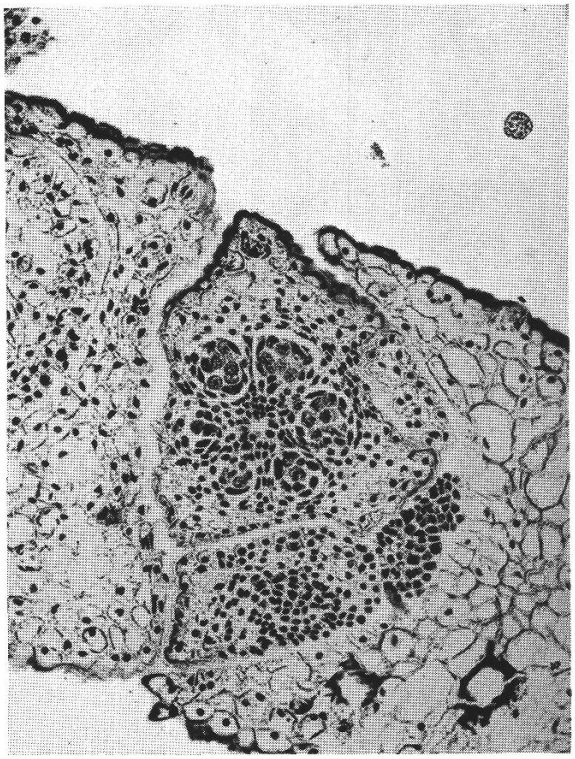
1



2

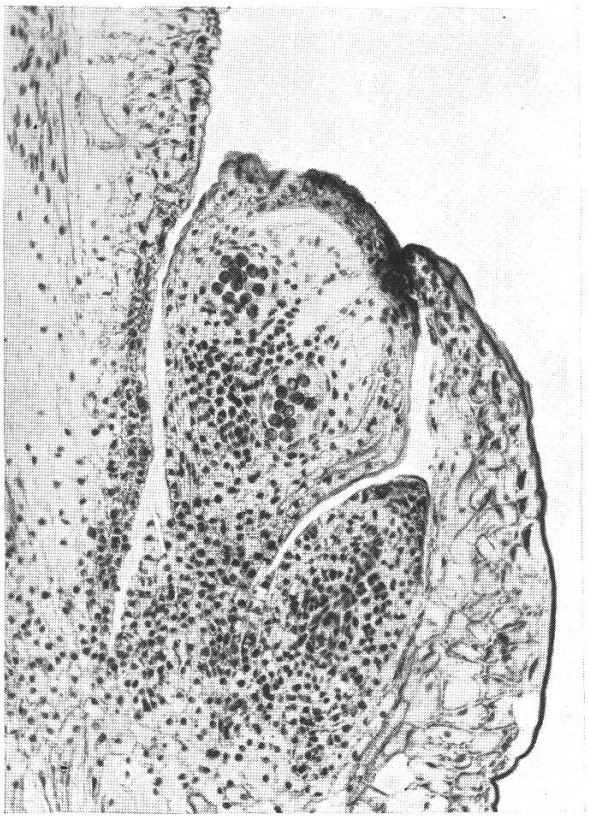


3

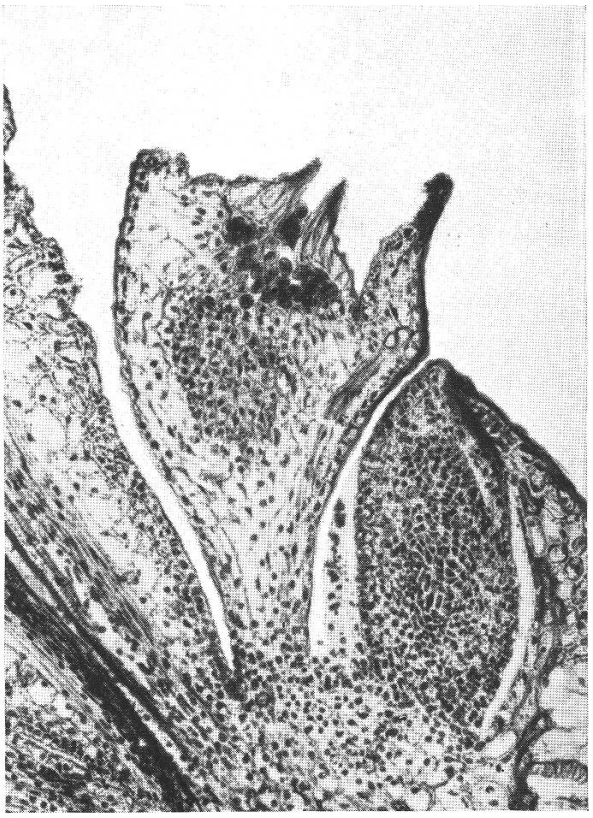


4

Tafel 25

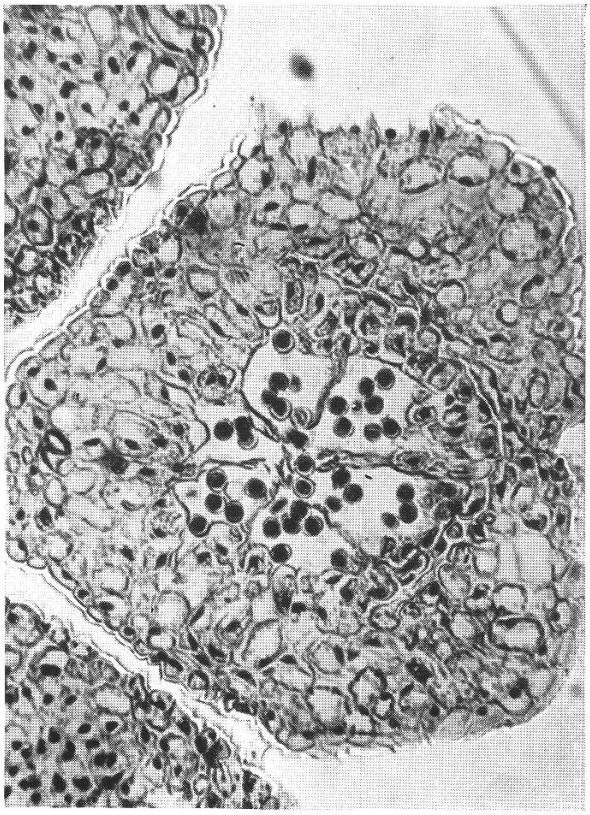


1



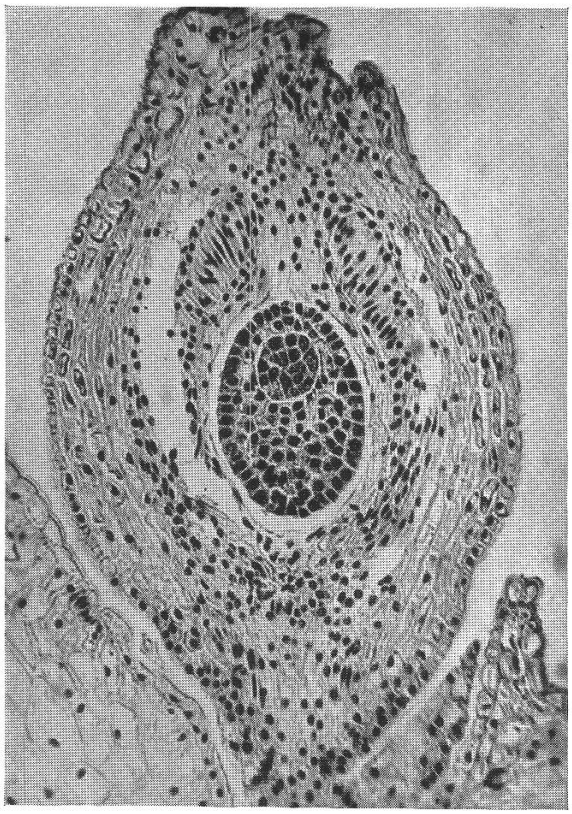
2

3

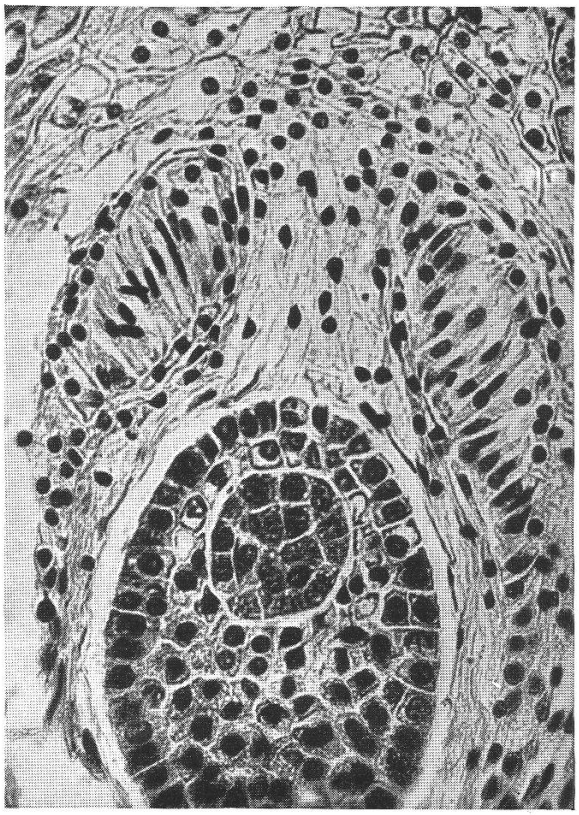


4

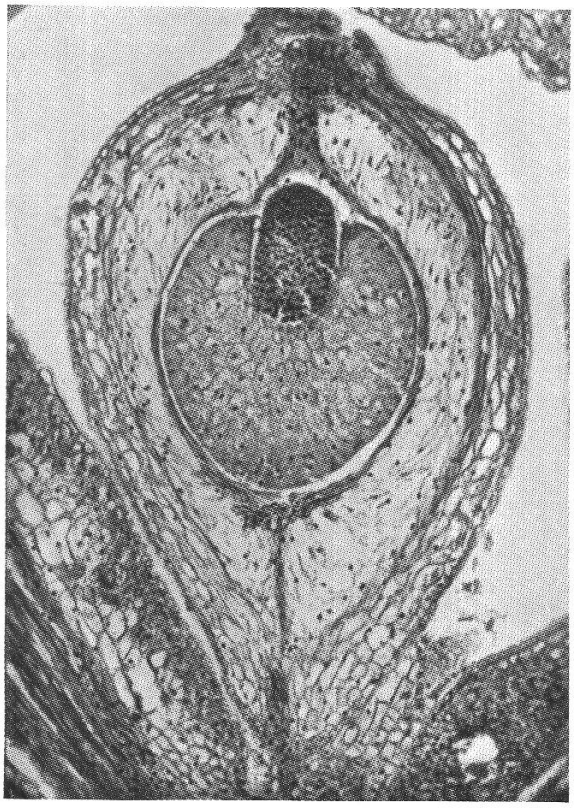
Tafel 26



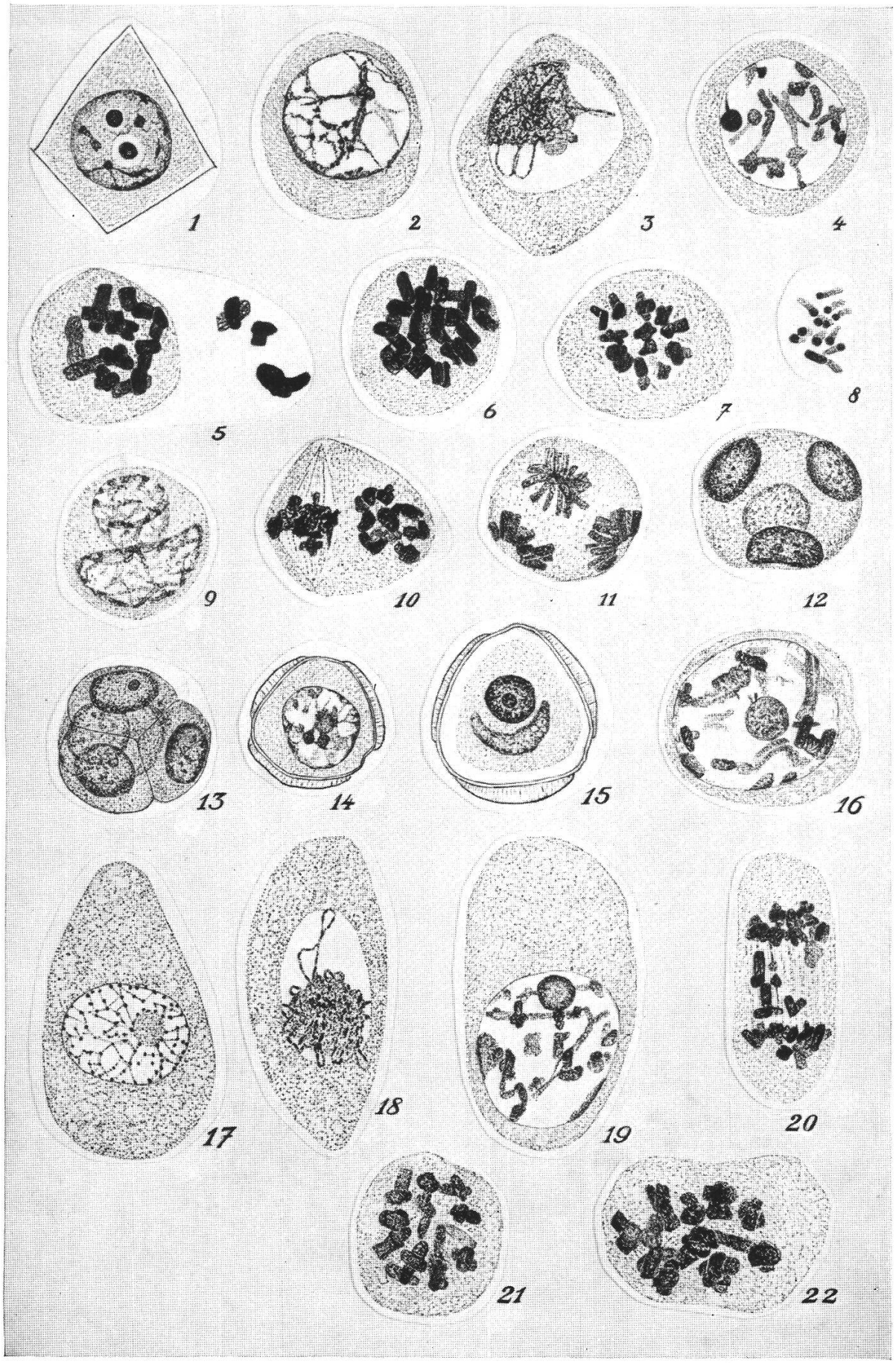
1



2



3

4

Tafel 27