Zeitschrift:	Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber:	Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band:	45 (1936)
Artikel:	Cytologisch-embryologische Untersuchungen an Scurrula atropurpurea Dans. und Dendrophthoe pentandra Miq.
Autor:	Rauch, Konrad von
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-30310

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. <u>Siehe Rechtliche Hinweise.</u>

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. <u>Voir Informations légales.</u>

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. <u>See Legal notice.</u>

Download PDF: 05.05.2025

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

Cytologisch-embryologische Untersuchungen an Scurrula atropurpurea Dans. und Dendrophthoe pentandra Miq.¹

Von Konrad von Rauch.

(Arbeiten aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich. II. Serie, Nr. 20.)

Mit 25 Abbildungen im Text und 7 Tafeln.

Eingegangen am 20. August 1935.

Inhaltsübersicht.								
I.	Einleitung, Fragestellung, Herkunft des Pflanzenmaterials,	U	nte	rsu	L			
	chungs- und Präparationsmethoden	•		•	•	5		
II.	Untersuchungen an Scurrula atropurpurea Dans	•	•		•	9		
	1. Geographische Verbreitung		•	•	•	9		
	2. Habitus und Standort	•		•	•	9		
	3. Das Andröceum mit der Entwicklung des Pollens	•		•	•	10		
	4. Die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes	•	•	•	•	16		
1 11	5. Die Bestäubung		3.3	•	•	26		
110	6. Keimung der Pollenkörner und Pollenschlauchwachstum.			•	•	27		
	7. Befruchtung		•	•	•	28		
	8. Entwicklung des Endosperms und des Embryos		•	•	•	29		
III.	Untersuchungen an Dendrophthoe pentandra Miq	•	•	•	•	37		
	1. Geographische Verbreitung		•	•	•	37		
	2. Habitus und Standort		•	•	•	37		
	3. Das Andröceum und die Entwicklung des Pollens				•	40		
	4. Die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes	•	•	•	•	43		
	5. Die Bestäubung	•	•	•	•	49		
	6. Befruchtung	•	•		•	50		
	7. Entwicklung des Embryos und des Endosperms		•	•	•	50		
IV.	Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	•	•	•		53		
v.	Literaturverzeichnis		•	•	•	56		
VI.	Erklärung zu den Figuren der Tafeln 1-7	1999 1997 - 1997	•	•	•	57		

I. Einleitung, Fragestellung, Herkunft des Pflanzenmaterials, Untersuchungs- und Präparationsmethoden.

Die parasitischen und halbparasitischen Phanerogamen zeigen neben ihrer spezialisierten Lebensweise oft auch verschiedene mehr oder weniger interessante Abweichungen vom morphologischen Aufbau der verwandten autotrophen Formen.

Es treten bei ihnen oft Reduktionen von Organen und Funktionsstörungen auf, die zum Teil auf ihre spezialisierte Lebensweise zurück-

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. 7. zuführen sind. Doch nicht immer ist es möglich, alle diese Reduktionen und Funktionsstörungen als direkte Folgen der besonderen Lebensweise aufzufassen oder zu deuten. Beispiele hierfür geben vor allem die Loranthaceen.

Die Loranthaceen haben schon lange das Interesse der Botaniker in Anspruch genommen. Es geschah dies besonders wegen ihres eigenartigen Blütenbaues und wegen ihres Verhaltens zu den Wirtpflanzen. Ihre entwicklungsgeschichtliche Erforschung, insbesondere diejenige der tropischen Loranthaceen, wurde bis auf wenige Ausnahmen leider vernachlässigt. De Candolle (1830) beginnt sein « Mémoire sur la famille des Loranthacées » mit dem Hinweis, dass diese ein ganz besonderes Interesse zu beanspruchen hätten, und dass sie weniger auf Grund ihrer parasitischen Lebensweise, als durch ihren inneren Bau bemerkenswert seien. Er bedauert, dass die Studien gerade in letzterer Richtung vernachlässigt worden seien.

Um die Mitte und in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts sind sodann durch die Arbeiten von Blume, de Candolle, Eichler, Griffith, Hofmeister, Karsten, Korthals, v. Solms-Laubach, Schacht, Treub und in den letzten Jahrzehnten durch Cammerloher, Danser, Docters van Leeuwen und andere mehr unsere Kenntnisse der Loranthaceen ergänzt und erweitert worden. Besonders den Fragen der Bestäubung, des Parasitismus, der Verbindung mit den Wirtspflanzen, der Keimung, Verbreitung usw. waren die Arbeiten verschiedener Autoren gewidmet. Dem anatomischen Aufbau der Loranthaceen galten unter anderem die grundlegenden Arbeiten von Griffith, Hofmeister, Treub und Heinricher. Trotz der von diesen Autoren gemachten interessanten Feststellungen sind in den letzten Jahren die Loranthoideen besonders entwicklungsgeschichtlich vernachlässigt worden. So kam es, dass die Unterfamilie der Viscoideen im allgemeinen viel eingehender untersucht worden ist als die der Loranthoideen. Obwohl gerade hier, nachdem von Griffith (1838, 1844) und Treub (1881, 1882, 1883) auf die eigenartigen Reduktionserscheinungen bei der Entwicklung des Gynaeceums und auf die interessanten Wachstumserscheinungen der Embryosäcke und Embryonen hingewiesen worden war, noch weitere interessante Aufschlüsse zu erwarten waren. Leider sind aber die Ergebnisse der beiden Forscher nicht so bekannt geworden, wie sie es verdient hätten.

Griffith und Treub haben ihre Untersuchungen vermutlich zum Teil an frischem Material und an Handschnitten durchgeführt, so dass ihnen infolge der damals noch mangelhaften mikroskopischen Technik verschiedene Tatsachen entgangen sein dürften. So schreibt Griffith (1838, 1844), dass er grosse Schwierigkeiten gehabt habe, die Suspensoren mit den Embryonen unverletzt herauszupräparieren. Irrtümlicherweise hielt er übrigens die Suspensoren für Pollenschläuche, die in den Embryosack eingedrungen seien.

Entwicklungsgeschichtliche Arbeiten an Loranthaceen beanspruchen ein besonders sorgfältig fixiertes und präpariertes Untersuchungsmaterial der verschiedensten Entwicklungsstufen. Das ist vielleicht der Hauptgrund dafür, dass die Loranthaceen in der obengenannten Richtung nicht eingehender untersucht werden konnten. Weitaus der grösste Teil der Loranthaceen sind Bewohner tropischer Gebiete, in denen es bis vor kurzem kaum möglich war, eingehende embryologische Untersuchungen vorzunehmen.

So sind heute ausser Loranthus europaeus und Viscum album erst wenige der zahlreichen tropischen und subtropischen Arten eingehender untersucht worden.

In neuester Zeit sind durch Danser (1929 a, 1931) die Nomenklatur und Taxonomie der Loranthaceen Asiens und Australiens eingehend neu bearbeitet und herausgegeben worden. Bei der Unterteilung der Loranthaceen in Unterfamilien, Tribus und Subtribus ist Danser vom System Englers (1888, 1897) nicht abgewichen. In der Unterscheidung der Gattungen jedoch folgt er Engler nur soweit es die Viscoideen anbelangt, bei den Loranthoideen unterscheidet er nicht nur viel mehr Gattungen, sondern er ordnet sie auch anders an. In neuester Zeit sind insbesondere bei den Loranthoideen viele neugefundene Spezies hinzugekommen.

Die vorliegende Arbeit soll nun, mit anderen nachfolgenden, die Neueinteilung Dansers durch Resultate entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen stützen, und vor allem die embryologischen Arbeiten von Griffith und Treub ergänzen.

In der Hauptsache werden die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse bei *Scurrula atropurpurea* Dans. und *Dendrophthoe pentandra* Mig. geschildert.

Nach der Nomenklatur Dansers (1929 a. 1931) ist Sc. atropurpurea mit folgenden in der Literatur vorkommenden Bezeichnungen identisch: Loranthus atropurpureus Blume = Loranthus melanostemon Schult. = Loranthus Schultesii D. C. = Loranthus repandus D. C. = Dendrophthoe atropurpurea G. Don = Dendrophthoe Schultesii G. Don = Dendrophthoe repanda G. Don = Cichanthus atropurpureus van Tiegh. = Cichanthus Schultesii van Tiegh. = Cichanthus repandus van Tiegh. = Dendrophthoe repanda Heinr.

Die Synonyma von Dendrophthoe pentandra Miq. sind : Loranthus pentandrus Linn. = Loranthus farinosus Ders. = Loranthus venosus Bl. = Loranthus flavus Bl. = Loranthus rigidus D. C. = Dendrophthoe farinosus Mart. = Dendrophthoe venosus Mart. = Scurrula venosa et pentandra G. Don = Elytranthe rigida et farinosa G. Don = Meiena axillaris Rafin. = Loranthus farinaceous Griff. = Dendrophthoe leucobotrya Miq. = Loranthus crassus Hook. = Loranthus Zimmermannii Warb. = Loranthus shawianus Elm.

Die Artbezeichnung ist im nachfolgenden so gehandhabt worden, dass die von den früheren Autoren gebrauchten Namen angeführt und denselben die neuen Namen nach Danser in Klammern nachgesetzt wurden.

Das Material der beiden untersuchten Loranthaceen wurde mir von Herrn Professor Dr. A. Ernst in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt. Es ist von ihm und Frau Dr. M. Ernst-Schwarzenbach während ihrer Forschungsreise 1930/31 auf Java gesammelt worden.

Das Material von Sc. atropurpurea stammt teilweise aus dem Botanischen Garten in Buitenzorg, teils von Tosari im Tenggergebirge in Ostjava. D. pentandra ist ebenfalls im Botanischen Garten in Buitenzorg, sodann auch in Tjibodas (Gedehgebirge), in einer Höhe von etwa 1500 m eingesammelt worden.

Es sei mir vergönnt, an dieser Stelle Herrn Professor Dr. A. Ernst, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit im Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich ausgeführt wurde, ganz besonders für die Überlassung dieses wertvollen Materials, zu danken. Ebenso bin ich ihm für seine Anregungen, für sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit und für die wertvolle Unterstützung, die er mir stets zuteil werden liess, zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

Das Material der beiden Pflanzen war an Ort und Stelle fixiert und teilweise schon in Buitenzorg in Xylolparaffin übergeführt worden. Als Fixierungsflüssigkeiten kamen 95%oiger Alkohol, absoluter Alkohol und das Fixierungsgemisch nach Karpetschenko (10 Teile 1%oige Chromsäure, 1 Teil Eisessig und 4 Teile Formol) in Anwendung. Als günstigstes Fixierungsmittel erwies sich der 95%oige Alkohol, da bei Verwendung von absolutem Alkohol die Objekte zu spröde wurden. Nach Verwendung von Karpetschenkos Gemisch waren die zentralen Partien älterer Knospen und Früchte vielfach etwas geschrumpft, da dieses Fixierungsgemisch anscheinend nicht genügend rasch einzudringen vermochte. Auch hatte das Formol dieses Gemisches auf die Färbbarkeit offenbar einen nachteiligen Einfluss, insofern, als einzelne Gewebe die Farbe nur noch ungenügend annahmen.

Sämtliche Objekte wurden in der gewöhnlichen Weise über Xylol in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. In der Fruchtknotenwand traten harte, körnige Partien auf, die sich beim Schneiden unangenehm bemerkbar machten, leicht ausrissen und verschoben wurden und so die Übersicht der Schnitte störten.

Die Schnittdicke musste dem Entwicklungsalter der Blüten und Früchte angepasst werden. Für das Studium der Pollenentwicklung erwies sich eine Schnittdicke von 8-16 ^µ als günstig, während die Fruchtknoten je nach ihrem Alter in 12-36 μ dicke Schnitte zerlegt werden mussten.

Grosse Schwierigkeiten für die Deutung der mikroskopischen Bilder ergaben sich daraus, dass die Embryosäcke ungewöhnliche Längen erreichen und die Blüten wegen ihrer Länge in der Mitte durchgeschnitten werden mussten. Eine Kombination der oberen und unteren Hälften der Embryosäcke aus den Längsschnitten durch die beiden Blütenhälften wurde auch dadurch sehr erschwert, dass die Zahl der in einem Gynaeceum ausgebildeten Embryosäcke gross ist.

Da die Blütengewebe bei den beiden *Loranthaceen* sehr reich an gerbstofführenden Zellen sind, die sich bei der Färbung und Differenzierung deswegen unangenehm bemerkbar machen, dass sie sich stark mitfärben und die Farbe nur schlecht wieder abgeben, bereitete die Wahl einer geeigneten Färbemethode viel Schwierigkeiten. Für die Pollenentwicklung wurde mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain Eosin und mit Safranin-Gentianaviolett-Orange nach Flemming oder nur mit Safranin-Gentianaviolett gefärbt. Für das Archespor der jungen Knospen erwies sich die Safranin-Gentianaviolett-Orangefärbung als günstig, während für die älteren Stadien und für die Früchte Eisenhämatoxylin nach Heiden hain Eosin, Hämatoxylin nach Ehrlich oder Hämatoxylin nach Delafield verwendet wurden. Für Chromosomenzählungen erwiesen sich Präparate mit Gentianaviolettfärbung nach Bizzozero als sehr günstig.

II. Untersuchungen an Scurrula atropurpurea Dans.

1. Geographische Verbreitung.

Die Gattung Scurrula kommt nur in den Tropen vor. In ihrer Verbreitung ist sie auf Südwestasien und den westlichen Teil des Malaiischen Archipels beschränkt. Scurrula ist recht formenreich, Danser (1931) unterscheidet zehn verschiedene Spezies.

2. Habitus und Standort.

Nachfolgend sei eine kurze Beschreibung von Sc. atropurpurea gegeben. Die Stengel und im besonderen die jungen Blätter von Sc. atropurpurea sind mit einem dichten Filz mehrzelliger, grau bis braunrot gefärbter Sternhaare bedeckt, die sich später mehr oder weniger verlieren. Die Blüten sind in losen Scheinquirlen angeordnet, es stehen meistens vier bis sechs Blüten in den Blattachseln zusammen. Die Länge der ausgewachsenen Blüten beträgt im Durchschnitt etwa 19 mm.

Die Blüte ist vierzählig. Die Blütenblätter sind zu einer Röhre verwachsen. Der Fruchtknoten ist unterständig. Die Blütenknospe hat die Gestalt einer Röhre, die bis kurz vor dem Aufblühen zylindrisch ist (Abb. 1 a). Später ist sie besonders an der Basis mehr oder weniger stark angeschwollen, ihr Scheitel hat die Form einer zugespitzten Keule.

Sc. atropurpurea ist proterandrisch. Die Knospen springen bis zum engsten Teil der Röhre auf. An einer Seite ist die Blüte immer etwas tiefer aufgeschlitzt. Die löffelförmigen Spitzen der Kronblätter sind an der offen Blüte nach unten umgebogen (Abb. 1 b).

Die Filamente sind bis zum engsten Teil der Krone mit den Blütenblättern verwachsen. Die Antheren sind in Vierzahl vorhanden. Sie sind länglich, oben stumpf und basifix. Sie haben je zwei Thecen. Die



Abb. 1. Sc. atropurpurea. a) Knospe; b) offene Blüte; c) Fruchtknoten, Corolla abgefallen. (Vergr. 2:1, nach Danser, 1931.) Antheren reissen schon in der noch geschlossenen Blüte in zwei Längsspalten auf. Der Griffel ist fadenförmig und ungefähr ebenso lang wie die Blütenkrone. Die Narbe ist knopfförmig und etwa 1½mal so dick wie der Griffel. Während der Anthese ragt die Narbe etwas über die Antheren hinaus. Ist die Blüte bestäubt, so fällt die Corolla ab, während der Griffel noch längere Zeit auf dem Fruchtknoten erhalten bleibt (Abb. 1 c).

Die Frucht ist verkehrt ei- bis keulenförmig. Der «Samen» sitzt im weiten, oberen Teil. Er ist vierkantig und sitzt auf einem basalen Stiel, der aus ver-

härteten Elementen des Fruchtstiels besteht. Das Mesocarp der Frucht verschleimt, das Exocarp ist ledrig.

Sc. atropurpurea ist nicht an bestimmte Wirtpflanzen gebunden, wie etwa Loranthus europaeus, immerhin parasitiert sie nur auf dicotylen Bäumen und Sträuchern. Auf Coniferen ist Sc. atropurpurea nie gefunden worden. Häufig trifft man sie dagegen auf anderen Loranthaceen, besonders auf Dendrophthoe pentandra, an. Sc. atropurpurea bildet grosse auffallende Büsche.

Nach Danser (1931) ist Sc. atropurpurea sehr variabel, besonders was Form und Grösse der Blätter und Blüten anbetrifft. Das erklärt wohl auch den Umstand, dass Sc. atropurpurea unter so vielen verschiedenen Namen in der Literatur aufgeführt worden ist.

3. Das Andröceum mit der Entwicklung des Pollens.

Während man bei den Viscoideen nur eingeschlechtliche Blüten findet, sind diejenigen der Loranthoideen teils getrenntgeschlechtlich, teils zwittrig. Sc. atropurpurea gehört zu den zwittrigen Formen.

Über den Bau und die Entwicklung der Antheren und über die Entwicklung ihres Pollens liegen für Sc. atropurpurea keine Angaben früherer Autoren vor. Aus diesem Grunde wurde der Ausbildung der Antheren und des Pollens ebenfalls besondere Beachtung geschenkt.

Wenn bei der Entwicklung des Pollens keinerlei Unregelmässigkeiten festzustellen sind, dann muss der ausgebildete Pollen normal und befruchtungsfähig sein. Treten aber im Verlaufe seiner Entwicklung Unregelmässigkeiten auf, dann steht zu erwarten, dass der zur Ausstreuung kommende Pollen nicht normal und befruchtungsfähig sein wird. Findet trotzdem eine Entwicklung von Eizellen und Samenbildung statt, so kann dies nur auf Apomixis beruhen.



Abb. 2.

Sc. atropurpurea. Querschnitt durch ein Pollenfach mit Pollenmutterzellen. E = Epidermis; F = Faserschicht; T = Tapetum; PMZ = Pollenmutterzellen. Vergr. 720 : 1.

Die ersten Stadien der Antherenentwicklung konnte ich nicht auffinden, da jüngste Knospen im Untersuchungsmaterial fehlten. Auch die kleinsten der von mir untersuchten Knospen zeigten schon fertig ausgebildete Pollensäcke mit Pollenmutterzellen.

Wie schon oben erwähnt, beträgt die Anzahl der Antheren bei Sc. atropurpurea normalerweise vier. Wenn Abweichungen von dieser Grundzahl vorkommen — ich fand bei einigen Knospen fünf Antheren dann entspricht ihre Zahl wieder derjenigen der Kronblätter. Die Stellung der Antheren ist superponiert. Jede Anthere besitzt zwei Thecen mit je zwei Pollensäcken. Die Filamente sind bis auf ein kurzes Stück von zwei bis drei Millimetern unterhalb der Anthere mit den Kronblättern verwachsen. Der Querschnitt durch eine junge Anthere zeigt in der üblichen Anordnung die vier Pollensäcke und das Konnektiv. Die Wandung der Pollensäcke besteht aus Epidermis, *Endothecium*, das sich später zu der Faserschicht entwickelt und einer Zellschicht, bie bei der Entwicklung der Faserschicht von dieser verdrängt wird; nach innen wird der Pollensack durch das Tapetum ausgekleidet (Abb. 2).

Das Tapetum ist bei Sc. atropurpurea ein typisches Sekretionstapetum (vergleiche Schnarf, 1927). Es ist einschichtig, nur an der dem Konnektiv zugekehrten Seite des Pollensackes vielfach zweischichtig. Die einzelnen Tapetenzellen sind dicht mit einem vakuoligen, intensiv färbbaren Plasma gefüllt. Die Kerne sind in der Regel nur in Einzahl vorhanden, in ganz seltenen Fällen konnte ich auch zweikernige Tapetenzellen feststellen. Seine grösste Ausdehnung erreicht das Tapetum kurz vor der zweiten Teilung der Pollenmutterzellen. Die einzelnen Tapetenzellen sind nun stark gedehnt, ihr Plasma ist körnig (Abb. 3 a), ihre Kerne zeigen deutliche Spuren der Degeneration und die Vakuolen sind sehr gross geworden. Während der Tetradenbildung beginnen sich die einzelnen Tapetenzellen aus ihrem Verbande zu lösen. Sie werden allmählich resorbiert, zuletzt sind nur noch schwach färbbare Reste übrig (Abb. 3 b).

Auch die Faserschicht hat sich sehr stark ausgedehnt und die zwischen ihr und dem Tapetum liegende Schicht zusammengedrückt. Sie zeichnet sich im Präparat nur noch als dunkler Saum um den Pollensack ab (Abb. 3 c). Durch das intensive Wachstum des Endotheciums wird auch die Epidermis auseinandergezerrt. Ihre einzelnen Zellen sind zuletzt nur noch in mehr oder weniger grossen Resten vorhanden (Abb. 3 b und 3 c). Bei der Loranthacee Struthanthus calobotrys ist nach G ö b e l (1923) und S t ä d l e r (1922) dieses Verhalten noch stärker ausgeprägt. Hier sind die verbleibenden Reste der Epidermiszellen noch geringer und in Fällen immer weiter fortschreitender Reduktion der Epidermis entsteht zuletzt ein Exothecium, wie es von P is e k (1924) für Arceuthobium oxycedri beschrieben worden ist.

Die Zellen der Faserschicht verlieren im Verlaufe ihrer Differenzierung den Inhalt immer mehr. Es entstehen die starken Verdickungsleisten der Radialwände, während die Verdickung der Aussenwände fast ganz unterbleibt, so dass die bekannten U-förmigen Figuren (Abb. 3 b und 3 c) entstehen.

Die Scheidewand zwischen den beiden Pollensäcken wird aufgelöst und der Pollen schliesslich durch einen entstehenden Längsriss der Antherenwand entlassen (vgl. Abb. 3 d).

Die Pollenentwicklung geht über die ganze Länge des einzelnen Pollensackes annähernd gleichzeitig und gleichmässig vor sich. Dagegen bestehen Unterschiede in der zeitlichen Entwicklung zwischen den einzelnen Antheren einer Blüte. Die Form der *Pollenmutterzellen* ist verschieden, sie wird durch die gegenseitige Abplattung beeinflusst (Abb. 2). Ihr Plasma ist von gröberer Struktur und unterscheidet sich in den Präparaten auch







Abb. 3.

Sc. atropurpurea. Querschnitte durch Antheren und Pollensäcke. a) Tapetum eines Pollensackes in seiner grössten Ausdehnung. Pollenmutterzellen zur Zeit der ersten Teilung; b) Tapetum eines Pollensackes fast ganz resorbiert. Faserschicht in der Ausbildung. Pollen frei. Vergr. 450:1;
c) Thecen kurz vor dem Aufreissen; d) Thecen aufgerissen. Der Pollen ist frei. Vergr. 60:1. (Bei der Wiedergabe auf ²/₃ verkleinert.)

durch eine intensivere Färbung von demjenigen der vegetativen Zellen. Der Kern ruhender Pollenmutterzellen ist rund bis oval und verhältnismässig gross. Es ist ein deutlich sichtbarer Nukleolus vorhanden. Das Chromatin ist im Kernraum gleichmässig verteilt (Taf. 1, Fig. 1). Die Zahl der Pollenmutterzellen, die im Querschnitt eines Pollensackes nebeneinander gefunden werden, beträgt zwei bis sechs. Die Pollenmutterzellen und ihre Kerne nehmen vor dem Beginn der Teilung bedeutend an Grösse zu. Der Kerninhalt lässt bald eine Auflockerung erkennen. Man bemerkt in ihm zahlreiche kleine Chromatinkörper (Taf. 1, Fig. 2). Der Nukleolus liegt fast in der Mitte des Kernraumes. Im Synapsisstadium legt sich das Chromatin in knäuelartiger Ballung an die Kernwand an. Nur einige kurze Fadenstücke ragen aus dem Knäuel heraus, der selbst etwa ein Drittel des ganzen Kernraumes einnimmt. In den postsynaptischen Stadien beginnt sich der Knäuel wieder aufzulockern. Fäden und Schlingen treten aus ihm heraus, endlich ist der ganze Kernraum von einem mehr oder weniger dichten Fadenwerk durchzogen, in dessen Überschneidungsstellen kleine Chromatinkörper liegen (Taf. 1, Fig. 4 und 5). Eine Doppelnatur der Fäden konnte ich nie deutlich feststellen.

Im Stadium der *Diakinese* liegen die *Doppelchromosomen* zunächst ungefähr gleichmässig verteilt unter der Kernwand (Taf. 1, Fig. 6). Die Gemini lassen sich auf diesem Stadium gut zählen, ihre Zahl ist acht.

Dieses und auch die nachfolgenden Stadien der heterotypischen Teilung konnte ich nur in kleiner Zahl auffinden, da sich die Teilung anscheinend sehr rasch vollzieht. Nur in den Präparaten von zwei Knospen waren Stadien aus dem Verlauf der ersten Teilung vorhanden. Die Kernmembran und der Nukleolus verschwinden. Die Gemini werden in die Aequatorialebene eingestellt. Die Kernspindel ist sehr schmal und läuft nach dem Pollen hin spitz zu (Taf. 1, Fig. 7). Die Wanderung der einfachen Chromosomen geht gleichzeitig und gleichmässig vor sich. Vorauseilende oder zurückbleibende Chromosomen wurden nicht beobachtet. Die Zählung der Chromosomen in der Anaphase ergab wieder die Zahl acht (Taf. 1, Fig. 8—10). Die acht Chromosomen liegen ziemlich dicht, zu einem engen Kreis geordnet, an den Enden der Spindel. Es sind kurze, dünne Stäbchen ohne irgendwelche deutlichen Formund Grössenunterschiede.

Der heterotypischen Teilung folgt keine Zellteilung nach. Die Interphase ist von sehr kurzer Dauer, was auch in Form und Grösse der Tochterkerne zum Ausdruck kommt (Taf. 1, Fig. 11).

Die zweite, homöotypische Teilung geht ebenfalls sehr rasch vonstatten. Die Achsen der beiden Kernteilungsfiguren einer Pollenmutterzelle stehen in der Regel fast senkrecht aufeinander (Taf. 1, Fig. 12), nur in einigen wenigen Fällen (vgl. Taf. 1, Fig. 13) fand ich die Spindeln parallel zueinander liegend. Die achromatische Figur der zweiten Teilung ist bedeutend weniger prägnant als diejenige der ersten Teilung, auch Grösse und Form der Chromosomen sind schwieriger festzustellen.

Die während der Interkinese noch länglich-ovalen Pollenmutterzellen runden sich unter Lösung ihres Verbandes ab und nehmen fast vollkommene Kugelgestalt an. Ihre vier aus der homöotypischen Teilung entstandenen Kerne sind in den Ecken eines Tetraeders angeordnet (Taf 1, Fig. 14).

Die Bildung der Zellwände um die vier Enkelkerne erfolgt simultan.



Abb. 4.

a

Sc. atropurpurea. a) Pollentetraden noch von der Wand der PMZ umgeben (1), bei 2 ist die Wand aufgelöst. Vergr. 700:1; b) Fertiges Pollenkorn. Vergr. zirka 1170:1.

Die Tetradenzellen nehmen allmählich eine in der Ansicht dreieckige Form an (Taf. 1, Fig. 15-19), bis schliesslich die für Sc. atropurpurea charakteristische Form der Pollenkörner erzielt ist (Taf. 1, Fig. 20 und Abb. 4 a). Erst dann löst sich die Wand der Pollenmutterzelle auf und die Pollenkörner werden frei (Abb. 4 a).

Das ausgewachsene Pollenkorn ist dreiarmig. Im Zentrum befindet sich der Kern, der einen deutlichen Nukleolus zeigt. Die Exine ist vollständig glatt. Über den Schmalseiten der Arme ist die Membran leicht gewellt und die Exine etwas dünner. Es sind das die Stellen, an denen später der Pollenschlauch austreten kann (Abb. 4b).

Die einkernigen Pollenkörner liegen vollkommen frei im Innern des Pollensackes (Abb. 3 b und 3 c). Neben normalen Körnern scheinen andere während der letzten Entwicklungsstadien zu degenerieren. So fand ich in jeder untersuchten Knospe geschrumpfte und nicht vollständig ausgebildete Pollenkörner.

4. Die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes.

Differenzierte Samenanlagen fehlen bei allen bis heute untersuchten *Loranthoideen*. Die Integumente fehlen vollkommen, desgleichen ist kein von den Geweben des Fruchtblattes deutlich abgegrenzter Nucellus vorhanden.

In den jungen Blütenanlagen von Sc. atropurpurea werden zwei Karpelle gebildet. Sie verwachsen in der Folge miteinander und mit dem Blütenboden zu einem einheitlichen Gewebe. Ihr oberes Ende bildet später das Narbengewebe. Während der ersten Stadien der Verwachsung ist zwischen den Karpellen noch ein schmaler Spalt zu erkennen, der aber bald vollständig verschwindet. Am basalen Ende der Verwachsungsnaht entwickeln sich die Embryosackmutterzellen. Sie entstehen also nicht in besonderen Samenanlagen, sondern direkt im Gewebe des unterständigen Fruchtknotens. Es unterbleibt also die Ausgliederung besonderer Makrosporangien vollständig, nur die Makrosporen selbst kommen zur Entwicklung. Diese zeigen aber, wie weiter unten noch auszuführen sein wird, recht eigentümliche Wachstumserscheinungen.

Durch seine Untersuchungen hat Treub (1881) für Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) drei bis vier Karpelle nachgewiesen, die unter Aussparung einer Ovarhöhle miteinander verwachsen. Am Grunde dieser Ovarhöhle erhebt sich eine freie Zentralplacenta, die später an ebenso vielen Stellen, wie Karpelle vorhanden sind, mit diesen verwächst. Es verbleiben drei bis vier freie Segmente, diese buchten sich später aus und bilden Auswüchse. In diesen Auswüchsen werden sodann die Embryosackmutterzellen angelegt.

Nach Griffith (1838, 1844) ist auch bei Loranthus scurrula (Scurrula parasitica Dans.) und Loranthus bicolor (Dendrophthoe falcata) eine freie Zentralplacenta vorhanden. Diese liegt ebenfalls in einer mit dem Griffelkanal in Verbindung stehenden Ovarhöhle und bleibt bis zur Entwicklung des Embryos bestehen. Sie ist stets durch einen freien Raum von der Karpellwand getrennt. Auch bei Loranthus europaeus werden drei Karpelle ausgebildet, die miteinander verwachsen und eine Ovarhöhle einschliessen. An ihrem Grunde findet man in sehr frühen Stadien eine kegelförmige Placenta, die indessen später vollständig mit den drei Karpellen verwächst. Bei allen bis heute untersuchten Loranthoideen verwachsen also die Karpelle miteinander und mit dem Blütenboden; der Grad der Verwachsung ist aber ungleich weit fortgeschritten.

Ein Längsschnitt durch eine junge Blüte von Sc. atropurpurea zeigt einen schmalen Griffelkanal und an dessen Grunde eine kleine, kaum wahrnehmbare Erweiterung, die eine Ovarhöhle darstellt (Abb. 5a).



Abb. 5.

Sc. atropurpurea. a) Archesporzellen mit Ovarhöhle und Griffelkanal. Vergr.
 710:1; b) Embryosackmutterzellen; c) Embryosackmutterzellen (tiefe Einstellung des gleichen Präparates wie b); b) und c) Vergr. 815:1.

Eine Placenta und Samenanlagen kommen nicht zur Ausbildung. Die Epidermiszellen am Grunde der Erweiterung sind dicht mit stark färbbaren, braunen Stoffen gefüllt (Abb. 6 a). Wenig unterhalb der Epidermiszellen bemerkt man Zellen, deren Membranen sich zu verdicken beginnen. Sie nehmen allmählich den Charakter von Kollenchymzellen an und bilden zuletzt einen Zellkomplex von der Form einer flachen Schale (Abb. 6 b). Auf seine Bedeutung werde ich weiter unten eingehen.

Beim Studium etwas älterer Stadien bemerkt man eine Veränderung der subepidermalen Zellen. Sie sind zunächst nicht viel grösser als die umgebenden Zellen. Später zeichnen sie sich durch dichteren Inhalt und ihre Grösse aus. Es sind Archesporzellen (Abb. 6 b).

2

Das Archespor von Sc. atropurpurea ist mehr- bis vielzellig, so dass man fast von einem Archesporgewebe sprechen kann. Ältere Stadien erwecken etwa den Anschein, als ob die Archesporzellen nicht subepidermal, sondern in tieferen Lagen entstehen würden. Doch konnte ich einwandfrei feststellen, dass das nicht der Fall ist (Abb. 6 c).

Ob die einzelne Archesporzelle direkt zur Embryosackmutterzelle wird, oder ob sie sich vorher teilt, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Ich möchte aber annehmen, dass die Archesporzelle nach sehr starker Streckung direkt zur Embryosackmutterzelle wird. Die Zahl der vorhandenen *Embryosackmutterzellen* ist sehr gross. Trotz der herrschenden Konkurrenz kommt ein grosser Teil von ihnen zur vollständigen Ausbildung. Die einzelne Embryosackmutterzelle ist lang und schmal, fast spindelförmig (Abb. 5 b und 5 c, 6 c). Ihre Länge beträgt ein Mehrfaches ihrer Breite. Sie ist dicht mit Cytoplasma angefüllt, das, was Struktur und Färbbarkeit anbelangt, eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der Pollenmutterzellen zeigt. Im Kern ist ein Nucleolus sichtbar, der durch seine stärkere Lichtbrechung auffällt.

Der Komplex der Embryosackmutterzellen lockert sich im Verlauf der Entwicklung stark auf, die einzelnen Zellen gleiten gewissermassen wachsend aneinander vorbei. Die Ovarhöhle ist nun verschwunden. Die Embryosackmutterzellen sind schliesslich so stark durcheinander verflochten, dass sie an das Bild eines jungen Ascomyceten-Hymeniums (Abb. 6 d) erinnern. Obwohl ich die Schnittdicke stark variierte und eine sehr grosse Zahl von Präparaten herstellte, konnte ich wegen des starken Durcheinanderwachsens keine eindeutigen Beobachtungen über den Teilungsverlauf der Embryosackmutterzellen machen.

Nach Treub (1881) entstehen bei Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) in jeder Samenanlage 4-5 Archesporzellen, die keine Teilung mehr eingehen, sondern direkt zu Embryosackmutterzellen werden. Es werden drei Makrosporen gebildet, von denen die oberste zum Embryosack auswächst.

Das nächstfolgende Entwicklungsstadium, das in meinen Präparaten zur Beobachtung gelangte, zeigt bereits *Embryosäcke*. Sie zeigen ein eigenartiges Verhalten und ungewöhnliche Wachstumsvorgänge. Ihre Spitzen wachsen sehr stark aus und treten im Verlauf ihrer weiteren Entwicklung in den verengten Griffelkanal ein. In Längsschnitten durch einen Griffel erkennt man die nach oben wachsenden Embryosäcke deutlich als sich dunkler färbende Bahnen (Abb. 7a), im Querschnitt dagegen erscheinen sie als Höhlungen im Gewebe (Abb. 7b). In den älteren Knospen findet man die Spitzen der Embryosäcke in den Geweben seitlich des Griffelkanals und mitunter auch in ihm selbst. Kurz hinter der etwas verdickten Spitze des Embryosackes findet man meistens einen Kern (Abb. 7c). Die Embryosäcke folgen immer den stärkehaltigen Zellschichten, nur in ganz seltenen Fällen konnten auch



Sc. atropurpurea. a) Bildung der Archesporzellen.
b) Archesporzellen mit Schichten der kollenchymatischen Zellen. c) Auswachsende Embryosackmutterzellen. d) Aufgelockerter Komplex der Embryosackzellen.
Vergr. zirka 375:1. (Bei der Wiedergabe auf ⁴/₅ verkleinert.)

Embryosäcke ausserhalb dieser Schichten gefunden werden. Eine Reaktionsprobe mit Jod auf Stärke ergab die vollständige Blaufärbung dieser Schichten, was auf ihren grossen Stärkereichtum schliessen lässt. Die Embryosäcke werden vermutlich von diesen stärkeführenden Zellschichten nach oben geleitet, bzw. sie suchen sich in ihnen ihren Weg in die Höhe zu bahnen. Wie auf der Abb. 7 c zu erkennen ist, bahnt sich die Spitze des Embryosackes einen Weg im Griffelgewebe so, wie wenn dieser ein selbständiges Individuum innerhalb der Blüte wäre. Die Ernährung des Embryosackes erfolgt vermutlich auf Kosten der von ihm durchwachsenen oder auseinandergedrängten Zellen.

Das Wachstum der Embryosäcke ist ein *aktives* und nicht. wie schon vermutet worden ist, ein passives, das so zustande kommen könnte, dass durch das Längenwachstum des Griffels die Spitzen der Embryosäcke mit nach oben gezogen werden. H of m eister allerdings schreibt (1858, S. 116), dass bei *Loranthus europaeus*, dessen Embryosäcke ebenfalls auswachsen, das Wachstum des Embryosackes auf Zelldehnung, also auf einem passiven Wachstum beruhe. Sein Wachstum ist aber bei *Loranthus europaeus* offenbar lange nicht so stark wie bei *Sc. atropurpurea*. Für das *aktive* Wachstum der Embryosäcke von *Sc. atropurpurea* spricht auch das Auffinden von stark gewundenen Teilstücken auswachsender Embryosäcke und ebenso die Tatsache, dass der Griffel zu diesem Zeitpunkte bereits seine endgültige Länge erreicht hat, bzw. sich nicht mehr so stark verlängert, wie das die Embryosäcke noch tun.

Die Embryosäcke derselben Blüte wachsen bei Sc. atropurpurea nicht gleich rasch und erreichen auch nicht alle die gleiche Höhe im Griffel. Sie treten miteinander in Konkurrenz. Man findet im Griffelkanal eine ganze Reihe von Embryosäcken, die sich in den verschiedensten Stadien der Entwicklung befinden.

In der nachstehenden Tabelle (S. 22) sind für zehn Knospen des gleichen Entwicklungsstadiums die Anzahl der gefundenen Embryosäcke und die Abstände der Embryosackscheitel von der Basis des Griffels zusammengestellt. Durchschnittlich wachsen die Embryosäcke von Sc. airopurpurea bis knapp an die Mitte der Griffel empor. Die Anzahl der Embryosäcke, die im Griffel einer Blüte zu finden sind, kann durchschnittlich mit vier angegeben werden. In Schnitten durch die Fruchtknoten bestäubter Blüten sind aber gelegentlich bis zu sechs Embryonen im Endosperm gezählt worden.

Das Auswachsen der Embryosäcke in den Griffelkanal hinauf ist auch bei verschiedenen anderen Loranthoideen beobachtet worden. Diese Beobachtungen gehen wieder auf Griffith und Treub zurück. Griffith (1838, 1844) fand bei Loranthus bicolor (Dendrophthoe falcata Ettingsh.) Embryosäcke im Griffelkanal, und zwar reichen sie bei dieser Spezies bis fast an die Narbe heran. Treub (1881) stellte bei Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) die Verlängerung der Embryosäcke nach oben in den Griffelkanal hinauf fest. Hier findet dann die Befruchtung statt. Das gleiche fand er (1883) bei Loranthus pentandrus (Dendrophthoe pentandra). Für Loranthus repandus



Abb. 7.

Sc. atropurpurea. a) Griffellängsschnitt mit Mittelstücken von verschiedenen Embryosäcken. Vergr. 230:1; b) Griffelquerschnitt mit Embryosackhöhlungen. Vergr. 170:1;
c) Spitze eines auswachsenden Embryosackes im Griffelgewebe. Vergr. zirka 190:1.

(Scurrula atropurpurea) stellte T r e u b (1883) fest, dass die Entwicklung hier der von Loranthus pentandrus (Dendrophthoe pentandra) gleiche. Dieser Angabe kann ich, wie später zu zeigen sein wird, nicht ganz zustimmen. Obwohl die Embryosäcke bei beiden Spezies im Griffelkanal emporwachsen, ist doch die Höhe, bis zu der sie aufsteigen, nicht gleich. Auch Lepeostegeres gemmiflorus wurde von Treub (1883) untersucht. Die Entwicklung der Embryosäcke soll der von Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) gleichen, mit der Ein-

					Pour our Dunio.
Blüte	Präparat Nr.	Länge des Griffels in mm	Anzahl der im Griffel gefündenen Embryosäcke	Entfernung des Embryosack- scheitels von der Griffelbasis in mm	Mittlere Höhe des Embryosack- scheitels im Griffel in mm
272/9 c	657/58	14,75	$\begin{array}{c}1\\2\\3\\4\\5\end{array}$	$2,50 \\ 3 \\ 4 \\ 4,50 \\ 4$	3,6
273/9 с	627/28	13,25	$\begin{array}{c}1\\2\\3\\4\end{array}$	$2 \\ 3 \\ 4 \\ 7,25$	4,062
266/9 c	583/84	14	$\begin{array}{c}1\\2\\3\end{array}$	3 8 8,25	6,416
267/9 c	585	20,50	1 2 3 4	7,25 6,50 5,25 3,50	5,625
301/9 d	717/20	15,50	$\begin{array}{c}1\\2\\3\end{array}$	$5 \\ 5,75 \\ 7$	5,916
302/9 d	721/23	15,25	$\begin{array}{c}1\\2\\3\\4\\5\end{array}$	$9 \\ 7,25 \\ 6,25 \\ 6,25 \\ 6 \\ 6$	6,95
304/9 d	730	14,5	$\begin{array}{c}1\\2\\3\\4\end{array}$	$15 \\ 13 \\ 12,75 \\ 12,75 \\ 12,75$	13,375
305/9 d	731/33	14,5	$\begin{array}{c}1\\2\\3\\4\\5\end{array}$	$ \begin{array}{r} 10,75 \\ 9,50 \\ 7,50 \\ 7,25 \\ 5 \end{array} $	8
265/9 c	601/04	13,50	$\begin{array}{c}1\\2\\3\\4\end{array}$	$5 \\ 5,75 \\ 7,50 \\ 6,50$	6,187
249/9 c	548	20,50	1 2 3	6,50 6,75	6,416

Lage der Embryosackscheitel im Griffelkanal bei Scurrula atropurpurea Dans.

Mittlere Griffellänge: 15,625 mm. Mittlere Höhe der Embryosackscheitel im Griffel: 6,655 mm.

schränkung, dass hier die Embryosäcke nur bis zu einer bestimmten Höhe im Griffelkanal aufsteigen.

Anscheinend ist die Höhe, bis zu der die Embryosäcke bei den untersuchten Loranthaceen aufsteigen, sehr unterschiedlich.

Mit Goebel möchte ich annehmen, dass das starke Längenwachstum der Embryosäcke der Loranthoideen auf ernährungsphysiologischen Gründen beruht. Treub (1883) dagegen fasste ihr Verhalten bei Loranthus pentandrus (Dendrophthoe pentandra) erst als interessante Analogie im Verhalten der Embryosäcke und der Pollenschläuche auf. In der Literatur ist ein ähnliches Verhalten der Embryosäcke auch für einige weitere Pflanzen angegeben worden. Bei der Scrophulariacea Torenia asiatica wurde von verschiedenen Autoren, insbesondere von Strasburger (1878), ebenfalls ein beträchtliches Auswachsen des Embryosackes beobachtet. Doch liegen die Verhältnisse hier so, dass der Embryosack nur aus der Mikropyle der Samenanlage heraustritt. In dem bauchig angeschwollenen und vorne zugespitzten Embryosackscheitel liegt der ganze Eiapparat. Ein Wachstum über die Mykropyle hinaus konnte er aber bei Torenia nicht feststellen. Bei Thesium montanum dagegen tritt das mikropylare Ende des Embryosackes ebenfalls aus dem Nucellus heraus und dringt aber sodann noch in die Fruchtknotenhöhle ein (H. Schulle 1933).

Goebel (1923, S. 1758) nimmt an, dass diese eigenartigen Wachstumserscheinungen der Makrosporen bei den Loranthaceen auf Ernährungsschwierigkeiten zurückzuführen seien. Die Ernährung ihrer Embryosäcke sei, ebenso wie bei den Santalaceen, eine andere als in besser ausgestatteten Samenanlagen. Die Tatsache des Auswachsens sei ein Beweis dafür, dass die Makrospore wie ein Parasit lebe, der seine Nahrung dort entnehme, wo er sie am besten erreichen könne. Schnarf (1927, S. 358) rekapituliert die älteren Angaben dahin, dass « das Herauswachsen des Embryosackes, wie es z. B. bei Torenia, Philadelphus u. a. vorkomme, wohl kaum eine ernährungsphysiologische Bedeutung habe ». Dies mag bei den von Schnarf genannten Pflanzen stimmen, kann aber für die Loranthoideen kaum richtig sein. Das Wachstum der Embryosäcke findet bei Sc. atropurpurea anfänglich nicht nur nach oben gegen den Griffel hin, sondern auch nach unten statt. Hier hemmen aber die schalenförmig angeordneten kollenchymatischen Zellen das Wachstum der Embryosäcke. Schon Treub (1883, S. 185) schrieb über diese Zellgruppe bei Loranthus pentandrus (Dendrophthoe pentandra): « Un peu au-dessous de ces cellules riches en protoplasma, on remarque d'autres dont les membranes commencent à revêtir le caractère de collenchyme. Ces cellules collenchymateuses forment ensemble une sorte de soucoupe. Cette couche de collenchyme en forme de soucoupe, représente ce que j'ai nommé, la gaine de collenchyme, dans le Loranthus sphaerocarpus. » Bei Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) ist also dieses Kollenchym zu einer eigentlichen Kollenchymscheide ausgebildet. Diese verhindert das Wachstum der Embryosäcke nach unten und nach den Seiten, so dass als einzige Wachstumsrichtung nur die nach oben in den Griffelkanal übrigbleibt.

Der Scheitel des *achtkernigen* Embryosackes liegt immer im Griffelkanal selbst. Dieser ist infolge Verschleimung und Degeneration seiner zentralen Zellgruppen breiter geworden. Doch findet man mitunter auch Stellen, an denen der Griffelkanal noch vollständig mit solchen degenerierenden Zellen angefüllt ist.

Der Scheitel des Embryosackes ist von einer zuerst langausgezogenen Spitze allmählich zu einem halbkugeligen bis länglichovalen Kopf angeschwollen. In diesem liegt der Eiapparat (Taf. 2, Fig. 1—3 und 6). Das untere Ende des Embryosackes hat sich ebenfalls verlängert und verbreitert und eine etwa flaschenförmige Form erhalten. In diesem unteren Teil liegen die Antipoden.

Die Ausgestaltung des fertigen Embryosackes wird ohne Zweifel von den Raumverhältnissen beeinflusst. Sein Wachstum nach unten wird durch die Schicht der kollenchymatischen Zellen aufgehalten und eine starke Entwicklung in die Breite durch die grosse Zahl benachbarter Embryosäcke verhindert. Das Mittelstück des Embryosackes, das sich im Griffelgewebe befindet, ist zu einer schmalen Röhre eingeengt. Die Gesamtlänge eines achtkernigen Embryosackes kann bis zu 16 mm betragen.

Die Membran des Embryosackes ist verhältnismässig dick. Ob sein Plasma ebenfalls viele Stärkekörner enthält, wie das Treub (1881) für Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) angibt, konnte ich nicht feststellen.

Das Cytoplasma ist im fertigen Embryosack in grösserer Menge um den Eiapparat und um die Antipoden herum angehäuft. Sonst ist, das verengte Mittelstück etwa ausgenommen, nur noch ein ganz dünner Wandbelag vorhanden.

Der Eiapparat des angeschwollenen Embryosackscheitels besteht aus drei Zellen. Zwei derselben, die Synergiden, lassen sich durch ihre Lage und ihren Inhalt leicht von der dritten, der Eizelle, unterscheiden. Ihre Wände sind feine Plasmahäute. Die beiden Synergidenkerne und der Eikern zeigen anfangs gleiche Struktur (Taf. 2, Fig. 2 und 3). In allen drei Kernen ist ein deutlich sichtbarer Nukleolus vorhanden. Die Synergiden sind fast viereckig. Ihre eine Wandfläche, die äussere, ist etwas länger als die innere. Sie stossen mit den kürzeren, inneren Flächen aneinander (Taf. 2, Fig. 7). In jeder ausgebildeten Synergide befindet sich eine grosse Vakuole, die unterhalb des Kernes liegt (Taf. 1, Fig. 4 a und 4 b). Der Kern selbst liegt immer nahe der Ansatzstelle an der Embryosackwandung (Taf. 2, Fig. 4). Die *Eizelle* ist ursprünglich fast rund (Taf. 2, Fig. 7). Später schiebt sie sich in den durch die Synergiden gebildeten keilförmigen Raum hinein, so dass dann nur noch ihre basale Seite abgerundet erscheint (Taf. 2, Fig. 4, 6). Der Eikern ist bedeutend grösser als die



Abb. 8.

Sc. atropurpurea, Griffellängsschnitt mit 4 Eiapparaten im Griffelkanal. Vergr. 280:1.



Abb. 9.

Sc. atropurpurea. Fruchtknoten mit den Antipodialenden zweier Embryosäcke. In beiden ist der primäre Endospermkern zu sehen. Im rechten die Reste der 3 Antipoden. Vergr. 150:1.

Synergidenkerne. Ein Nukleolus ist auch in ihm deutlich zu erkennen, sein Chromatingehalt ist von demjenigen der Synergidenkerne nicht verschieden. In der Eizelle liegt der Kern fast immer in der Mitte der Zelle in einer Anhäufung von Cytoplasma. In diesem finden sich immer verschiedene Vakuolen. Ihre Lage ist nicht einheitlich. In einigen Fällen liegen die Vakuolen über dem Kern, in andern Fällen unter ihm oder auch seitlich. Die Zahl der Vakuolen schwankt, doch sind es meistens drei. Der ganze Eiapparat ist von einer mehr oder weniger starken Cytoplasmamasse umgeben, gelegentlich aber ist diese nur als dünner Belag vorhanden (Taf. 2, Fig. 4 a).

Unterhalb der Eizelle findet man häufig einen weiteren grossen Kern. Er muss als Verschmelzungsprodukt der Polkerne, als sekundärer Embryosackkern, angesprochen werden. Er hat eine elliptische bis runde Gestalt, sein Nukleolus ist sehr gross. Was die Lage des sekundären Embryosackkernes anbetrifft, so findet er sich in vielen Fällen (Taf. 2, Fig. 5, 8, 9) in einem mehr oder weniger grossen Abstande von der Eizelle, doch hat in diesen Fällen der Eiapparat seine vollständige Ausbildung noch nicht erfahren, dagegen ist bereits der Plasmastrang vorhanden, in dem dieser Kern später nach oben wandert (Taf. 2, Fig. 8, 9). Nach erfolgter Ausbildung des Eiapparates legt sich der sekundäre Embryosackkern immer dicht an die Eizelle an (Taf. 2, Fig. 4 a und 4 b).

Was die Lage der Eiapparate im Griffelkanal betrifft, so sei nochmals betont, dass die Länge der Embryosäcke ungleich ist, doch kommt es oft vor, dass zwei Eiapparate dicht übereinanderliegen (Taf. 2, Fig. 4 und 5). In dem in Abb. 8 wiedergegebenen Schnitt sind sogar vier Eiapparate im Griffelkanal sichtbar, die fast direkt übereinanderliegen.

Über die Antipoden ist nicht viel auszusagen. Nur in einem Embryosack konnte ich an der Basis drei kleine, degenerierende Zellen auffinden, die ich für die Reste der drei Antipoden halte (Abb. 9). Die Antipoden scheinen also sehr frühzeitig zu degenerieren. Auch Treub (1881) berichtete, dass er bei Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) nie Antipoden gefunden habe.

5. Die Bestäubung.

Über die Bestäubung tropischer Loranthaceen ist von verschiedenen Autoren gearbeitet worden. Es seien besonders die Arbeiten von Cammerloher (1921, 1928), Docters van Leeuwen (1928, 1931), Körnicke (1910) und Porsch (1924) erwähnt. Die tropischen Loranthaceen, die meist grosse, auffallend gefärbte Blüten besitzen, werden von Insekten und Vögeln besucht. Nach Docters van Leeuwen (1931) wird Sc. atropurpurea nur von Vögeln, nie aber von Insekten besucht, er rechnet daher Scurrula zu den Vogelblumen. Ganz besonders sind es Dicaeum-, Leptocoma- und Anthreptesarten, die die Blüten regelmässig aufsuchen, um den Honigsaft zu erlangen, der am Grunde der Kronröhre durch einen Honigring abgesondert wird.

Die Knospen von Sc. atropurpurea springen von selbst auf. Eine Mithilfe der Vögel ist dazu nach Docters van Leeuwen (1931), im Gegensatz zu der Ansicht Cammerlohers (1928), nicht notwendig. Wenn man Knospen beutelt, wie das Docters van Leeuwen (1931) getan hat, werden ebenfalls keimfähige Samen erhalten. Es kommt folglich *Fremdbestäubung* und *Selbstbestäubung* bei *Sc. atropurpurea* vor. Ich selbst fand in Längsschnitten durch Knospen, die erst kurz vor dem Aufspringen standen, bereits keimenden Pollen in nächster Umgebung der Narbe.



Sc. atropurpurea. a) Querschnitt durch eine Knospenspitze mit freiem Pollen an der Narbe. Vergr. 60:1; b) Narbenpapillen. Vergr. zirka 380:1.

Sc. atropurpurea ist proterandrisch. Der Pollen wird durch einen Längsspalt aus den Thecen entlassen. In der Umgebung der Narbe liegt der Pollen frei herum, bis die Blütenknospe aufspringt (Abb. 10 a).

6. Keimung der Pollenkörner und Pollenschlauchwachstum.

Gewöhnlich keimen die Pollenkörner auf der Narbenoberfläche. Die Epidermiszellen der Narbe sind zu Papillen ausgewachsen. Diese bleiben einzellig. In jungen Stadien sind sie von einer Kutikula überzogen, die später aufgelöst wird. In den geöffneten Blüten ist die Narbe feucht (Docters van Leeuwen, 1931). Über die Gestalt der Narbenpapillen gibt Abb. 10 b Auskunft. Mehrmals wurden keimende Pollenkörner auch in den offenen Thecen der noch geschlossenen Blüten gefunden. Das keimende Pollenkorn ist zweikernig. Der Pollenschlauch tritt an einem der drei Arme, aus einer durch eine deutliche Einbuchtung gekennzeichneten Pore, aus dem Pollenkorn aus. Leider konnte das weitere Verhalten der Kerne im Pollenschlauch in meinen Präparaten nicht verfolgt werden. Nur in einem einzigen Pollenschlauch konnten zwei kleine Kerne, vermutlich die Spermakerne, nachgewiesen werden. Über das Entstehen der Spermakerne und das Verhalten des vegetativen Kerns im Pollenschlauch kann dagegen nichts ausgesagt werden.

Kommt ein Pollenkorn zwischen zwei Narbenpapillen hängend zur Keimung, so wächst der Pollenschlauch frei zwischen den Narbenpapillen hindurch, bis er ihre Basis erreicht hat. Er dringt dann interzellular in das Narbengewebe ein und findet seinen Weg in den Griffelkanal, wo häufig recht viele Pollenschläuche angetroffen werden.

Die den Griffelkanal auskleidenden Zellschichten zeigen verquollene und verschleimte Membranen. Vielfach sind ganze Zellgruppen aus dem Verbande losgelöst und der Griffelkanal mit solchen Zellgruppen angefüllt. Zwischen ihnen hindurch wachsen die Pollenschläuche in vielfachen Biegungen und Krümmungen abwärts, offenbar folgen sie den Stellen des geringsten Widerstandes.

7. Befruchtung.

Über dem Embryosackscheitel verlangsamt der Pollenschlauch sein Wachstum. Seine Spitze schwillt blasen- oder keulenförmig an. In dieser Anschwellung scheint sich sein ganzes Plasma anzuhäufen. Nicht immer trifft die Pollenschlauchspitze sofort die synergidenhaltige Stelle des Embryosackes. Stösst er erst etwas seitlich an den Embryosack, so wächst der Pollenschlauch aussen an der Wand des Embryosackes entlang bis zum Eiapparat.

Der Pollenschlauch durchbricht die verhältnismässig dicke, aber offenbar gequollene Embryosackwand, dringt in eine der beiden Synergiden ein und zerstört sie. Im Pollenschlauch selbst bleibt nur noch wenig Plasma zurück. Den genauen Verlauf der Entleerung des Pollenschlauches konnte ich nicht feststellen. Das Schlauchplasma ist später infolge seiner dunkleren Färbung zwischen den Synergiden und der Eizelle gut zu erkennen, es breitet sich über eine verhältnismässig grosse Fläche aus. Die Vereinigung von Eikern und Spermakern konnte ich nicht beobachten. Dagegen war in verschiedenen Präparaten neben dem Nukleolus des Eikerns noch ein kleinerer Nukleolus zu erkennen, der vermutlich zu dem eingedrungenen und mit dem Eikern bereits vereinigten Spermakern gehört haben mag. Der zweite Spermakern wird von dem Cytoplasma, das Eiapparat und sekundären Embryosackkern umgibt, zu diesem letzteren hingeleitet. Aus der Vereinigung dieser 29 -

beiden Kerne resultiert der primäre Endospermkern. Es findet also auch bei Sc. atropurpurea eine Doppelbefruchtung statt.

Nach der Befruchtung umgibt sich die Eizelle mit einer Membran. Die vom eingedrungenen Pollenschlauch zerstörten Synergiden sind als stark lichtbrechende und sich stark färbbare Massen über der befruchteten Eizelle sichtbar (Abb. 11). Ist nur eine Synergide zerstört worden, so bleibt die andere meistens noch längere Zeit erhalten und ist oft noch zu erkennen, wenn der Proembryo schon eine beträchtliche Länge besitzt (Taf. 3, Fig. 3, 5).

Die Befruchtung der Eizellen findet also im Griffelkanal statt, hier werden die Scheitel der Embryosäcke von den Pollenschläuchen erreicht. Mikro- und Makrosporen wachsen einander entgegen. Treub (1883, S. 187) hat bereits in seiner Studie über Loranthus pentandrus (Dendrophthoe pentandra) mit aller Deutlichkeit auf diesen Umstand hingewiesen : « Il n'est pas nécessaire d'insister sur l'intéressante analogie, chez ce Loranthus, entre les sacs embryonnaires et les tubes polliniques; une comparaison, d'ailleurs, que Griffith n'a pas manqué de faire pour le Loranthus bicolor.» In der Ausbildung der beiderlei Gametophyten ist aber, abgesehen von dem gleichen Verhalten, was ihr Wachstum anbelangt, eine Übereinstimmung zwischen Mikro- und Makrosporen nicht vorhanden.



Abb. 11.

Sc. atropurpurea. Eiapparat. Unterhalb der Eizelle der sekundäre Embryosackkern. Die Synergiden sind durch einen eingedrungenen Pollenschlauch zerstört worden.

Vergr. zirka 800:1.

Verschiedentlich habe ich mehrere Pollenschläuche an der Wand desselben Embryosackes festgestellt. Doch konnte ich nie bemerken, dass auch mehrere Pollenschläuche in den Embryosack einzudringen vermochten. Die Wandung des Embryosackes scheint nach erfolgter Befruchtung auch stärker zu sein als vor der Befruchtung.

8. Entwicklung des Endosperms und des Embryos.

Der Doppelbefruchtung folgt zunächst die Entwicklung des Endosperms nach. Sie eilt der Entwicklung des Embryos zunächst weit voraus, und der Proembryo wächst später in das Endosperm hinein, welches das Antipodialende des Embryosackes bereits vollständig ausfüllt. Der primäre Endospermkern wandert nach seiner Entstehung gegen das Antipodialende des Embryosackes. Man findet ihn hie und da in dem engen Mittelstück der Embryosäcke, seine Form ist hier der Enge des Mittelteils des Embryosackes angepasst. Er ist deutlich birnenförmig, in einigen Fällen sogar spindelförmig in die Länge gezogen. Erst wenn der primäre Endospermkern im erweiterten Antipodialende angekommen ist, nimmt er wieder die runde bis elliptische Form an, die er anfangs hatte. Schliesslich liegt er ziemlich am Grunde des Embryosackes, von einer mehr oder weniger reichlichen Cytoplasmamasse um-



Abb. 12.

Sc. atropurpurea. Die beiden ersten Endospermkerne am Basalende des Embryosackes. Vergr. 820:1. (Bei der Wiedergabe auf ⁴/₅ verkleinert.) geben, die sich strangförmig nach oben fortsetzt. In einigen Fällen konnte ich diesen Cytoplasmastrang bis in den verengten Teil des Embryosackes hinein verfolgen (Abb. 9).

Den Teilungsvorgang des primären Endospermkerns habe ich nicht beobachtet. In keinem Falle aber waren mehr als zwei freie Kerne im Antipodialende, so dass anzunehmen ist, dass sofort ein zelluläres Endosperm angelegt wird (Abb. 12). Auch H of meister (1858, 1859) hat bei Loranthus europaeus, desgleichen T r e u b (1885) bei Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) ein zelluläres Endosperm festgestellt.

Die Bildung des Endospermgewebes geht bei Sc. atropurpurea vom Grunde des Embryosackes aus und schreitet nach oben fort. Die Teilungsrichtungen lassen in jungen Stadien zunächst eine gewisse Regelmässigkeit erkennen, erst später werden die Teilungsfolgen unregelmässig. Die einzelnen Partien des Endosperms passen sich dabei der unregelmässigen Gesamtgestalt des Embryosackes an. Erst in dem engeren Teil des Embryosackes wird ihre Form wieder gleichmässiger (Abb. 13 a).

In der Regel sind die Endospermzellen einkernig, nur ausnahmsweise kommen Zellen mit zwei Kernen vor. Das Plasma der Endospermzellen bildet einen mehr oder weniger starken Wandbelag, in dem meist auch der Kern liegt; einzelne Cytoplasmabrücken und -stränge durchziehen ihren Zellraum. Das Endosperm füllt schliesslich den verbreiterten Teil des Antipodialendes vollständig aus. Der massige Endospermkörper reicht sodann bis zu der Stelle, an der der Embryosack sich verengend aus dem Fruchtknoten in das Griffelgewebe eintritt. Wird in einer Blüte in mehreren Embryosäcken die Entwicklung von Embryo und Endosperm eingeleitet, so werden die Zellschichten zwischen den einzelnen Embryosäcken verdrängt und aufgelöst. Ihre

Endosperme vereinigen sich zu einem einheitlichen Zellkörper. In Abb. 14 sind drei Embryonen verschiedener Entwicklungsstadien sichtbar, die alle in denselben Endospermkörper vordringen. Im obern Teil des Fruchtknotens sind die Grenzen zwischen den drei Endospermen noch deutlich vorhanden, während sie an der Basis schon weitgehend verschmolzen sind.

Auf Taf. 4, Fig. 1, ist ein Querschnitt durch die obere Hälfte eines Fruchtknotens dargestellt. Er zeigt fünf Embryosäcke, die mit Endosperm erfüllt sind. In die zwei mittleren Embryosäcke sind bereits die Proembryonen vorgedrungen, und die Grenzen zwischen diesen beiden Embryosäkken sind zum Teil schon verwischt.

Anschliessend an die allgemeine Besprechung der Endospermentwicklung sei noch auf eine Abnormität hingewiesen, die zweimal beobachtet wurde (vgl. Tafel 3, Fig. 6). In dem blasig aufgetriebenen Kopf eines Embryosackes findet sich ein sechsgliedriger Proembryo, der ringsum von Zellen umgeben ist. Er zeigt eine merkwürdig gestauchte Form und ist, wie der Vergleich mit andern

Abb. 13.

rater 5, Fig. 6). In dem blasig aut-
getriebenen Kopf eines Embryo-
sackes findet sich ein sechsgliedri-
ger Proembryo, der ringsum von
Zellen umgeben ist. Er zeigt eine
merkwürdig gestauchte Form undSc. atropurpurea. a) Proembryo in das
Endosperm eindringend. Vergr. 390:1.
b) Spitze des nebenstehenden Proem-
bryos. Die endständige Embryokugel be-
ginnt sich vom Suspensor zu differen-
zieren. Vergr. 1370:1. (Bei der Wieder-
gabe auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

Proembryonen ungefähr desselben Stadiums zeigt, bedeutend kürzer. Die Scheitelzellen des dargestellten Proembryos scheinen zu degenerieren. Die Zellen aber, die zwischen dem Proembryo und der Embryosackwand liegen, sind nach ihrem ganzen Charakter typische Endospermzellen. Es kann also auch im *Kopfe* des Embryosackes Endosperm gebildet werden. Das ist offenbar dann der Fall, wenn der primäre Bevor ich in der Beschreibung der Weiterentwicklung des Endosperms fortfahre, seien die ersten Stadien der Embryoentwicklung nachgeholt.

Ehe sich die befruchtete Eizelle, die *Keim*zelle, zur ersten Teilung anschickt, macht sie ein Ruhestadium durch. Sie umgibt sich mit einer Membran und beginnt danach stark zu wachsen. Sie erreicht etwa das Doppelte ihrer ursprünglichen Grösse und erhält gleichzeitig eine keulenförmige Gestalt, indem sie sich in den Embryosackraum hinein verlängert (Taf. 3, Fig. 1).

Den Verlauf der ersten Teilung der Keimzelle konnte ich nicht beobachten. Aus den nachfolgenden Stadien geht aber hervor, dass sie durch eine Längswand erfolgt sein muss (Taf. 3, Fig. 2, 3 und 7). Erste Teilungen von angiospermen Keimzellen durch eine Längswand sind verhältnismässig selten. Es wurde dieser Vorgang wohl von Treub (1881, 1883) bei Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) und Loranthus pentandrus (Dendrophthoe pentandra) zum ersten Male eingehend beschrieben. Nach Treub hat indessen schon Griffith (1838, 1844) die Längsteilung der Keimzelle bei andern Loranthaceen, Loranthus bicolor (Dendrophthoe falcata Ettingsh.), Loranthus scurrula und Loranthus globosus (Macrosolen cochinchinensis) festgestellt.

Die beiden aus dem ersten Teilungsschnitt hervorgehenden Tochterzellen verlängern sich weiterhin stark. Der ersten Längsteilung folgen mehrere Querteilungen nach. So entsteht ein langer *Proembryo*, der aus einer doppelten Zellreihe besteht. Ihre Zellen verlängern sich zu einem langen, fadenförmigen Suspensor, der die beiden scheitelständigen Zellen und die aus ihnen entstehende eigentliche Embryoanlage gegen die Basis des Embryosackes hinunterschiebt, wo unterdessen die Endospermentwicklung begonnen hat (Taf. 3, Fig. 4).

Der Proembryo hat sehr zarte, sich nur schlecht färbende Membranen (Taf. 3, Fig. 4, 5, 8). Er füllt den verengten Teil des Embryosackes fast vollständig aus. An dessen Wand und ebenso an der Oberfläche des Proembryos ist ein ganz dünner Plasmabelag vorhanden (Taf. 3, Fig. 4). Auf dem Querschnitt durch einen Griffel (Taf. 3, Fig. 9) ist die Lage des Proembryos im Griffelkanal ebenfalls deutlich zu ersehen.

Der Suspensor besteht aus mehreren Etagen zu je zwei Zellen. Die beiden Zellen einer Etage verlängern sich immer gleichmässig, sie sind zylinderförmig und schliessen eng aneinander. Für Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) gibt Treub (1881) eine mehr oder weniger starke Drehung des Suspensors an. Eine solche Drehung konnte ich bei Sc. atropurpurea nie bemerken (Taf. 3, Fig. 4).

Der Bau des Suspensors, seiner einzelnen Zellen, sowie ihrer Kerne, geben keine Anhaltspunkte dafür, dass der Suspensor bei Sc.



Abb. 14.

Sc. atropurpurea. 3 Embryosäcke mit Embryonen. Ihr Inhalt im unteren Teile nicht mehr gegeneinander abgegrenzt. Vergr. 250:1.



Abb. 15. Sc. atropurpurea. 2 Proembryonen im Griffelkanal. Vergr. 250:1.

2

atropurpurea in besonderem Masse für die Ernährung der Embryoanlage zu sorgen hätte. Seine Aufgabe ist in der Hauptsache damit erfüllt, dass er die Embryoanlage in das Endosperm hinunterführt. Diese Art von Suspensoren bezeichnet Schnarf (1927) als Versenkungssuspensoren.

Nicht alle Eizellen werden von Pollenschläuchen erreicht und befruchtet. Die Zahl der Proembryonen, die in das Endosperm eindringen, ist aber mit durchschnittlich vier pro Griffel nicht zu hoch angegeben. Nur ganz selten findet man, dass nur ein einziger Proembryo in das Endosperm eingedrungen ist. In Abb. 15 sind zwei Proembryonen im Griffelkanal abgebildet, die sich etwa im gleichen Entwicklungsstadium befinden.

Nach dem Eindringen der Proembryonen in das im Antipodialende des Embryosackes ausgebildete Endosperm beginnt die Weiterentwicklung der Embryoanlage. Die über den beiden gerundeten Scheitelzellen liegende Etage des Suspensors beginnt sich durch Längsteilung ihrer beiden Zellen zu verdoppeln (Abb. 13 b). Eine Teilung der Scheitelzellen selbst unterbleibt zunächst. Die Differenzierung der Embryoanlage erfolgt in mehr oder weniger grossem Abstande vom Grunde des Embryosackes. An verschiedenen Proembryonen war die Differenzierung der Embryoanlage erst kurz vor dem Auftreten ihrer Scheitelzellen am Grunde des Embryosackes erfolgt (Abb. 14). Der Proembryo durchstösst hierauf das Endosperm und wird erst an der Wand des Embryosackes in seinem Wachstum aufgehalten. Der Embryosack selbst hat sich in der Zwischenzeit ebenfalls bedeutend nach unten verlängert. Der Komplex der kollenchymatischen Zellen setzt seinem Weiterwachsen zunächst eine Grenze, so dass letzten Endes dieser Komplex auch das Wachstum des Proembryos aufhält.

Aus der Form der Zellen der Embryoanlage kann man erkennen, dass sich diese mit ziemlicher Gewalt an die Wand des Embryosackes anpresst. Ihre Zellen beginnen sich am Grunde des Embryosackes stark zu vermehren. Sie bilden bald eine förmliche Scheibe kleiner, ganz mit Plasma gefüllter Zellen, die sich gegenüber den Endospermzellen dunkler färben. Die Zellen des Suspensors verschwinden allmählich vollkommen im Endosperm; sie werden resorbiert.

Ungefähr auf diesem Stadium der Embryonenentwicklung wird der Griffel abgeworfen. Der Fruchtknoten beginnt ein intensives Wachstum, er schwillt an, und seine Gewebe verschliessen die nach dem Abwerfen des Griffels zunächst noch oben offenen Embryosäcke.

Griffith (1844) hatte für Loranthus globosus (Macrosolen cochinchinensis) angegeben, dass der Embryo ein zusammengesetzter Organismus sei, der aus der Vereinigung der verschiedenen ins Endosperm eingedrungenen Embryonen entstehe. Treub (1881) lehnte nach der Untersuchung derselben Pflanze die Annahme von Griffith, dass der Keim des reifen Samens aus verschiedenen Embryonen bestehe, bestimmt ab und wies die Degeneration der überzähligen Embryonen nach. Ich konnte bei Sc. atropurpurea ein Zusammenwachsen von Embryonen im Endosperm ebenfalls nicht beobachten. Im Gegenteil fiel auf, dass sich die Mehrzahl der Embryonen desselben Endosperms in einem mehr oder weniger starken Zustande der Degeneration befanden. Das ist auf Taf. 5, Fig. 1—11, sehr deutlich zu sehen. Es bleibt immer nur der Embryo übrig, der sich am raschesten und kräftigsten entwickelt. Auf Taf. 5, Fig. 1—6, ist eine fortlaufende Schnittserie durch einen Endospermkörper dargestellt. Das Endosperm ist vollkommen einheitlich. Man findet in ihm fünf Embryonen, die durch ihre dunklere Färbung sofort auffallen.

Von den mehreren Embryonen der jungen Frucht degenerieren allmählich alle bis auf einen einzigen. Man findet im allgemeinen nur solange degenerierende Embryonen, bis der zur völligen Ausbildung gelangende Embryo die erste Andeutung von Kotyledonen zeigt. In späteren Stadien sind sie schon alle aufgelöst.

Das weitere Wachstum des Endosperms erfolgt zuerst in die Breite, danach erhält es eine fast kreisrunde Form (Taf. 4, Fig. 2 und 3). Der Embryo besteht zu diesem Zeitpunkt in seiner Scheitelpartie, aus der später die Kotyledonen hervorgehen, aus kleinen, dicht mit Plasma gefüllten Zellen, die einen grossen Kern besitzen und sich intensiv zu teilen scheinen. Die basale Hälfte des Embryos ist aus langen Zellen mit spärlicherem Inhalt zusammengesetzt. Mit seinem Scheitel liegt der Embryo am unteren Rande des Endosperms. Allmählich beginnt dann das Endosperm um den Embryo herumzuwachsen, bis dieser vollständig umgeben und schliesslich zentral im Endosperm eingebettet ist (Taf. 4, Fig. 5). Das Endosperm wächst hernach noch weiter nach unten, ohne mehr in die Breite zu wachsen. Um dies zu ermöglichen, muss der Komplex der kollenchymatischen Zellen, der im Laufe des Wachstums zu einem Polster ausgestaltet worden ist, aus dem Wege geräumt werden. Meistens wächst das Endosperm seitlich an diesem Polster vorbei, das Hindernis auf diese Weise beiseiteschiebend. Gelegentlich scheint dem Endosperm die Kraft zu fehlen, das Polster abzudrängen. In diesem Fall wächst sodann der Embryo durch das Endosperm hindurch, durchstösst und zerstört das Polster und wächst in dem darunterliegenden Gewebe weiter (Taf. 4, Fig. 9 und Taf. 5, Fig. 12-14). Sind in einem Endospermkörper noch mehrere Embryonen in dem gleichen Ausbildungsstadium vorhanden, wie das in Fig. 7-11 der Taf. 5 dargestellt ist, und ist aus diesem Grunde das Endosperm nicht in der Lage, das Polster zu verdrängen, dann besteht ebenfalls die Tendenz, dass einer der Embryonen. und zwar der am weitesten im Wachstum fortgeschrittene, den Endospermkörper durchwächst. In den Fig. 9 und 10 ist ein Embryo dargestellt, der die untere Grenze des Endosperms bereits erreicht hat. Er ist im Begriff, in das Polster hineinzuwachsen.

Ähnliches ist auch zuvor bei anderen Loranthoideen festgestellt worden. So gibt Treub (1881) an, dass bei Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis) nach dem Vordringen eines Embryos in das Endosperm dieses den Embryo umwachse und an Umfang bedeutend zunehme. In der Folge soll das weitere Wachstum des Suspensors den Embryo wieder aus dem Endosperm herausführen und dieser in den Schichten, die unterhalb des Endosperms liegen, weiterwachsen. Später würde sich der Suspensor zwischen Endosperm und Embryokörper spiralig aufrollen und das Endosperm wieder um den Embryo herumwachsen, bis dieser wieder vollkommen von ihm umschlossen sei. Sehr wahrscheinlich sind als Ursache für diese eigenartigen Wachstumserscheinungen bei *Macrosolen cochinchinensis* ebenfalls Ernährungsschwierigkeiten anzunehmen, die durch die sehr stark ausgebildete Kollenchymscheide, über welcher die Embryosäcke liegen, ver-



Sc. atropurpurea. Embryonen und Endosperm verschiedener Entwicklungsstufen. Vergr. a) und b) 60:1, c) und d) 20:1. (Bei der Wiedergabe auf ½ verkleinert.)

ursacht werden. Die interessante Angabe Treubs würde eine eingehende Nachuntersuchung wohl lohnen.

Die Organbildung erfolgt am Embryo von Sc. atropurpurea erst auf späteren Stadien der Fruchtbildung. Vor allem sind später die Kotyledonen zu erkennen, in denen je ein Leitbündel verläuft (vgl. Taf. 4, Fig. 6). Die Kotyledonen liegen so dicht aneinandergepresst, dass sie sich gegenseitig abplatten. Das Hypokotyl wächst später aus dem Endospermkörper heraus. Leider fehlten im Untersuchungsmaterial die ältesten Stadien, an denen die letzten Entwicklungsvorgänge der Embryonen hätten verfolgt werden können. In Abb. 16 sind verschiedene Ausbildungsstadien von Embryonen dargestellt, um ihre Lage im Endosperm deutlich zu machen.

Die reife Frucht von Sc. atropurpurea ist verkehrteiförmig bis keulenförmig, sie wird 8 bis 9 mm lang und ist im oberen runden Teil 2½ bis 3½ mm dick. In dem oberen runden Teil liegt der « Samen », der im Querschnitt vierkantig ist (Taf. 4, Fig. 6). Er hat die Form eines vierkantigen Trichters und besitzt ein verholztes Stielchen, das an seiner Basis mit dem Blütenstiel verbunden ist. Die Blütenachse ist am Aufbau der Frucht stark beteiligt. Ein Längsschnitt durch eine noch nicht völlig reife Frucht orientiert uns über ihre verschiedenen Schichten und Gewebe (Taf. 4, Fig. 6). In der Mitte der Frucht ist der keilförmige Endospermkörper, in dessen Zentrum der Embryo liegt. Zu seiner Linken ist das Polster der kollenchymatischen Zellen, das durch das Endosperm verdrängt wurde. Das Endosperm wird von dem Endocarp umhüllt. Dieses setzt sich nach unten in einem Stiel fort, der in späteren Stadien verholzt. Das auf das Endocarp folgende Mesocarp besteht aus zwei deutlich unterscheidbaren Schichten. Die innere Schicht besteht aus grossen, die äussere aus kleinen schmalen, fast spindelförmigen Zellen. In späteren Stadien verschleimt die innere Schicht vollkommen, sie bildet die Viscinschicht. Die Zellen der äusseren Schicht enthalten nach Docters van Leeuwen (1931) einen zuckerhaltigen Saft (Taf. 4, Fig. 8). In dem abgebildeten Stadium umgibt das Mesocarp das Endocarp in zwei langen, schmalen Strängen, dessen Enden sich im oberen Teil der Frucht nähern, ohne sich jedoch zu vereinigen. Es bleibt immer eine schmale Zone parenchymatischer Zellen zwischen ihnen bestehen. Nach aussen folgt das Exocarp, das an der reifen Frucht lederartig wird, und die Epidermis, deren äussere Zellen eine starke Kutikula aufweisen.

Die Verbreitung von Sc. atropurpurea erfolgt nach Docters van Leeuwen (1931) durch früchtefressende Vögel. Nach dem Passieren des Darmtraktus bleiben die noch von Schleim aus der Viscinschicht der Frucht umgebenen « Samen » auf Unterlagen hängen.

Bei der Keimung wächst aus dem « Samen » ein dünnes, drahtförmiges Hypokotyl heraus, das sich der Unterlage entgegenkrümmt; die Keimblätter bleiben zunächst noch im Endosperm stecken.

III. Untersuchungen an Dendrophthoe pentandra Miq.

1. Geographische Verbreitung.

Die Verbreitung von Dendrophthoe reicht nach Danser (1931) vom Himalaja westwärts bis zum tropischen Afrika und im Osten bis Australien, sie ist somit die am weitesten verbreitete Gattung der Loranthoideen Australiens und Asiens. In der Familie der Loranthaceen wird sie nur noch durch Viscum und Korthalsella übertroffen. Danser (1931) unterscheidet bei Dendrophthoe siebzehn verschiedene Spezies. Unter diesen ist D. pentandra wiederum am häufigsten.

2. Habitus und Standort.

D. pentandra ist nahezu unbehaart, doch tragen die jungen Teile, insbesondere die Infloreszenzen, einen dichten, wolligen Besatz von Sternhaaren. Diese verlieren sich während des Wachstums mehr oder weniger stark, so dass Blüten und Früchte zuletzt fast ganz kahl erscheinen. Die Farbe der Sternhaare ist grau bis weiss, selten bräunlich.

Die Blüten stehen einzeln oder einige zusammen in den Blattachseln. An blattlosen Nodien findet man mitunter bis zu 20 Blüten, die zu einem lockerährigen Blütenstand vereinigt sind. Jede Blüte besitzt einen kurzen Stiel und erreicht in ausgewachsenem Zustande eine Länge von 20 bis 30 Millimetern. Die Knospe hat die Form einer umgekehrten Keule, vor dem Aufblühen ist sie an der Basis angeschwollen, nach vorn zylindrisch (Abb. 17 a). Die Corolla springt am Scheitel mit fünf Zipfeln auf, die anfangs wagrecht abstehen und sich später nach unten umbiegen (Abb. 17b). Die fünf Kronblätter sind zu einer Röhre verwachsen. Die Filamente der fünf Antheren sind bis auf einige wenige Millimeter an ihrer Spitze mit der Krone verwachsen. Der freie Teil der Filamente ist kurz und flach. Die Antheren sind basifix, oben stumpf und nur wenig breiter als die Filamente. Die Stellung der Antheren ist superponiert. Die einzelne Anthere besteht aus zwei Thecen mit je zwei Pollensäcken, die sich durch je einen Spalt nach dem Griffel hin öffnen. In der geöffneten Blüte sind die Antheren zuerst eng an den obersten Teil des Griffels angepresst. Die Farbe der Blüte ist nach Docters van Leeuwen (1931) mehr rot als gelb.

Der Griffel ist kräftig, fadenförmig. Er endigt in einer knopfförmigen Narbe von etwa doppelter Dicke. Seine Länge entspricht ziemlich derjenigen der ausgewachsenen Knospe. In der offenen Blüte steht die Narbe etwas höher als die Antheren, so dass diese den unteren Rand der Narbe gerade noch berühren (Abb. 17 b). Die bestäubungsbereite Narbe ist mit einem klebrigen Sekret bedeckt.

Fällt nach der Anthese die vertrocknete Blütenkrone ab, so artikuliert der Griffel, ebenso wie bei *Sc. atropurpurea*, nicht sofort. Der Blütenstiel dreht sich nach der Bestäubung abwärts, so dass die Corolla nach einer gewissen Zeit als Ganzes über die Narbe hinweg abgeworfen werden kann.

Am Grunde der Blüte rings um die Basis des Griffels befindet sich ein Honigring, der sehr viel Honigsaft absondert. Nach Docters van Leeuwen (1931) ist die Knospe kurz vor dem Aufblühen oft bis zur Hälfte mit Honigsaft gefüllt.

Der Fruchtknoten ist unterständig. Seine Form ist zylindrisch bis kegelförmig. An seinem oberen Rande sind fünf unregelmässige Zipfelchen sichtbar (Abb. 17 c). Die Früchte sind stumpf-eiförmig. Der « Samen » liegt im weiten, oberen Teil der Frucht. Das Mesocarp ist schleimig, das Exocarp ledrig (Abb. 17 c).

In Blattform und Blattgrösse, ebenso in Blütenform und Blütengrösse ist *D. pentandra* äusserst variabel. Dies mag mit ein Grund dafür sein, dass man D. *pentandra* unter so vielen verschiedenen Bezeichnungen (vgl. S. 7) in der Literatur findet.

Auf Java trifft man *D. pentandra* sehr häufig im Kulturland, in Gärten und am Waldrand der niederen Lagen an. Im Walde ist *D. pentandra* seltener zu finden und dann nur hoch in den Baumkronen. Der Parasit bildet sehr kräftige, grosse Büsche, die bis zu drei Meter im Durchmesser erreichen. In der Wahl der Wirtspflanzen







scheint D. pentandra nicht wählerisch zu sein. In der Hauptsache trifft man sie auf dikotylen Bäumen und Sträuchern an. Junge Pflanzen findet man nach Docters van Leeuwen (1931) auch auf verschiedenen Monocotylen und selbst auf grösseren Farnen, wie z. B. Angiopteris; jedoch entwickelt sich der Parasit auf diesen Wirten nur selten zu grösseren Pflanzen. Auch D. pentandra kommt häufig auf anderen Loranthoideen, wie z. B. auf Scurrula, vor. Körnicke (1910) schreibt, dass das Vorhandensein von harzigen oder bitteren Stoffen, wie z. B. von bitteren Milchsäften in den Wirten, ein Hindernis für das Gedeihen von D. pentandra als Parasit sei.

3. Das Andröceum und die Entwicklung des Pollens.

Die normale Zahl der Antheren beträgt fünf, doch kommen gelegentlich Abweichungen von dieser Grundzahl vor. Die Filamente sind zum grössten Teil mit dem Perigon verwachsen, nur ein kurzes Stück unterhalb der Antheren ist frei. Die Stellung der Antheren ist superponiert. Jede Anthere besteht aus zwei Thecen mit je zwei Pollensäcken. In jungen Stadien sind Antheren, Griffel und Perigonblätter dicht zusammenschliessend (vgl. Abb. 18). Erst etwa zu der Zeit, in der der Pollen reif wird, beginnt sich dieser Komplex aufzulockern. Die Trennung geht auf die Weise vor sich, dass sich zuerst die Antheren von den Blütenblättern und hernach die Antheren voneinander lösen. Die Trennung erfolgt von innen und aussen gleichzeitig (Abb. 19).

Die Pollensackwand ist normal aus Epidermis, Faserschicht, der zu verdrängenden Schicht und dem Tapetum aufgebaut. Während bei Sc. atropurpurea die Epidermiszellen beim Wachstum der Faserschicht tangential stark gedehnt und selbst mehr oder weniger stark auseinandergerissen werden, bleiben sie bei *D. pentandra* vollkommen zusammenhängend. Die Faserschicht ist bei *D. pentandra* nicht so gut entwickelt wie bei Sc. atropurpurea. Das Tapetum ist immer einschichtig. Seine grösste Ausdehnung erfährt es zur Zeit der Tetradenbildung. Die Auflösung des Tapetums in die einzelnen, einkernig gebliebenen Tapetenzellen erfolgt erst sehr spät. Vielfach ist das Tapetum als Ganzes noch vorhanden, wenn die Tetraden schon in die einzelnen Pollenkörner auseinanderfallen.

Auffallend gross war in dem untersuchten Blütenmaterial die Anzahl steriler und halbsteriler ganzer Antheren und einzelner Pollensäcke. In verschiedenen Knospen war über die Hälfte der Pollensäcke steril. In einigen Pollensäcken konnte ich auch eine Unterteilung des sporogenen Gewebes durch sterile Zellgruppen feststellen, doch kommt diese Unterteilung oder Fächerung nicht allgemein vor, wie das bei Dendrophthoe locellata Dans., Amyema gravis, Viscum articulatum und anderen Loranthaceen der Fall zu sein scheint.



Abb. 18. D. pentandra. Querschnitt durch eine Knospe. Vergr. 65:1.



Abb. 19.

D. pentandra. Trennung der Antheren durch Auflösung der zwischenlie-genden Zellschichten. a) kurz vor der Trennung; b) die Trennung beginnt von innen und aussen. Vergr. zirka 250:1.

Die Entwicklung des Pollens erfolgt innerhalb eines Pollensackes vollkommen gleichmässig, doch bestehen Unterschiede zwischen den einzelnen Antheren einer Blüte. Im Stadium der ruhenden Pollenmutterzellen liegen die einzelnen Zellen dicht aneinander. Die Anzahl der Pollenmutterzellen, die im Querschnitt eines Pollensackes getroffen werden, ist grösser als bei Sc. atropurpurea. Da die Pollenentwicklung bei D. pentandra ähnlich verläuft wie bei Sc. atropurpurea, kann auf eine eingehende Darlegung des allgemeinen Verlaufes verzichtet werden. Die Figur 21 von Taf. 1 zeigt die Gemini in der Diakinese der Pollenmutterzellen. Kernmembran und Nukleolus sind noch vorhanden. Die Gemini sind grösser als bei Sc. atropurpurea, ihre Anzahl beträgt acht.

Leider waren die Stadien der heterotypischen Teilung nur sehr spärlich zu finden. In der Anaphase konnte ich die Zahl der Chromosomen wieder mit diploid = 16 und haploid = 8 feststellen. Fig. 23 der Taf. 1 zeigt die Anordnung der Chromosomen in der Anaphase in Polansicht. Sie sind meist in einem Kreis, doch nicht so deutlich angeordnet wie bei Sc. atropurpurea. Die Chromosomen sind ebenfalls klein, immerhin etwas grösser als bei Sc. atropurpurea. Unterschiede in Form und Grösse der Chromosomen desselben Genoms konnte ich nicht bemerken. Die Interphase, die nur von sehr kurzer Dauer ist, wird durch die Figuren 22 und 24 von Taf. 1 belegt. In der homöotypischen Teilung stehen die Achsen der Kernteilungsfiguren senkrecht aufeinander. Die achromatischen Figuren sind nur schwach zu erkennen (Taf. 1, Fig. 25). Nach der homöotypischen Teilung beginnen sich die Pollenmutterzellen, die an Volumen stark zugenommen haben, abzurunden. Sie verbleiben aber bis zum Stadium der Pollentetraden im festen Verband.

Die vier durch die homöotypische Teilung entstandenen Kerne sind in den Ecken eines Tetraeders angeordnet (Taf. 1, Fig. 26). Die Bildung der Zellwände geht in gleicher Weise vor sich wie bei *Sc. atropurpurea*. Auch hier bilden sich zuerst um die vier Tetradenkerne Plasmaanhäufungen (Taf. 1, Fig. 27), die Plasmastränge zwischen den einzelnen « Tetradenzellen » werden immer schmäler und zuletzt unterbrochen (Taf. 1, Fig. 27, 28). Die Trennung erfolgt zuerst in der Mitte, am längsten bleiben die Verbindungen am Rande bestehen. Nun beginnen die entstandenen Zellen intensiv zu wachsen, sie nehmen allmählich die charakteristische dreiarmige Form der Pollenkörner an (Taf. 1, Fig. 29, 30). Ist diese endgültige Form erreicht, dann wird die immer noch vorhandene Wand der Pollenmutterzelle gelöst und die Pollenkörner werden frei. Die Form der Pollenkörner ist derjenigen von *Sc. atropurpurea* sehr ähnlich, nur etwas gedrungener (vgl. Abb. 20). Die Exine des Pollenkorns bleibt vollkommen glatt, ohne jegliche Skulptur.

Ein grosser Teil der Pollenkörner ist geschrumpft und bleibt steril.

In seiner Arbeit « Observations sur les Loranthacées. 4. Loranthus pentandrus L. » hat Treub (1883) als Erster die Entwicklung des Gynaeceums und des Embryos von Dendrophthoe pentandra Miq. untersucht. Sie bildet die Fortsetzung vorangegangener Studien (1881, 1882) über die Entwicklung des Gynaeceums und des Embryos von Viscum articulatum, Loranthus sphaerocarpus (Macrosolen cochinchinensis),



Abb. 20. D. pentandra. Fertige Pollenkörner. Vergr. zirka 375:1.

Lepeostegeres gemmiflorus und Loranthus repandus (Scurrula atropurpurea). So wird es ihm möglich, schon einleitend festzustellen : « Déjà maintenant il se trouve que j'ai eu raison; pour ce qui est de la dégradation de son gynécée, le Loranthus pentandrus ressemble tout à fait à un Viscum. A plusieurs égards cette espèce est intermédiaire, d'autre part, entre le Loranthus sphaerocarpus et le Loranthus europaeus. » Meine Nachuntersuchungen haben die Angaben T r e u b s zum grössten Teil bestätigt, grundlegende Unterschiede zu den Resultaten seiner Beobachtungen haben sich nicht ergeben. Wo Abweichungen von den Angaben T r e u b s sich ergaben, bedeuten sie zumeist Aufschlüsse, die mit den einfacheren Untersuchungsmethoden der Achtzigerjahre des letzten Jahrhunderts eben noch nicht erzielt werden konnten.

Die Entwicklung des sporogenen Gewebes geht bei *D. pentandra* in gleicher Weise vor sich, wie bei *Sc. atropurpurea*. Die Makrosporen entstehen wiederum nicht in besonderen Samenanlagen, sondern wie bei *Sc. atropurpurea*, direkt im Gewebe des unterständigen Fruchtknotens. Ein Schnitt durch ganz junge Knospen zeigt zwei Karpelle (Abb. 21). Diese verwachsen auf ihrer ganzen Länge miteinander und mit dem Blütenboden zu einem einheitlichen Gewebekomplex. Die Verwachsungsnähte sind gut zu erkennen. In den ersten Stadien der Verwachsung verbleibt zwischen den beiden Karpellen ein schmaler, sich unten etwas erweiternder Spalt, der aber bald gänzlich verschwindet. An der oberen Verwachsungsstelle entsteht das Narbengewebe. Die Epidermiszellen der Narbe wachsen später zu Papillen aus



Abb. 21. D. pentandra. Längsschnitt durch eine junge Knospe, die Karpelle sind noch nicht verwachsen. (Nach Treub.) Vergr. 40:1. (Abb. 22). Am basalen Ende der Karpelle befindet sich als kleine Ausbuchtung die Ovarhöhle. Unterhalb ihrer Epidermis entwickeln sich die Embryosackmutterzellen.

Ein Längsschnitt durch eine etwas ältere Knospezeigt einen schmalen Griffelkanal (Abb. 23a, 24a). An seinem unteren Ende hat sich die Ovarhöhle inzwischen stark erweitert. Sie ist bei *D. pentandra* bedeutend grösser und stärker ausgeprägt als bei *Sc. atropurpurea* (Abb. 5a) und stellt eine wirkliche Höhlung dar, während bei *Sc. atropurpurea* nur die Andeutung einer Höhlung vorhanden ist. Der Griffelkanal ist bei *D. pentandra* ebenfalls bedeutend breiter.

Die Epidermiszellen, die die Ovarhöhle auskleiden, zeigen gegenüber denen von Sc. atropurpurea gewisse Unterschiede. Sie sind grösser und

ganz mit Cytoplasma angefüllt und zeigen in ihrem Inneren keine Gerbstoffe, wie ich sie bei Sc. atropurpurea gefunden habe.

Unterhalb des Archespors bildet sich, wie bei Sc. atropurpurea, ein Komplex kollenchymatischer Zellen. Er ist bei D. pentandra etwas umfangreicher als bei Sc. atropurpurea. Über seine Bedeutung ist schon für Sc. atropurpurea eingehend die Rede gewesen.

Beim Studium etwas älterer Knospen bemerkt man starke Veränderungen in den subepidermalen Regionen. Fast alle Zellen dieser Schichten haben sich stark verlängert, sie sind schmal, fast spindelförmig geworden (Abb. 24 b), sie sind Archesporzellen. Ihre Zahl ist sehr gross grösser noch als bei Sc. atropurpurea. Auf diesem Stadium beginnt sich die Basis der Ovarhöhle auf einer Seite ganz schwach vorzuwölben, so dass die Archesporzellen auf einer schwach angedeuteten Vorwölbung entstehen (Abb. 24 c). Treub hat diese Erscheinung als Tendenz zur Ausbildung einer Plazenta gedeutet (1883, S. 185) : « C'est comme une tendance à produire un mamelon placentaire qui se fait jour. » Im weitern Verlauf der Entwicklung unterbleibt aber die Ausbildung einer eigentlichen Plazenta doch. Die sich stark verlängernden Archesporzellen wachsen alle in der Richtung nach der Ovarhöhle hin. Da sie hyphenartig durcheinanderwachsen, konnte ich die Entstehung der Embryosackzellen wieder nicht lückenlos verfolgen (Abb. 24 b). Ich glaube aber sagen zu dürfen, dass sie bei *D. pentandra* gleich verläuft wie bei *Sc. atropurpurea*.

Auch in der Weiterentwicklung der Embryosäcke stimmen die beiden von mir untersuchten Vertreter der *Loranthoideen* vollkommen überein. Sie wachsen wieder aus dem Fruchtknoten in das Griffel-

gewebe herauf und werden hier in den seitlich neben dem Griffelkanal liegenden stärkeführenden Schichten getroffen.

Die Zahl der bei D. pentandra zur Ausbildung kommenden Embryosäcke ist grösser als bei Sc. atropurpurea. Treub gibt ihre Zahl mit 5--8, im Durchschnitt 6-7, an. Ich habe in den Griffeln von 10 Knospen, die sich kurz vor dem Aufblühen befanden, die Embryosackscheitel mit Eiapparaten gezählt und fand maximal 12 Eiapparate im Griffelgewebe. Bei einer durchschnittlichen Griffellänge von 17,55 mm wachsen die Embryosäcke im Griffelkanal im Durchschnitt 7,09 mm hoch empor. Wie aus der nebenstehenden Tabelle zu ersehen ist, gehen die Eiapparate in vielen Fällen weit über die halbe



Abb. 22. D. pentandra. Narbenpapillen. Vergr. zirka 250:1.

Höhe des Griffels hinaus. Als extremen Fall fand ich in einem Griffel von 15,5 mm Länge den obersten Eiapparat nur noch 4,5 mm unterhalb der Narbe. Die Höhe, bis zu der einzelne Embryosäcke im Griffelkanal aufsteigen, ist gegenüber *Sc. atropurpurea* bedeutend grösser, doch nicht so gross wie bei *Dendrophthoe falcata*, wo sie Griffith (1838, 1844) dicht unter der Narbe vorfand.

Ein grösserer Teil der zahlreichen Embryosackmutterzellen bleibt ungeteilt noch längere Zeit bestehen. Sie werden später allmählich aufgelöst und verschwinden erst dann vollständig, wenn sie durch die Embryosäcke, die sich in ihrer unteren Hälfte stark verbreitern, verdrängt werden. Die Ovarhöhle bleibt lange Zeit offen. Sie schliesst sich etwa zu dem Zeitpunkt, an dem die Embryosäcke in das Griffelgewebe eindringen.

Wie bei Sc. atropurpurea findet man die Eiapparate, die sich in der Spitze der Embryosäcke entwickeln, immer im Griffelkanal selbst.

Block	Präparat	Länge des Griffels in mm	Anzahl der im Griffel gefundenen Embryosäcke	Entfernung des Embryosack- scheitels von der Griffel- basis in mm	Mittlere Höhe des Embryosack- scheitels im Griffel in mm
74/8 c 1. Blüte	h. k.	18	$ \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \\ 6 \\ 7 \\ 8 \end{array} $	7 9 9,25 7,25 8 5 5	7,312
74/8 c 2. Blüte	q.	15,75	1 2 3	8 2,75 3	4,583
75/8 c 1. Blüte	n.	17,75	$ \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \\ 6 \end{array} $	$ \begin{array}{r} 10,50 \\ 6,50 \\ 6,75 \\ 9 \\ 7 \\ 8,50 \\ \end{array} $	8,041
75/8 c 2. Blüte	n. o. p.	16,50	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 1	$\begin{array}{c} 3\\ 10,50\\ 11\\ 11,25\\ 9,50\\ 5.50\\ 8,75\\ 12\\ 7.25\\ 7,50\\ 8.25\\ 9\end{array}$	8,625
75/8 c 3 Blüte	о. p. q.	18	$ \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \\ 6 \\ 7 \\ 8 \\ 9 \\ 10 \\ 10 \\ \end{array} $	$11 \\ 11,25 \\ 11 \\ 11,25 \\ 9,75 \\ 5,25 \\ 6,50 \\ 8 \\ 4,50 \\ 7,75$	8,625

Lage	der	Embryosackscheitel	im	Griffelkanal	bei	Dendronhthoe	pentandra	Mig.
------	-----	--------------------	----	--------------	-----	--------------	-----------	------

Block	Präparat	Länge des Griffels in mm	Anzahl der im Griffel gefundenen Embryosäcke	Entfernung des Embryosack- scheitels von der Griffel- basis in mm	Mittlere Höhe des Embryosack- scheitels im Griffel in mm
76/8 c 1. Blüte	m. n.	16	$\begin{vmatrix} 1\\ 2 \end{vmatrix}$	3 3,50	3,25
76/8 c 2. Blüte	k. l. o. p. q.	15,5	$ \begin{array}{c} 1\\ 2\\ 3\\ 4\\ 5\\ 6\\ 7\\ 8 \end{array} $	$11 \\ 10,25 \\ 5,25 \\ 5,75 \\ 5,50 \\ 5 \\ 4,50 \\ 3,50$	6,343
77/8 c 1. Blüte	b. c.	19,25	$ \begin{array}{c} 1\\ 2\\ 3\\ 4\\ 5\\ 6\\ 7\\ 8 \end{array} $	$\begin{array}{r} 8,50\\ 10,25\\ 10\\ 5,75\\ 5,50\\ 5,25\\ 10,50\\ 11\end{array}$	8,343
77/8 c 2. Blüte	b. c. d. f.	18,75	$ \begin{array}{c c} 1\\ 2\\ 3\\ 4\\ 5\\ 6\\ 7\\ 8\\ 9\end{array} $	$2,50 \\ 4 \\ 6.75 \\ 9,50 \\ 9,25 \\ 9 \\ 11,25 \\ 11,75 \\ 12$	8,444
77/8 c 3. Blüte	с. d. e.	20	$ \begin{array}{c} 1\\ 2\\ 3\\ 4\\ 5\\ 6\\ 7\\ 8\\ 9\\ 10\\ 11\\ \end{array} $	$\begin{array}{r} 6,25\\ 12,30\\ 11\\ 8\\ 3,75\\ 8,25\\ 4\\ 6\\ 7\\ 10,50\\ 3,75\end{array}$	7,345

Lage der Embryosackscheitel im Griffelkanal bei Dendrophthoe pentandra Miq.

47

Mittlere Griffellänge: 17,55 mm.

Mittlere Höhe der Embryosackscheitel im Griffelkanal: 7,09 mm.

Dieser ist wie bei Sc. atropurpurea mit verschleimten und in Auflösung begriffenen Zellen angefüllt. Wie sich die Embryosäcke nach oben verlängern, so verlängern sie sich auch nach unten. Hier wird ihrem Wachstum wie bei Sc. atropurpurea wieder durch den Komplex der kollenchymatischen Zellen Einhalt geboten. Die ganze Länge eines vollständig entwickelten Embryosackes kann bis 14 mm und darüber betragen.



Abb. 23.

D. pentandra. a) Ovarhöhle und Griffelkanal einer jungen Blüte. Vergr. 740:1; b) Teilausschnitt aus demselben Präparat. Archesporzellen in den subepidermalen Schichten. Vergr. 1670:1. (Bei der Wiedergabe auf ²/₃ verkleinert.)

Ist die Spitze eines Embryosackes aus dem stärkehaltigen Leitgewebe in den Griffelkanal vorgedrungen, dann bildet sie sich, ähnlich wie bei Sc. atropurpurea, zu einem keulenförmig angeschwollenen Kopf um. In diesem bildet sich der Eiapparat aus (Abb. 25 a). Er zeigt die nämliche Ausbildung wie bei Sc. atropurpurea, so dass sich eine eingehende Beschreibung erübrigt. Das Antipodialende des Embryosackes schwillt ebenfalls, aber in geringerem Masse an, doch zeigt es eher eine flaschenförmige Gestalt. Der Embryosack bietet nun folgendes Bild : Die Spitze ist keulenförmig aufgetrieben, das lange Mittelstück ist schmal, schlauchförmig, und das Antipodialende ist wiederum flaschenförmig angeschwollen.

Die Antipoden konnte ich ebensowenig wie Treub auffinden. Es ist anzunehmen, dass ihre Ausbildung ähnlich wie bei Sc. atropurpurea vor sich geht, und dass sie ebenfalls sehr frühzeitig degenerieren.

5. Bestäubung.

49 -

D. pentandra wird ebenso wie Sc. atropurpurea von Vögeln, insbesondere Dicaeum-Arten, bestäubt, die die Blüten wegen des in reichem Masse vorhandenen Honigsaftes besuchen. Schon bei leichter Berührung springen die Knospen auf und schleudern ihren Blütenstaub weg (Docters van Leeuwen, 1931). Ausser den Loranthusvögeln öffnen Honigvögel, besonders Anthreptes- und Leptocoma-Arten,



Abb. 24.

D. pentandra. a) Griffelkanal mit Ovarhöhle und Archesporzellen. Vergr. 375:1;
 b) und c) Archesporgewebe aus älteren Stadien. Vergr. zirka 200:1. (Bei der Wiedergabe auf ⁴/₅ verkleinert.)

die Knospen, indem sie mit dem Schnabel seitlich in dieselben eindringen. Dabei kommen diese Vögel auch mit den Staubgefässen derart in Berührung, dass die Federn am Schnabelansatz wie mit Blütenstaub bepudert erscheinen. Da die Narben immer etwas über die Antheren herausragen, wird auf diese Weise der Pollen einer Blüte vom Kopf des Vogels auf die Narbe einer neuen Blüte übertragen und so die Fremdbestäubung vollzogen.

Werden Blütenknospen von *D. pentandra* kurz vor dem Aufspringen geöffnet, so sieht man, dass der Pollen schon aus den Antheren entlassen ist. Die Narbe ist nach Docters van Leeuwen (1931) zu dieser Zeit allerdings noch nicht klebrig, also wohl auch noch nicht befruchtungsfähig.

Nach mündlicher Mitteilung von Professor Ernst hat er in Buitenzorg Knospen von *D. pentandra*, die kurz vor dem Aufspringen standen, unterhalb der Narbe durchgeschnitten und dann gebeutelt. Er erhielt trotz des Durchschneidens normal ausgebildete und keimfähige Samen. D. pentandra ist also ebensowohl Selbst- wie Fremdbestäuber. Docters van Leeuwen (1931) rechnet D. pentandra zu den Vogelblumen. Insekten wurden an den offenen Blüten nicht beobachtet, auch die eigenartige Färbung der Blüten und ihre Saftmale sind für Vogelblumen typisch.

6. Befruchtung.

Da die Pollensäcke schon in den noch geschlossenen Blüten aufreissen, findet man auf und zwischen den Narbenpapillen solcher Blüten stets Pollenkörner in grosser Anzahl vor. Dagegen wurde das Auskeimen von Pollenkörnern in der Knospe, im Gegensatz zu Sc. atropurpurea, nicht beobachtet.

Die reifen Pollenkörner sind zweizellig. Die progame Teilung und der Vorgang des Einwanderns der generativen Zelle ins Innere der vegetativen Zelle konnte nicht verfolgt werden. Die Teilung des generativen Kerns in die beiden Spermakerne scheint nicht im Pollenkorn, sondern erst im Pollenschlauch zu erfolgen.

Der Pollenschlauch tritt aus einer der drei Keimporen aus. Sein Eindringen in das Narbengewebe und sein Wachstum im Griffelkanal erfolgen in gleicher Weise wie bei *Sc. atropurpurea*.

Am Scheitel eines Embryosackes staut sich der Pollenschlauch, seine Spitze schwillt keulenförmig an. In der Anschwellung sammelt sich fast das ganze Schlauchplasma. Das Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack und die Vorgänge der Befruchtung konnte ich bei *D. pentandra* nicht einwandfrei beobachten. Aus den spätern Entwicklungsstadien ist zu schliessen, dass irgendwelche Abweichungen vom normalen Befruchtungsvorgang nicht zu erwarten sind, sondern eine normale Doppelbefruchtung stattfindet.

7. Entwicklung des Embryos und des Endosperms.

Die reifen Pollenkörner sind zweizellig. Die progame Teilung und einem Spermakern hervorgegangene *primäre Endospermkern* wandert auch bei *D. pentandra* sehr rasch, noch ehe die befruchtete Eizelle, die Keimzelle, irgendwelche Veränderungen zeigt, nach dem Antipodialende des Embryosackes, das sich in der Zwischenzeit flaschenförmig erweitert hat. Hier beginnt nun wieder die Endospermbildung. Sie erfolgt wie bei *Sc. atropurpurea* nach dem zellulären Typus und geht der Bildung des Embryos weit voraus. Die einzelnen Endospermzellen sind einkernig, im untern Teil des Embryosackes bleiben sie unregelmässig und klein, während sie im obern Teil grösser und gleichmässiger werden.

Die *Keimzelle* macht nach der Befruchtung zunächst ein Ruhestadium durch. Sie umgibt sich mit einer Membran und wächst durch Verlängerung nach unten zu keulenförmiger Gestalt heran (Abb. 25 b). Ihre erste Teilung erfolgt wie bei Sc. atropurpurea durch eine Längswand. In gleicher Weise wie bei Sc. atropurpurea bildet sich sodann durch wiederholte Querteilungen, die der ersten Längsteilung rasch nachfolgen, der Proembryo. Er besteht wieder aus einem langen, dop-



D. pentandra. a) Eiapparat. Vergr. 540:1; b) Keimzelle kurz vor der ersten Teilung. Vergr. 580:1; c) Proembryo. Vergr. 575:1.

pelten Zellfaden, dem Suspensor, und der eigentlichen Embryoanlage, die mit Hilfe des Suspensors in das Endosperm hinabgeschoben wird (Abb. 25 c). Der Proembryo hat ungefähr dieselbe Gestalt wie bei Sc. atropurpurea. Die Etagen der Suspensorzellen bleiben bei D. pentandra kürzer, infolge ihrer grössern Anzahl erreicht der Proembryo indessen dieselbe Länge wie bei Sc. atropurpurea. Die Reste der Synergiden sind an der Basis des Proembryos noch lange als formlose Masse sichtbar. Eine Drehung des Suspensors oder ein Auseinanderweichen der zusammengehörigen Suspensorzellen erfolgt nicht.

Wie bei Sc. atropurpurea verlängert sich der Suspensor so lange, bis die Embryoanlage in das Endosperm hinuntergelangt ist. In mehr oder weniger grossem Abstande vom Grunde des Embryosackes beginnt ihre Differenzierung. Diese geht auf etwas andere Art vor sich als bei Sc. atropurpurea. Während bei dieser nur die Zelletage hinter den beiden Scheitelzellen Anteil an den weiteren Teilungen nimmt und sich durch eine Längsteilung zunächst verdoppelt, wird die Differenzierung der Embryoanlage bei D. pentandra durch wiederholte Teilungen der beiden Scheitelzellen, wie auch der nachfolgenden Etage durchgeführt. Die Anzahl der Teilungsschritte ist verschieden gross, sie beträgt in der Regel 2 bis 4. Alle Teilungen erfolgen zunächst in der Längsrichtung. Die Scheitelzellen teilen sich indessen nicht so häufig wie die Zellen der nachfolgenden bzw. vorangehenden Etage. Die aus diesen Längsteilungen hervorgegangenen Zellen verlängern sich ebenfalls. In der Gruppe der Gipfelzellen verlängern sich aber nur die zentral gelegenen Zellen besonders stark, während die Randzellen in ihrem Wachstum etwas zurückbleiben, so dass ein keilförmiger Embryo entsteht (Taf. 6, Fig. 1-5).

Im weiteren Verlauf seines Wachstums erreicht der Embryo wieder den Grund des Embryosackes, wo sein Wachstum durch die Schichten der kollenchymatischen Zellen aufgehalten wird. Er presst sich mit ziemlicher Gewalt an die Embryosackwand an und bekommt dadurch eine merkwürdig abgeplattete Form (Taf. 6, Fig. 7). Noch stärker betont wird diese Form dadurch, dass die Zellen der zweiten Etage sich rascher teilen und besonders auch intensiver wachsen als die Zellen der Scheitelgruppe, die zuerst den Boden des Embryosackes erreichen. Seine zentralen Zellen bleiben während ziemlich langer Zeit klein und dicht mit Plasma gefüllt (Taf. 6, Fig. 6, 7, 8). Erst wenn der Embryo eine gewisse Ausdehnung erfahren hat, dringt das Endosperm zwischen der Embryosackwand bzw. der Schicht der kollenchymatischen Zellen und dem Embryo vor, so lange, bis der Embryo wieder vollständig vom Endosperm umgeben ist.

Das kollenchymatische Gewebe bleibt am Grunde der Embryosäcke, nachdem alle übrigen dünnwandigen Zellen resorbiert worden sind, in Gestalt eines « Hügels » zurück. Dieser wird im weiteren Verlauf der Endospermentwicklung nicht verdrängt, wie dies bei Sc. atropurpurea dadurch geschieht, dass das Endosperm auf einer Seite an dem Komplex vorbeiwächst. Vielmehr umwächst bei D. pentandra das Endosperm den « Hügel » zu beiden Seiten (Taf. 7, Fig. 1). Indessen kann auch der Fall eintreten, dass das Herabwachsen des Endosperms nur auf der einen Seite des « Hügels » erfolgt (Taf. 7, Fig. 3). Eine Verdrängung des « Hügels » in gleichem Umfange wie bei Sc. atropurpurea erfolgt aber in keinem Falle.

In den meisten Fruchtknoten werden mehrere Embryonen angelegt, die in das Endosperm eindringen. Von diesen kommt aber immer nur ein einziger zur endgültigen Ausbildung. Die Degeneration der restlichen Embryonen erfolgt ziemlich frühzeitig, früher als bei Sc. atropurpurea. So konnte ich in dem Stadium, in dem das Endosperm den Embryo gewissermassen wieder umwächst, immer nur noch einen Embryo auffinden.

Kommt ein seitlich gelegener Embryo zur endgültigen Ausbildung, dann ist seine Form asymmetrisch (Taf. 6, Fig. 8). Ein solcher, allerdings sehr extremer Fall ist auf Taf. 6, Fig. 6, dargestellt. Hier sind die Zellen auf der rechten Seite ganz besonders stark verlängert, da sie nach der Auflösung der Wand des nebenliegenden Embryosackes eine besonders grosse Ausdehnungsmöglichkeit besassen, während der Embryo auf seiner linken Seite durch die Embryosackwand und die darunterliegende Schicht der kollenchymatischen Zellen im Wachstum gehemmt blieb.

Auf Taf. 7, Fig. 4, ist ein Schnitt durch eine ältere Frucht dargestellt. Man sieht hier einen Embryo, der vom Endosperm vollkommen umgeben ist, der Komplex der kollenchymatischen Zellen ist durch das Endosperm etwas verschoben worden. Der Embryo selbst besteht in seinem untern Teil aus einer grossen Zahl kleiner, sich stark färbender Zellen, die dicht mit Plasma gefüllt sind. Die Zellen werden nach oben, nach dem Wurzelende hin, grösser, ebenso wird auch ihr Plasmagehalt geringer. Das Endosperm füllt später den schmalen Embryosackraum aus, der in früheren Stadien in den Griffel führte. Er bleibt aber viel länger bestehen als bei Sc. atropurpurea.

In der weitern Ausbildung ihrer Früchte stimmt *D. pentandra* vollkommen mit *Sc. atropurpurea* überein. Es entsteht ebenfalls ein zweischichtiges Mesocarp, dessen Ausbildung Taf. 7, Fig. 6, zu entnehmen ist. Das Ende des Hypokotyls ist beträchtlich angeschwollen, es ragt bei der reifen Frucht aus dem Endosperm heraus (Taf. 7, Fig. 5).

Die Verbreitung der Früchte von Dendrophthoe pentandra erfolgt ebenfalls durch Vögel.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

- 1. Es wurden der Blütenbau der tropischen Loranthoideen Scurrula atropurpurea Dans. und Dendrophthoe pentandra Miq., die Vorgänge der Pollenbildung, Embryosack-, Embryo- und Fruchtentwicklung untersucht.
- 2. In den Blüten von Sc. atropurpurea werden 4, bei D. pentandra 5 normaldifferenzierte Staubblätter ausgebildet, deren Filamente

zum grössten Teil mit der Corolla verwachsen sind. Die Stellung der Antheren ist superponiert. Die Pollensäcke springen schon in der noch geschlossenen Blütenknospe auf.

- 3. Die Pollensackwand von Sc. atropurpurea zeigt eine besonders kräftige Entwicklung der Faserschicht, was eine teilweise Sprengung der Epidermis zur Folge hat. Bei D. pentandra sind Antheren, Griffel und Blütenblätter junger Blütenknospen fast zu einem Komplex verschmolzen. Das Tapetum ist einschichtig, seine Zellen haben nur einen Kern. Bei D. pentandra bleibt das Tapetum bis nach der Bildung der Tetradenzellen bestehen, bei Sc. atropurpurea beginnt seine Auflösung schon nach der zweiten Teilung der Pollenmutterzellen.
- 4. Die Pollenentwicklung verläuft vollkommen normal. Die Synapsis zeigt keine Besonderheiten. In der Diakinese der ersten Teilung sind in den Pollenmutterzellen von Sc. atropurpurea und D. pentandra acht Gemini vorhanden. Auch durch Zählungen der Chromosomen in der Anaphase der heterotypischen Teilung ergaben sich für beide Pflanzen als Chromosomenzahlen 2 n = 16 und n = 8. Die Chromosomen sind sehr klein, Grössen- und Formenunterschiede der Chromosomen innerhalb des Genoms konnten nicht festgestellt werden. In der Interphase werden keine Ruhekerne gebildet. In der homöotypischen Teilung stehen die Achsen der Kernteilungsfiguren in der Regel senkrecht zueinander. Nach der zweiten Teilung wird die Bildung der Tetraden durch Anhäufung des Plasmas um die Tetradenkerne eingeleitet. Nach der Ausbildung der Pollenkörner erfolgt die Auflösung der Wand der Pollenmutterzellen. Die Pollenkörner sind dreiarmig, ihre Exine ist vollkommen glatt. Es sind drei Austrittsporen für den Pollenschlauch vorhanden. Die Pollenkörner sind zweikernig, wenn sie auf die Narbe gelangen.
- 5. In der Ausbildung des Gynaeceums sind starke Reduktionen eingetreten. Differenzierte Samenanlagen fehlen. Die Archesporzellen entstehen frei im Gewebe des unterständigen Fruchtknotens. Das Archespor ist vielzellig. Auch Embryosäcke werden in Mehrzahl ausgebildet. Bei Sc. atropurpurea sind es zwischen 3 und 5, bei D. pentandra bis 12. Die keine Embryosäcke entwickelnden Archesporzellen werden resorbiert. Das Archespor lockert sich sehr stark auf, so dass Embryosackmutterzellen und Embryosäcke infolge ungleichen Wachstums vollkommen ineinander verflochten sind. Die Embryosäcke verlängern sich stark nach oben und unten. In ihrem Wachstum werden sie am untern Ende durch eine Schicht kollenchymatischer Zellen aufgehalten. Die Spitze wächst aus dem Fruchtknoten in das Griffelgewebe empor, wo ihr die stärkeführenden Schichten als Leitgewebe dienen. Die Embryo-

säcke steigen bei Sc. atropurpurea nicht über die halbe Höhe der durchschnittlich 15,6 mm langen Griffel empor, während sie bei D. pentandra häufig auch in der obern Hälfte des Griffels anzutreffen sind. Die Eiapparate kommen im Griffelkanal zur Ausbildung, ihre Zusammensetzung ist normal.

6. Die Befruchtung erfolgt nach Selbst- oder Fremdbestäubung. Es findet eine Doppelbefruchtung statt. Die Endospermentwicklung eilt der Embryoentwicklung weit voraus. Sie erfolgt nach dem zellulären Typus im verbreiterten unteren, antipodialen Ende des Embryosackes. Durch Längsteilung der Keimzelle und mehrere nachfolgende Querteilungen entsteht ein Proembryo. Dieser besteht zunächst aus einem langen Suspensor, aus mehreren zweizelligen Etagen und der undifferenzierten zweizelligen Embryoanlage. Diese wird durch die Streckung des Suspensors in das Endosperm hinuntergeschoben. Im Endosperm wird durch lebhafte Teilungstätigkeit die Embryoanlage weiter differenziert. Der Embryo durchstösst das Endosperm und flacht sich am Grunde des Embryosackes ab. Das Endosperm wächst später wieder um den Embryo herum, bis dieser ganz von ihm umgeben ist. In der reifen Frucht ist immer nur ein Embryo vorhanden, die übrigen Embryonen degenerieren im Verlauf ihrer Entwicklung. Durch Fusion der nebeneinanderliegenden Embryosäcke entsteht ebenfalls ein einheitliches Endosperm, das also aus der Verschmelzung der Endosperme mehrererer Embryosäcke hervorgeht.

7. Das Mesocarp der Frucht besteht aus zwei deutlich verschiedenen Schichten, in der reifen Frucht ist es verschleimt. Das Hypokotyl des Keimlings tritt in den reifen Früchten von Sc. atropurpurea sowie bei D. pentandra aus dem Endosperm heraus. Die Keimung folgt der Befreiung des Sämlings aus dem Fruchtfleisch unmittelbar nach.

V. Literaturverzeichnis.

- 1. Baillon, H. (1862). Mémoire sur les Loranthacées. Adansonia II., S. 330 bis 380.
- 2. Cammerloher, H. (1921). Blütenbiologische Beobachtungen an Loranthus europaeus Jacq. Ber. d. deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. XXXIX, S. 64-70.
- 3. (1928). Javanische Studien II. Kurze Skizzen über den Blumenbesuch durch Vögel. Österreich. Bot. Zeitschrift, Bd. LXXVII, S. 46—61.
- 4. de Candolle, A. B. (1830). Mémoire sur la famille des Loranthacées. Paris.
- Danser, B. H. (1929 a). On the taxonomy and nomenclature of the Loranthaceae of Asia and Australia. Bull. du Jardin Bot. de Buitenzorg, Sér. 3, Vol. X, S. 291-373.
- 6. (1929 b). Een paar algemeene Loranthaceen. De tropische Natuur, XVIII, S. 83-87.
- 7. (1931). The Loranthaceae of Netherlands Indies. Bull. du Jardin Bot. de Buitenzorg, Sér. 3, Vol. XI, Livr. 3—4, S. 233—519.
- Docters van Leeuwen, W. (1928). Beiträge zur Kenntnis der javanischen Loranthaceen. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, Vol. XXXVIII, S. 121-130.
- 9. (1931). Uit het Leven van enkele javanische Loranthaceae. De Tropische Natuur VI, S. 103-118.
- 10. Engler, A. (1888–1889). Loranthaceae. In A. Engler und K. Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. III, 1. Hälfte, S. 156–198.
- 11. (1897). Loranthaceae. In A. Engler und K. Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachträge (1) zum 2.—4. Teil, S. 124—140.
- Ernst, A. (1908). Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verh. Schweiz. natur. Gesellschaft. 91. Jahresversammlung I. 34 Seiten.
- 13. (1933). Fortpflanzung der Gewächse: Samenpflanzen, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Auflage, Bd. IV, S. 365—398. Jena.
- 14. Goebel, K. (1923). Organographie der Pflanzen. Band III, 579 S., 431 Abb.
 i. Text. Jena.
- 15. Griffith, W. (1838). Notes on the development of the ovula of Loranthus and Viscum. Transact. of Linn. Soc. London. Vol. XVIII, S. 71-91.
- 16. (1844). On the ovulum of Santalum, Osyris, Loranthus and Viscum. Trans. of Linn. Soc. London. Vol. XIX, III. Posthumus papers. Notulae ad plantas asiaticas. 4. Loranthaceae, S. 171—214.
- 17. Hofmeister, W. (1858). Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. Jahrbuch für wiss. Botanik, Bd. I, S. 82-188.
- 18. (1859). Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen I. Abh. der Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. VI, S. 553—760.
- 19. Körnicke, W. (1910). Biologische Studien an Loranthaceen. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg. 3^{me} supplément, S. 665.
- 20. Kuhn, Ed. (1908). Über den Wechsel der Zelltypen im Endothecium der Angiospermen. Diss. Universität Zürich.
- 21. Pisek, A. (1924). Antherenentwicklung und meiotische Teilung bei der Wacholdermistel (Arceuthobium oxycedri [D. C.] M. B.); Antherenbau und Chromosomenzahlen von Loranthus europaeus Jacq. Sizb. Akad. Wien; math.-nat. Kl. I, 133 S., 284-298.
- 22. Porsch, O. (1924). Vogelblumenstudien I. Jahrbuch für wiss. Botanik, Bd. LXIII, S. 553-706.









1.







5.











§.

10.











Tafel 7





Abbildung 1. Claviceps purpurea f. sp. secalis Stamm 4b (Bromus inermis) auf Malzagar in Kolleschalen bei 21° C gewachsen, Kultur 20 Tage alt.







Abbildung 3. *Claviceps paspali* auf Malzagar in Kolleschalen bei 24° C gewachsen, Kultur 30 Tage alt.



Abbildung 4. *Claviceps microcephala* auf Rohrzucker Asparagin-Agar bei 24° C gewachsen, Kultur 30 Tage alt.

Phot. photographisches Institut E. T. H.

- 23. Schmid, E. (1906). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. Diss. d. Universität Zürich.
- 24. Schnarf, K. (1927). Embryologie der Angiospermen. In Linsbaur, Handbuch d. Pflanzenanatomie, II. Abh., 2. Teil. Bornträger, Berlin. 689 Seiten, 627 Figuren in 69 Abb.
- 25. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Bornträger, Berlin. 354 Seiten, 508 Figuren in 75 Abb.
- 26. Schürhoff, P. M. (1926). Die Zytologie der Blütenpflanzen. Enke, Stuttgart. 792 Seiten, 282 Textfiguren.
- 27. Schulle, H. (1933). Zur Entwicklungsgeschichte d. Thesium Montanum Ehrh. Flora, Bd. XXVII, S. 140-184.
- 28. Städler, G. (1922). Über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiospermen. Flora, Bd. XVI, S. 85-108.
- 29. Strasburger, E. (1878). Ueber Befruchtung und Zellteilung. Jena, 108 Seiten, 9 Tafeln.
- 30. und Körnicke, M. Das botanische Praktikum. 6. Aufl. (1921). Jena. 873 Seiten, 247 Abbildungen.
- 31. van Tieghem, Ph. (1869). Anatomie des fleurs et du fruit du gui. Ann. sc. nat. 5. Sér. Bd. XII, S. 101.
- 32. (1897). Sur une nouvelle sorte de basigamie. Morot, Journal de Botanique. XI, S. 323—326.
- 33. Treub, M. (1881). Observations sur les Loranthacées 1-2. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. II, S. 54-73, Tafel VIII-XV.
- 34. (1882). Observations sur les Loranthacées. 3. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. III, S. 1—12, Tafel I—II.
- 35. (1883). Observations sur les Loranthacées. 4. Loranthus pentandrus L. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. III, S. 184—189, Tafel XXVIII—XXIX.

VI. Erklärung zu den Figuren der Tafeln 1-7.

Tafel 1.

Die Figuren wurden alle mit Ölimmersion 1/12a, Ocular 10 und dem Abbé'schen Zeichenapparat von Leitz gezeichnet. Der Tubusauszug betrug 160 mm. Die verschiedenen Vergrösserungen kamen durch verschiedene Einstellungen des Zeichentisches zustande. Bei der Wiedergabe wurde die ganze Tafel auf ¾ Seitenlänge verkleinert.

Scurrula atropurpurea, Figur 1-20.

- Fig. 1. Ruhende Pollenmutterzelle. Vergr. 1550:1.
- Fig. 2. Pollenmutterzelle kurz vor Beginn der Synapsis. Das Chromatin des Kerns beginnt sich aufzulockern. Vergr. 1560:1.
- Fig. 3. Synapsis der Pollenmutterzelle. Vergr. 1540:1.
- Fig. 4 und 5. Stadien nach der Synapsis. Vergr. 1540:1.
- Fig. 6. Gemini in der Diakinese. Nucleolus und Kernwand noch erhalten. Vergr. 1540:1.
- Fig. 7. Metaphase der heterotypischen Teilung in Seitenansicht. Vergr. 1540:1.
- Fig. 8-10. Anaphase der heterotypischen Teilung. Vergr. 1540:1.
- Fig. 11. Die beiden Tochterkerne in der Interphase. Vergr. 1570:1.
- Fig. 12. Normale Spindelstellung in der Anaphase der homöotypischen Teilung. Vergr. 1540:1.

- Fig. 13. Abnorme Spindelstellung in der Anaphase der homöotypischen Teilung. Vergr. 1560:1.
- Fig. 14. Die Tetradenkerne. Vergr. 1540:1.
- Fig. 15—16. Tetradenbildung. Das Plasma beginnt sich um die Kerne herum zu konzentrieren. Vergr. 1520:1.
- Fig. 17. Die Zellen der Tetrade nur noch durch dünne Plasmabrücken verbunden. Vergr. 1510:1.
- Fig. 18. Pollentetrade mit erhalten gebliebener Wand der Pollenmutterzelle. Vergr. 1540:1.
- Fig. 19. Die Zellen der Tetrade beginnen ihre endgültige Form anzunehmen. Vergr. 1540:1.
- Fig. 20. Pollentetrade kurz vor Auflösung der Membran der Pollenmutterzelle. Vergr. 1560:1.

Dendrophthoe pentandra. Figur 21-30.

- Fig. 21. Diakinese, die Kernwand ist noch erhalten. Vergr. 1560:1.
- Fig. 22. Die beiden Kerne in der Interphase. Vergr. 1560:1.
- Fig. 23. Anaphase in Polansicht. Vergr. 1560:1.
- Fig. 24. Die beiden Kerne in der Interphase kurz vor Beginn der homöotypischen Teilung. Vergr. 1540:1.
- Fig. 25. Anaphase der homöotypischen Teilung. Vergr. 1580:1.
- Fig. 26. Die vier Tetradenkerne. Vergr. 1540:1.
- Fig. 27—29. Bildung der einzelnen Pollenkörner in der Tetrade. Vergr. 1540:1.
 Fig. 30. Pollentetrade kurz vor Auflösung der Wand der Pollenmutterzelle. Vergr. 1560:1.

Tafel 2.

Alle Figuren wurden mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates von Leitz bei einem Tubusauszug von 160 mm gezeichnet, und zwar Fig. 1 mit Objektiv 6 L und Ocular 5, Fig. 2, 3, 6, 7 mit Objektiv 6 L und Ocular 10 und die Fig. 4, 5, 8, 9 mit Objektiv 6 L und Ocular 8. Die ganze Tafel ist bei der Wiedergabe wie Taf. 1 verkleinert worden.

Scurrula atropurpurea. Figur 1-9.

- Fig. 1. Scheitelpartie eines vierkernigen Embryosackes im Griffelgewebe. Die Spitze des Embryosackes bohrt sich in den stärkeführenden Schichten einen Weg nach oben. Vergr. 520:1.
- Fig. 2. Spitze eines Embryosackes schon im Griffelkanal liegend. Die Spitze beginnt keulenförmig anzuschwellen. Um die drei Kerne entstehen später die Zellen des Eiapparates. Vergr. 630:1.
- Fig. 3. Die Spitze des Embryosackes ist weiter angeschwollen. Die Kerne liegen weiter von der Embryosackwand ab als auf dem Stadium von Fig. 2. Das Plasma beginnt sich nach der Mitte des Embryosackes hin zusammenzuziehen. An der Embryosackwand ist ein dünner Plasmawandbelag zu erkennen. Vergr. 710:1.
- Fig. 4. Zwei ausgebildete Eiapparate im Griffelkanal. Die beiden Eiapparate füllen den Griffelkanal ganz aus. Der sekundäre Embryosackkern liegt der Eizelle dicht an. Ausser einem dünnen Plasmawandbelag und etwas Plasma um den Eiapparat ist kein weiteres Plasma mehr vorhanden. Vergr. 610:1.
- Fig. 5. Zwei Eiapparate im Griffelkanal. Der obere Eiapparat ist schief geschnitten, es ist auf diesem Schnitt nur eine Synergide (S) und die Eizelle (E)

sichtbar. Dem zweiten Eiapparat liegt ein Pollenschlauch mit seinem angeschwollenen Ende auf, während ein zweiter erst abwärts wächst. Der sekundäre Embryosackkern des unteren Embryosackes liegt der Eizelle noch nicht an. Vergr. 540:1.

- Fig. 6. Vollständig ausgebildeter Eiapparat. Die Eizelle ist beim Schneiden etwas verschoben worden. Der sekundäre Embryosackkern liegt der Eizelle noch nicht an. Das Cytoplasma des Embryosackes um den Eiapparat angehäuft. Verg. 720:1.
- Fig. 7. Vollständiger Eiapparat, der sekundäre Embryosackkern liegt der Eizelle fast ganz an. Das Cytoplasma hat sich um den Eiapparat konzentriert. Vergr. 700:1.
- Fig. 8. Vollständiger Eiapparat, der Plasmastrang, der nach dem Antipodialende des Embryosackes führt, sehr stark ausgeprägt. Vergr. 590:1.
- Fig. 9. Unvollständiger Eiapparat. Das Cytoplasma des Embryosackes beginnt sich aufzulockern. Der sekundäre Embryosackkern liegt in ziemlicher Entfernung vom Eiapparat. Vergr. 550:1.

Tafel 3.

Alle Figuren wurden mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates von Leitz bei einem Tubusauszug von 160 mm gezeichnet worden, und zwar die Figuren 1 und 2 mit Ocular 5 und Ölimmersion 1/12 a, die Figur 3 mit Ocular 10 und Objektiv 6 L, die Figuren 4, 7 mit Ocular 8 und Objektiv 6 L, die Figur 8 mit Ocular 12 und Objektiv 6 L und die Figur 9 mit Ocular 10 und Ölimmersion 1/12 a. Bei der Wiedergabe wurde die ganze Tafel wie Taf. 1 verkleinert.

Scurrula atropurpurea. Figur 1-9.

- Fig. 1. Eizelle nach der ersten Teilung. Die Wandbildung hat noch nicht stattgefunden. Das Cytoplasma zeigt zwei grosse Vakuolen. Von den Synergiden sind nur noch geringe Reste vorhanden. Bei (P) liegt ein Pollenschlauch dem Embryosack an. Vergr. 720:1.
- Fig. 2. Die Wandbildung nach der ersten Teilung ist erfolgt. Das Cytoplasma konzentriert sich in dem verlängerten schmäleren Scheitel der beiden Zellen. Um den Proembryo liegt ein dünner Plasmabelag, bei (P) ein Pollenschlauchrest, S = die Reste der Synergiden. Vergr. 720:1.
- Fig. 3. Zweizelliger Proembryo kurz vor der zweiten Teilung. Bei (S) ist noch ein Synergidenkern zu erkennen. Der Proembryo dringt mit seinem Scheitel in den verengten Teil des Embryosackes ein. Vergr. 670:1.
- Fig. 4. Ein neungliedriger Proembryo. (Das obere Stück ist nicht ausgeführt.) Die oberen Suspensorzellen beginnen zu degenerieren. Zwischen Embryosackwand und Proembryo verbleibt kaum ein Zwischenraum, den Embryo umgibt eine ganz dünne Membran. Vergr. 490:1.
- Fig. 5. Viergliedriger Proembryo. Bei (S) der Kern einer degenerierten, nicht durch den Pollenschlauch zerstörten Synergide. Vergr. 550:1.
- Fig. 6. Abnormes Wachstum eines Proembryos. Der Kopf des Embryosackes ist mit Endospermzellen angefüllt, die das Wachstum des Proembryos hemmen. Vergr. 580:1.
- Fig. 7. Zweizelliger Proembryo kurz vor der ersten Querteilung. Vergr. 540:1.
 Fig. 8. Gipfel eines Embryosackes mit Proembryo. Bei (P) verschiedene Pollenschläuche, die nicht in den Embryosack einzudringen vermochten. Bei (S) der Rest der Synergide, die nicht vom Pollenschlauch zerstört wurde. Vergr. 825:1.
- Fig. 9. Querschnitt durch einen Griffel mit einem Proembryo. Vergr. 1480:1.

Taf. 4.

Die Figuren 1, 4 wurden mit einer Mikrokamera von Leitz, alle übrigen Figuren mit der Mifilmca $1/3 \times$ von Leitz aufgenommen. Letztere wurden auf das Format 6×9 vergrössert. Bei der Wiedergabe wurde die ganze Tafel wie Taf. 1 verkleinert.

Scurrula atropurpurea. Figur 1-10.

- Fig. 1. Querschnitt durch die obere Hälfte einer jungen Frucht, man sieht die Höhlungen von 5 Embryosäcken, die mit Endosperm ausgefüllt sind. In den beiden mittleren Embryosäcken liegt je ein Proembryo (E). Das Zwischengewebe zwischen den Embryosäcken ist zum Teil aufgelöst. Vergr. 230:1.
- Fig. 2. Junger Embryo (E) am Rande des Endosperms. Das Endosperm dehnt sich nach den Seiten hin aus. Vergr. ca. 65:1.
- Fig. 3. Etwas älterer Embryo. Das Endosperm ist fast kreisförmig. Der Embryo beginnt sich zu differenzieren. Verg. ca. 85:1.

Fig. 4. Querschnitt durch eine junge Frucht in Höhe des Embryos. Die grossen Zellen sind die Endospermzellen (Esp.), die um den Komplex der kleinen dunkelgefärbten Embryozellen (E) liegen. Verg. ca. 150:1.

- Fig. 5. Längsschnitt durch eine junge Frucht mit einem Embryo. Vergr. ca. 25:1.
- Fig. 6. Querschnitt durch eine Frucht. Endosperm (Esp.). Die Kotyledonen (C) des Embryos sind schon vorhanden. Vergr. ca. 20:1.
- Fig. 7. Längsschnitt durch eine Frucht mit Endosperm (Esp.) und mit einem Embroy (E). Vergr. ca. 25:1.
- Fig. 8. Längsschnitt durch die verschiedenen Schichten um das Endosperm (Ex = Exocarp, M = Mesocarp, En = Endocarp, E = Endosperm). Vergr. ca. 65:1.
- Fig. 9. Junger Embryo (E), der durch das Endosperm (Esp.) hindurchgewachsen ist und das darunterliegende Polster der kollenchymatischen Zellen (C) teilweise zerstört hat. Vergr. ca. 65:1.
- Fig. 10. Aus dem Endosperm herausragendes oberes Ende eines Embryos. Vergr. ca. 65:1.

Taf. 5.

Die Figuren 1—11 wurden mit der Mifilmca $1/3 \times$ von Leitz aufgenommen und die Aufnahmen auf das Format 6×9 bzw. 9×12 vergrössert, die Figuren 12—14 dagegen mit einer Mikrokamera von Leitz. Die ganze Tafel ist bei der Wiedergabe wie Taf. 1 verkleinert worden.

Scurrula atropurpurea. Figur 1-14.

- Fig. 1—6 stellen eine fortlaufende Schnittserie durch das Endosperm dar, in dem verschiedene Embryonen sichtbar sind, die sich in verschiedenem Ausbildungszustand befinden. Vergr. ca. 60:1.
- Fig. 7—11 stellen ebenfalls eine fortlaufende Schnittserie dar. Das Endosperm vermochte das basale Polster der kollenchymatischen Zellen nicht vollständig zu verdrängen. Es hat infolgedessen eine gedrungenere Form. Von den verschiedenen im Endosperm vorhandenen Embryonen hat einer das Endosperm durchwachsen. Auf Fig. 9 und 10 sieht man, dass dieser Embryo im Begriffe ist, aus dem Endosperm in das Polster der kollenchymatischen Zellen vorzustossen. Vergr. ca. 40:1.
- Fig. 12—14 stellen verschiedene Schnitte durch einen Endospermkörper dar, der ebenfalls nicht die Kraft hatte, das basale Polster der kollenchymatischen Zellen (C) zu verdrängen. Dagegen hat der im Endosperm befindliche

Embryo (E) nicht nur das Endosperm durchwachsen, sondern auch das Polster der kollenchymatischen Zellen (C) durchstossen (Fig. 14) und wächst im Gewebe unter diesem weiter. Vergr. ca. 60:1.

Tafel 6.

Alle Aufnahmen wurden mit der Aufsatzkamera Mifilmca $1/3 \times \text{von}$ Leitz hergestellt. Die einzelnen Aufnahmen wurden auf das Format 6×9 vergrössert.

Dendrophthoe pentandra. Figur 1-8.

- Fig. 1. Zwei Proembryonen sind in das Antipodialende ihrer Embryosäcke vorgedrungen. Die Endospermbildung (Esp.) ist in beiden Embryosäcken etwa bis zu einem Drittel der Ausbuchtung fortgeschritten. Der Embryoscheitel beginnt sich vom Suspensor zu differenzieren. Vergr. ca. 85:1.
- Fig. 2. Im Embryosack rechts ist der Proembryo (E) schon am Grunde des Embryosackes angestossen, während im Embryosack links der Embryo (E₁) sich vom Suspensor zu differenzieren beginnt. Das die beiden Embryosäcke trennende Zwischengewebe ist bereits aufgelöst. Vergr. ca. 85:1.
- Fig. 3. Der Proembryo des Embryosackes (E₁) von Fig. 2 stärker vergrössert. Vergr. ca. 250:1.
- Fig. 4. Proembryo in das Endosperm vordringend. Vergr. ca. 125:1.
- Fig. 5. Zwei Proembryonen in das Endosperm vordringend. Vergr. ca. 85:1.
- Fig. 6. Embryo eines seitlich gelegenen Embryosackes in intensivem Wachstum. Vergr. ca. 190:1.
- Fig. 7 und 8. Junge Embryonen (E) im Endosperm. Vergr. ca. 125:1.

Tafel 7.

Sämtliche Figuren wurden mit der Mifilmca $1/3 \times$ von Leitz aufgenommen und die Aufnahmen auf das Format 6×9 vergrössert. Die ganze Tafel ist bei der Wiedergabe wie Taf. 1 verkleinert worden.

Dendrophthoe pentandra. Figur 1-7.

- Fig. 1. Embryo, ganz von Endosperm umgeben. Das Endosperm wächst um den «Hügel» der kollenchymatischen Zellen abwärts. Vergr. ca. 20:1.
- Fig. 2. Ausschnitt aus Fig. 1. Der «Hügel» stärker vergrössert. Vergr. ca. 65:1.
- Fig. 3. Embryo und Endosperm haben den « Hügel » des kollenchymatischen Gewebes erreicht. Das Endosperm wächst auf einer Seite am « Hügel » der kollenchymatischen Zellen vorbei abwärts. Vergr. ca. 65:1.
- Fig. 4. Junger Embryo mit beginnender Differenzierung. Vergr. ca. 65:1.
- Fig. 5. Das Hypokotyl beginnt sich zu verdicken und aus dem Endosperm herauszuwachsen. Vergr. ca. 85:1.
- Fig. 6. Schichten der das Endosperm und den Embryo umgebenden Fruchtwand. Ex = Exocarp; Me = die beiden Schichten des Mesocarp, die später verschleimen; En = Endocarp. Vergr. ca. 85:1.
- Fig. 7. Querschnitt durch eine Knospe in Narbenhöhe. Nur zwei Pollensäcke sind noch vermindert fertil, alle übrigen sind vollkommen steril. Antheren, Narbe und Blütenblätter dicht zusammenschliessend. Vergr. ca. 65:1.