

Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Gunnera*.

Von

Hans Schnegg.

Hiezu 28 Textfiguren.

I. Einleitung und allgemeine Morphologie.

Die Gattung *Gunnera* mit ihren, nach Engler-Prantl (1), etwa 17 Arten, die meist auf die südliche Hemisphäre beschränkt sind, wurde wegen ihrer abweichenden morphologischen und anatomischen Verhältnisse in den einzelnen Arten schon verschiedentlich zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht. Meist waren es allerdings die durch ihre mächtig ausgebildeten vegetativen Organe ausgezeichneten Arten, deren Heimat Südamerika und Java ist, welche den Untersuchungen zu Grunde lagen, eine Thatsache, die schon deshalb nicht auffallend sein kann, weil namentlich die beiden südamerikanischen Arten *G. chilensis* und *G. scabra* häufig in Cultur genommen werden und daher meist leicht zugänglich sind. Nur Reinke (2), der als erster eine vergleichende morphologische Uebersicht über zahlreiche Arten der Gattung *Gunnera* gibt, hat seine Untersuchungen auch auf die kleineren Arten ausgedehnt, von denen hier *G. magellanica* und *G. lobata* aus Südamerika und die auf Neuseeland vorkommenden Arten *G. monoica* und *prorepens* genannt seien, weil sie theils wie die beiden ersten auch in den Bereich meiner Untersuchungen hereingezogen wurden, theils wie die beiden letzteren in sehr enger verwandtschaftlicher Beziehung zu meinen neuseeländischen Arten stehen.

Es soll daher Gegenstand vorliegender Arbeit sein, die morphologischen und anatomischen, und anschliessend daran auch die Blütenverhältnisse noch für weitere fünf Arten festzustellen, die von Herrn Professor Goebel im Jahre 1898 auf Neuseeland gesammelt und mir in Form von Alkoholmaterial zur Untersuchung überlassen wurden. Nach Kirk (3) wurden sie als *G. arenaria*, *G. dentata*, *G. densiflora*, *G. microcarpa* und *G. Hamiltonii* bestimmt. Als Ergänzung gelangten ausserdem noch *G. magellanica* und *G. lobata* zur Untersuchung, die ich der Güte des Herrn Dr. Neger verdanke, der sie mir als Herbarmaterial zur Verfügung stellte. Dieselben wurden von ihm in Südamerika gesammelt, und zwar *G. magellanica* in Valdivia auf den hohen Anden, *G. lobata* an der Magellanstrasse. Die beiden letzt-

genannten Arten wurden deshalb der Untersuchung noch angeschlossen, weil sie Reinke, wie er selbst angibt, nur in mangelhaftem Herbarmaterial vorlagen.

Was nun alle diese Arten in besonderer Weise auszeichnet, ist ihre geringe Grösse. Alle, *G. magellanica* allein ausgenommen, deren Blätter sich bis ungefähr 10 cm über den Boden erheben, stellen kleine, kaum die Höhe von 5 cm erreichende Pflänzchen dar. Sie besitzen einen kurzen, schief aufsteigenden Stamm mit dicht gedrängten Internodien, der durch seitliche, bei *G. magellanica* bis 10 cm lange, bei den übrigen Arten kürzere, höchstens 8 cm lang werdende Ausläufer ausgezeichnet ist. Ihre Dicke beträgt 0,3—0,5 cm. Nur bei *G. Hamiltonii*, einer Art, die im Allgemeinen ihre eigenen Wege geht, sind die Ausläufer bis auf eine Länge von 2—3 cm reducirt. Die ganzen Pflanzen, mit Ausnahme der nackten oder doch nur mit ganz vereinzelt Haaren besetzten Ausläufer, besitzen eine aus kleinen, steifen Haaren gebildete Behaarung, die namentlich auf den Blättern ihre stärkste Entwicklung erlangt, so dass dieselben, wie z. B. bei *G. Hamiltonii*, mit einem dichten Haarfilz überdeckt erscheinen.

Die in dreizähligen Spiralen angeordneten Blätter sind in der Jugend sehr stark zusammengefaltet und in der Knospelage geschützt durch die auf den Blattsähen vorhandenen Drüsen, die auch bei anderen Arten der Gattung vorkommen und einen zähen, gerbstoffhaltigen Schleim absondern. Als weiterer Schutz dienen ferner zwei, an der Stammknospe am Ende des Ausläufers einander gegenüberstehende Niederblätter, die als Knospenschuppen anzusehen sind und gleichfalls an ihren Zähnen Drüsenentwicklung zeigen.

In der Form der Blätter tritt bei den neuseeländischen Arten, mit Ausnahme der *G. Hamiltonii*, keine besondere Mannigfaltigkeit auf. Der bei den einzelnen Arten verschieden lange, meist der Länge der Blattspreite gleichkommende Blattstiel, der nur bei *G. microcarpa* mehr als doppelt so lang wie letztere ist, trägt eine 1—2 cm lange und gewöhnlich etwas breitere Blattspreite. Dieselbe ist meist nierenherzförmig, ziemlich plötzlich in den Blattstiel verschmälert und meist drei- bis fünfmal gelappt. Der Rand ist gesägt oder gezähnt, oder gekerbt-gezähnt. In seinem ganzen Aussehen erinnert es, um einen Vergleich mit einheimischen Blattformen zu ziehen, am meisten an manche rundblättrige *Saxifraga*-Arten, bei einigen wohl auch an *Glechoma* oder *Alchemilla* in Grösse wie in Form. Abweichend davon ist nur *G. Hamiltonii*. Das stark behaarte Blatt ist kurz gestielt und besitzt eine in den Blattstiel allmählich verschmälerte, spatelförmige

Blattspreite, die sich als breiter Blattstielflügel weiter nach unten fortsetzt. Infolge dieses geflügelten Blattstiels kommt es dann bei der Vereinigung des Blattes mit dem Stamme zu einer breiten, am Stamm ein Stück weit herablaufenden und ihn umschliessenden Scheide, die bei den anderen Arten fehlt.

Sehr charakteristisch für alle neuseeländischen Arten ist ferner die Beschaffenheit der Blattzähne, die in lange Zipfel ausgezogen sind, und da sie sich in der Knospe über die jungen Organe herbiegen, infolge ihrer drüsigen Ausbildung als wichtige Schutzorgane für sie dienen. Später vertrocknen sie und stellen ihre Thätigkeit ein.

Weitere Typen in der Form und Ausbildungsweise der Blätter stellen *G. magellanica* und *G. lobata* dar. Die Blätter der ersteren sind ausgesprochen nierenförmig und haben, wenn wir von dem gekerbten Blattrande absehen, am meisten Aehnlichkeit mit denen von *Asarum*. Sie sind am Grunde herzförmig, 5—7 cm breit und besitzen einen ebenso langen, oder etwas längeren Blattstiel. Eine Theilung der Blattspreite oder gar eine Lappung derselben wie bei letzterer Art ist nicht vorhanden. *G. lobata* dagegen nähert sich in ihrer Grösse ganz bedeutend den neuseeländischen Arten. Ihre Blattspreite jedoch besitzt eine annähernd kreisrunde Form und ist mehrmals tief eingeschnitten gelappt, so dass, da bei der Grösse der einzelnen Lappen diese sich in der Regel gegenseitig theilweise decken, das Blatt beinahe das Aussehen gewinnt, als sei der Stiel in seinem Centrum angebracht. Der Rand der einzelnen Lappen ist glatt.

Was diese beide Arten noch besonders vor den neuseeländischen auszeichnet, ist das Verhalten ihrer Blattspitzen. Wir haben deren Form und Bedeutung bei diesen oben kennen gelernt und gesehen, dass sie in lange, fadenförmige Blattzipfel ausgezogen sind. Hier erfüllt zwar die Blattspitze offenbar auch die gleiche Aufgabe, als Schutzorgan in der Knospenlage zu dienen, ist aber hier nicht lang ausgezogen, sondern vielmehr eingesenkt und endigt mit einem kleinen, knopfförmigen Höcker. Schon mit blossen Auge oder unter Lupenvergrößerung kann man an den breiten Kerben des Blattrandes eine kleine Einsenkung und in dieser einen röthlichen Punkt, eben jenen zur Drüse umgewandelten Blattzahn erkennen. Schon Reinke (2) hat die gleichen Gebilde bei *G. perpensum* beobachtet und beschrieben und deren biologische Bedeutung nachgewiesen.

Jene zapfenförmigen Emergenzen auf Blättern und Blattstielen, wie sie für *G. scabra*, *manicata* und *chilensis* beschrieben werden, fehlen

den von mir untersuchten Arten vollständig, sind auch durch keinerlei homologe Gebilde vertreten.

Die in lockeren Trauben angeordneten Blütenstände sind, soweit sie mir überhaupt zur Verfügung standen, theils monoecisch, so bei *G. microcarpa* mit männlichen Blüten an der Spitze und weiblichen an der Basis, und stark verzweigt, theils dioecisch bei den übrigen Arten, doch lagen mir von letzteren nur bei *G. arenaria* männliche Blütenstände vor. Alle übrigen waren weibliche Pflanzen. Bei *G. magellanica* und *G. lobata* fehlten Blütenstände vollständig.

Ausserdem wurden noch die Blüten von *G. chilensis* zur Untersuchung der Embryosack- und Embryoverhältnisse herangezogen, die bei den Blüten der neuseeländischen Arten nicht vollständig verfolgt werden konnten. Es soll jedoch an dieser Stelle nicht näher auf die Blütenverhältnisse eingegangen werden, dieselben sollen vielmehr erst in dem Abschnitt über die Embryoentwicklung in vergleichender Darstellung abgehandelt werden.

Ein schon von den früheren Autoren für die *Gunnera*-Arten festgestelltes charakteristisches Merkmal, das Auftreten von besonderen Stammdrüsen, die der Symbiose mit einer *Nostoc*-Art dienen, fehlt auch diesen Arten nicht. Sie stellen wulstige, in kurzen Zwischenräumen zwischen den Blättern angebrachte, mit mehrfach gelappter Aussenseite versehene Polster dar, wie sie Merker (4) für *G. macrophylla* nachgewiesen hat. Sie dienen in ihrer Jugend der Schleimabsonderung, stellen aber im Alter ihre Thätigkeit ein und vertrocknen, den eingewanderten *Nostoc* zuweilen tief in das Innere des Grundgewebes verschiebend. Die hier auftretenden *Nostoc*-Kolonien und deren einzelne Individuen zeigen keinerlei Verschiedenheit denen gegenüber, die bei *G. chilensis* zum Vergleiche beobachtet wurden.

Die in der Achsel der Blätter auftretenden stipulae, die für die grossen Arten *G. chilensis*, *manicata* und *scabra* so charakteristisch sind, fehlen bei den neuseeländischen Arten vollständig. Dagegen erlangen sie namentlich bei *G. magellanica* einen Grad der Entfaltung, der nur von den grossen Arten übertroffen wird. Dieselben wurden schon von Reinke (2) erkannt und eingehend untersucht und beschrieben, und ich kann daher auf dessen Abhandlung hinweisen. Nahezu eine gleich weitgehende Entwicklung erlangen dieselben bei *G. lobata*; auch hier umschliessen sie als fest geschlossene Scheide die junge Knospe und bleiben wie die der vorigen Art noch lange Zeit erhalten.

II. Gefässbündelverlauf in Stamm, Ausläufer und Blatt.

Betrachten wir einen Querschnitt durch den Stamm irgend einer der *Gunnera*-Arten, so fällt uns vor Allem die Unregelmässigkeit auf, mit welcher die einzelnen Gefässbündelquerschnitte auf ihm vertheilt sind, eine Anordnung, die vollständig abweicht von der, die wir sonst für Dicotylen gewohnt sind. Dieselbe nähert sich vielmehr sehr bedeutend der, wie wir sie sonst bei Monocotylen antreffen. Dieses eigenartige Bild kommt dadurch zu stande, dass die das gesammte Gefässbündelsystem des Stammes zusammensetzenden Blattspursstränge noch längere Zeit von einander getrennt, zuweilen sich auf ihrem weiteren Verlaufe wieder theilend und gegenseitig verschränkend unregelmässig nach unten verlaufen, bis sie sich schliesslich zu einem einheitlichen Bündel zusammenschliessen.

Die Verhältnisse des Bündelverlaufs im Stamm wurden an *G. dentata*, *G. densiflora* und *G. Hamiltonii* eingehend studirt und an den kurzen, mit zahlreichen in Spiralstellung stehenden Blättern besetzten Stämmchen der Verlauf der Stränge festzustellen versucht. Die Verhältnisse, die sich dabei ergaben, sollen nun Gegenstand der folgenden Betrachtung werden.

Dabei zeigt sich nun vor Allem, dass gegenüber den Ergebnissen, wie sie von Merker (4) für *G. macrophylla* gefunden wurden, schon dadurch eine wesentliche Vereinfachung entstand, dass die einzelnen den Stamm durchziehenden Stränge bei weitem einfacher gebaut sind, als bei jener Art, und namentlich zusammengesetzte Stränge, wie sie im Stamme von *G. macrophylla* häufig vorkommen, bei den neuseeländischen Arten überhaupt nicht vorhanden sind. Auch fällt, wie noch gezeigt werden soll, jene Verschränkung der Bündel, sowie Merker's (4) „Plattenbildung“ weg.

Wir haben schon im ersten Theil verschiedentlich Gelegenheit gehabt, zu beobachten, dass *G. Hamiltonii* zuweilen nicht unwesent-

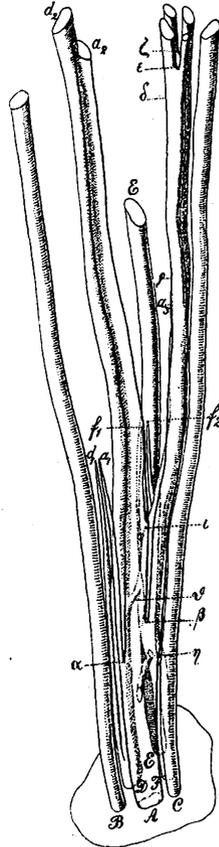


Fig. 1. Gefässbündelverlauf im Stamme von *G. Hamiltonii* (Erklärung im Text).

wie noch gezeigt werden

soll, jene Verschränkung der Bündel, sowie Merker's (4) „Platten-

bildung“ weg.

Wir haben schon im ersten Theil verschiedentlich Gelegenheit

gehabt, zu beobachten, dass *G. Hamiltonii* zuweilen nicht unwesent-

liche Abweichungen von den übrigen neuseeländischen Arten aufweist. Trotz dieser rein morphologischen und weiter unten noch eingehender zu betrachtenden anatomischen Verschiedenheiten, zeigt sich nun doch im Gefässbündelverlauf bis auf geringfügige Unterschiede, auf welche an geeigneter Stelle noch hingewiesen werden soll, vollständige Uebereinstimmung mit diesen.

Vorausschicken möchte ich noch, dass der Verlauf der Bündel an successiven Querschnitten klar gelegt wurde, da sich herausstellte, dass durch Maceration oder Freipräpariren, wie es von Merker (4) für *G. macrophylla* durchgeführt wurde, bei der Kleinheit der Stämmchen, die nur $\frac{1}{2}$ bis 1 cm Höhe erreichen und daher dicht gedrängte und stark verkürzte Internodien zeigen, hier nichts zu erreichen war. Ferner seien noch einige Worte der Construction des Bündelverlaufs gewidmet, wie ihn Fig. 1 darstellt. Dieselbe erfolgte in der Weise, dass die bei 30facher Vergrösserung auf Papier übertragenen Microtomschnitte, in welche der Stamm zerlegt worden war, so auf Millimeterpapier übergezeichnet wurden, dass je 10 Schnitte von zusammen 150μ Dicke in einer Entfernung von 20 mm eingetragen und die Querschnitte der einzelnen Bündel durch Linien mit einander verbunden wurden. Durch das so gewählte Maass wurde nun allerdings das natürliche Verhältniss der Dicke der Stränge zu ihrer Länge ein anderes, doch musste wegen der dicht gedrängten Internodien und der dadurch in der Zeichnung nothwendigerweise entstandenen Häufung der Linien zu diesem Hilfsmittel gegriffen und dadurch die Bündel bedeutender in die Länge gezogen werden. Da es jedoch keineswegs auf die Länge der beobachteten Bündelstrecken, vielmehr ausschliesslich auf deren gegenseitige Lage und Verlauf ankommt, so kann es weiter nicht von Belang sein, und ich möchte nur, um Missverständnissen vorzubeugen, darauf hingewiesen haben.

Da aber ausserdem bei der gegenseitigen Lage der Bündel theilweise eine sehr unliebsame Verdeckung sowohl in kleineren Theilen, wie in grösseren Strecken nothwendigerweise eintreten musste, so wurde, um diesem Uebelstande einigermaassen zu begegnen, zugleich aber die Uebersichtlichkeit und Verständlichkeit zu fördern, die Zeichnung der Bündel in der Weise vorgenommen, dass das grosse vorderste Bündel *A*, welches durch seine Lage einen grossen Theil der übrigen verdecken würde, durchsichtig gedacht und daher nur in seinen Conturen angegeben wurde. Auch stellt das Bild nur den mittelsten Theil des Stammes dar, wogegen die Basis, an welcher eine vollständige, allerdings bei den verschiedenen Arten abweichende

Vereinigung sämmtlicher Bündel zu einem einzigen eintritt, weggelassen wurde. Ueber diese Verhältnisse soll erst im nächsten Theile eingehend berichtet werden. Ausserdem wurden auch die theils in dem Achselpross, theils in dem Blütenstande sich weiter ausbreitenden Bündelenden nicht mehr in den Bereich der Zeichnung hereingezogen.

Gehen wir nach diesen einleitenden Bemerkungen nun über zur Erklärung der vorliegenden Verhältnisse. Ohne Weiteres deutlich ist der Verlauf der Bündel *B*, *C* und *E*. Dieselben stellen einfache Blattspurstränge dar, die sich schief an den Stamm anlegend, längere Zeit ziemlich gerade nach abwärts verlaufen, um sich schliesslich weiter unten mit den übrigen Bündeln zu vereinigen. Die Verhältnisse, die hier wegen ihrer Einfachheit von *G. Hamiltonii* gezeichnet sind, zeigen bei den anderen Arten insofern eine Verschiedenheit, als bei diesen, wie später noch eingehender gezeigt werden soll, drei Bündel, ein starkes, mittleres Hauptbündel und zwei schwache, seitliche Nebenbündel den Blattstiel durchziehen, die aber deshalb beim weiteren Verlauf des Bündels im Stamm nicht in Betracht kommen, weil sie schon vor der Vereinigung des Blattbündels mit dem Stamm am Blattgrunde sich mit dem Hauptbündel vereinigen. Es tritt also trotzdem auch bei jenen Arten nur ein einziges Bündel in den Stamm ein. Dagegen ist, wie schon beiläufig erwähnt, die gegenseitige Vereinigung der Blattspurstränge zu einem einheitlichen Strange, der schliesslich im Ausläufer sich fortsetzt, bei den einzelnen Arten sehr verschieden, doch soll, da dabei die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt werden müssen, erst bei deren Beschreibung darauf eingegangen werden.

Anders schon verhält es sich mit dem hier durchsichtig gedachten Bündel *A*, dessen Verlauf wir von unten nach oben verfolgen wollen. Nachdem es als dicker Strang langsam ansteigt, erfährt es zunächst bei α eine Theilung in der Weise, dass ein kleines Bündelchen α_1 abgeht, das parallel mit dem Bündel *B* nach oben verläuft und etwas oberhalb der Stelle, an welcher das Bündel *B* in sein Blatt ausmündet, sich plötzlich verliert, eine Erscheinung, auf welche erst später eingegangen werden soll. Etwas oberhalb dieser ersten Theilungsstelle findet sich eine zweite bei β , welche insofern von Interesse ist, als ihr einer Zweig α_2 lange Zeit annähernd mit Bündel *D* gleichlaufend, kurz nach der Stelle, an welcher die Zeichnung abgebrochen ist, als Blattspur in ein Blatt ausläuft, während der andere Ast α_3 etwas schief nach hinten sich legt, um sich bei γ mit dem in einen Achsel-

spross auslaufenden Bündel F zu vereinigen. Wir sehen also, dass hier das Bündel A aus der Vereinigung einer Blattspur mit dem Theilstücke eines Achselsprosses hervorgegangen ist. Das oberhalb der Vereinigungsstelle γ eine kurze Strecke weit mit hufeisenförmigem Querschnitte weiterlaufende Bündel erfährt nun alsbald bei δ eine abermalige Theilung, der kurz oberhalb bei ϵ und ζ zwei weitere folgen, so dass wir nun nach oben hin vier vollständig von einander getrennte Bündel antreffen und somit ein ähnliches Bild, wie es uns der Schnitt liefert, auf welchen wir das ganze Gefässbündelskelett aufgebaut haben. Verfolgen wir den Verlauf dieser Bündel, die in ihrer Gesamtheit das Bündelskelett eines Achselsprosses darstellen, so beobachten wir, dass sie das gleiche Schicksal erfahren, wie unserer Betrachtung zu grunde gelegten Stränge und nach verschiedentlichen Theilungen schliesslich auch als Blattspuren auslaufen. Es ergibt sich demnach in ihrem weiteren Verlaufe kein neuer Gesichtspunkt und so wurden sie denn, um das Bild nicht noch unnöthigerweise zu compliciren, weggelassen.

Bemerkt muss ferner noch werden, dass schon bei η eine andere Verbindung von Bündel A mit Bündel F eingetreten ist in Form einer kurzen, von A schräg rückwärts nach F verlaufenden engen Anastomose, wie wir weiter unten noch eine ähnliche zwischen Bündel D und Bündel F antreffen werden.

Aehnlich wie der vorbeschriebene verhält sich der Strang D . Auch er erfährt kurz oberhalb der Stelle, die wir zum Grundrisse unseres Bündelaufbaues genommen haben, eine Theilung in einen sehr dünnen Strang d_1 , der nach links abgeht und parallel mit B und dem Theilstücke a_1 nach oben verläuft, um wie letzteres gleichfalls auf der Höhe der Blattstielbasis blind zu endigen. Der zweite aus der Theilung hervorgegangene Strang d_2 zieht anfangs eine grössere Strecke weit parallel mit seinem ersten Theilstücke d_1 nach oben, entsendet aber schon bald oberhalb der Verzweigungsstelle von A bei θ einen kurzen, dünnen Strang seitwärts, der als Anastomose von D mit F erscheint und sehr bald vollständig mit diesem verschmilzt. Im weiteren Verlaufe treten nun zunächst, wenigstens soweit es noch im Bereiche der Zeichnung liegt, keine Veränderungen mehr in dem Theilstücke d_2 ein. Es verläuft mehrmals, sich leicht hin- und herbiegend, im Allgemeinen gerade nach aufwärts, um zur Achse eines Blütenstandes zu werden, in welcher Eigenschaft es weiter oben zahlreiche Theilungen erfährt, deren einzelne Aeste zu Spursträngen der Blütenstiele und anderer Theile des Blütenstandes

werden. Auch deren weiterer Verlauf wurde auf der Zeichnung nicht mehr berücksichtigt.

Nun noch zum Bündel F . Auch dieses bleibt schliesslich nicht mehr ganz unverändert. Wir haben bereits gesehen, dass es schon durch einen aus der Anastomose bei η hervorgegangenen Theil von A eine Vermehrung erfahren hat, eine kurze Strecke weiter oben bei θ durch eine weitere Anastomose von D her bereichert wurde, um sich schliesslich oben bei γ mit dem dritten Theilungsstück a_3 von A zu vereinigen. Wenn uns die bisherigen Beobachtungen an dem Strang F stets nur eine Vermehrung seiner Bündelelemente gezeigt haben, so beweisen uns weitere Untersuchungen, dass auch Theilungen in diesem Bündel eintreten, denn bei ι treten an zwei einander sehr nahe liegenden Stellen Abzweigungen kleiner dünner Bündel ein, wie wir solche schon in den Theilbündelchen a_1 und d_1 kennen lernten. Dieselben erstrecken sich nach hinten gegen das Bündel E zu, diesem einige Zeit parallel laufend und endigen schliesslich wie ihre beiden analogen Bündel a_1 und d_1 blind an der Basis des Blattes, dessen Spur das Bündel E darstellt.

So auffallend nun auch das Auftreten dieser kleinen Theilbündelchen a_1 und d_1 bzw. f_1 und f_2 erscheinen mag, so wird uns ihre Bedeutung doch ohne Weiteres klar, wenn wir bedenken, dass oberhalb der Stellen, an welchen ihre Ausmündung erfolgt, zwischen den Blättern an deren Basis die schon erwähnten Stammdrüsen liegen, für welche sie als Leitungsbahnen dienen. Merkwürdig erscheint vielmehr der Umstand, dass die Versorgung der Drüsen nicht von dem Blatte aus geschieht, zu welchem sie gehören, sondern von jedem beliebigen Bündelstrang aus erfolgen kann, ja dass die gewöhnlich in Zweizahl vorhandenen Bündel nicht einmal aus einem einzigen, sondern sogar aus verschiedenen Strängen ihre Entstehung nehmen können. Beide Fälle lehren uns einerseits die Bündelchen f_1 und f_2 , die beide dem einen Strang F ihren Ursprung verdanken, anderseits die Bündelchen a_1 und d_1 , welche den beiden Strängen A bzw. D entsprungen sind.

Der hier geschilderte Gefässbündelverlauf zeigt nun allerdings nicht jene Complicationen, wie sie von Merker (4) an *G. macrophylla* festgestellt wurden, lässt jedoch immerhin eine Uebereinstimmung mit den dort geltenden Verhältnissen erkennen, die sich vor allem darin kundgibt, dass auch bei den kleinen neuseeländischen Arten der gesammte Stammaufbau nur durch Blattspurstränge erfolgt. Stammeigene Bündel sind nicht vorhanden. Wenn trotz dieser Uebereinstimmung der Bündelverlauf hier wesentlich einfacher ist, so ist

das ohne Zweifel auf die Grössenunterschiede in den Arten zurückzuführen, denn es ist ohne Weiteres klar, dass die kleinen niederliegenden mit kleinen Blättern versehenen Arten ein viel weniger starkes und verflochtenes Stranggewebe benöthigen, als die mit ihren Riesenblättern versehenen und daher äusseren Angriffen viel mehr ausgesetzten grossen Arten *G. chilensis* und *macrophylla*.

Auch der Strangverlauf im Blattstiel und in der Blattspreite gestaltet sich infolge des verhältnissmässig einfachen Baues, der diese Organe zusammensetzenden Bündel wesentlich einfacher. Es soll auch hiebei mit der Betrachtung der einfachsten Art *G. Hamiltonii* begonnen werden, die ja, wie bekannt, nur durch das Vorhandensein eines einzigen Blattspurstranges ausgezeichnet ist. Das Gefässbündel des Blattstieles verläuft, von seiner Basis beginnend, in gerader Linie durch diesen und theilt sich in später näher zu beschreibender Weise — weil dabei die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt werden müssen — beim Uebergang in die Blattspreite in drei, zu den Blatthauptnerven werdende Bündel. Analog sind die Verhältnisse bei *G. lobata*. Auch diese besitzt einen nur von einem einzigen Bündel durchzogenen Blattstiel, der sich am Grunde der Blattspreite in die Blatthauptnerven theilt, die bei dieser Art gewöhnlich in Fünzfzahl vorhanden sind.

Anders liegen nun die Blattstielverhältnisse bei den übrigen untersuchten Arten. Verfolgen wir einen Blattspurstrang von seiner Ansatzstelle an das Stammbündel nach oben, so läuft er, wie uns das Gefässbündelskelett gezeigt hat, längere Zeit in gerader Linie durch den Stamm, um nach einiger Zeit in den Blattstiel auszubiegen. Unmittelbar oberhalb der Stelle, an welcher er schief nach aussen abzweigt, erfährt er jedoch eine Dreitheilung, wobei ein starker mittlerer Hauptstrang von rundem oder etwas ovalem Querschnitt und parallel mit ihm zwei kleine, dünne Nebenstränge resultiren, welche ersteren stets begleitend in den Kanten des nach oben etwas abgeflachten Blattstieles verlaufen. Beim Uebergang in die Blattspreite theilt sich nun in analoger Weise wie bei den Arten mit einspurigem Blattstiel das Hauptbündel in drei, den Blatthauptnerven entsprechende Bündel, die kleinen Blattstielnebenstränge jedoch krümmen sich, dem herzförmigen Ausschnitt der Blattspreite an ihrer Basis folgend, seitlich und laufen für sich in den untersten Blattzipfel. Zuweilen, jedoch selten, kommt es bei allen Arten vor, dass kurz vor dem Abbiegen in den Blattzipfel ein kleiner Zweig sich lostrennt, der sich entweder wieder mit dem Hauptbündel oder mit einem erst später auftretenden

kleinen Seitennerven vereinigt. Immer jedoch nimmt seine Hauptmasse den Verlauf in den Blattzipfel.

Im Verlauf der Stränge durch die Blattspreite treten morphologisch keine neuen Gesichtspunkte auf. Die Verzweigung und gegenseitige Anastomosierung erfolgt in normaler Weise. Nur an den Blattspitzen kurz unterhalb des eigentlichen Blattzipfels und an der Basis der Blatzzähne erfährt das Gefässbündel gemäss der biologischen Bedeutung der letzteren eine deutliche Verbreiterung (Fig. 2). Diese

wird einerseits durch die an dieser Stelle auftretende grössere Anzahl von Gefässen und Tracheiden im mittleren Bündel, anderseits durch das Zusammentreten mehrerer Bündel verursacht, indem von rechts und links kleine, dem Blattrande parallel verlaufende Nerven sich mit dem mittleren vereinigen und nun mit ihren freien Enden hier gemeinsam ausmünden. Sonstige freie Gefässbündelendigungen in der Blattfläche

wurden nur bei *G. magellanica* und *G. Hamiltonii* in grösserer Menge angetroffen. Bei den übrigen Arten kommen sie nicht oder nur sehr vereinzelt vor.

Der Gefässbündelverlauf in der Blütenstandsaxe geht in ganz normaler Weise vor sich, schliesst sich aber im Allgemeinen dem des Stammes an. Nur in den anatomischen Verhältnissen treten Differenzen auf, die aber ausschliesslich Gegenstand des nächsten Abschnittes bilden sollen. Desgleichen soll hier auch auf den Verlauf in den einzelnen Blüten nicht eingegangen werden.

III. Allgemeiner anatomischer Aufbau und Bau der einzelnen Stränge.

Das Blatt.

Das Blatt ist in Anbetracht der schattigen und feuchten Standorte, an welchen diese Pflanzen wachsen, sehr einfach gebaut, und vor Allem eine Differenzierung des Blattgewebes in eine an der Oberseite liegende assimilatorische Palissadenschicht und ein parenchyma-

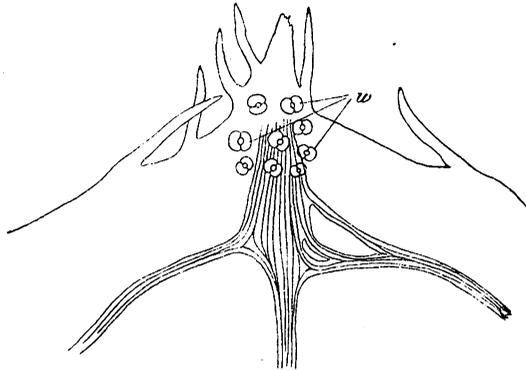


Fig. 2. Freie Gefässbündelendigung in einem Blatzzahn von *G. dentata*. w Wasserspalt.

tisches Schwammgewebe an der Unterseite nicht entwickelt, vielmehr stellt das ganze Mesophyll ein einheitliches, aus stark ausgebuchteten und gefalteten Parenchymzellen bestehendes Gewebe dar. Indem die einzelnen Zellen mit ihren Aussackungen, die auf der ganzen Oberfläche der annähernd isodiametrischen Form vertheilt sind, in gegenseitiger Berührung stehen, lassen sie ein stark entwickeltes Intercellularsystem und Durchlüftungsgewebe zwischen sich. Nur *G. Hamiltonii* nimmt auch in dieser Hinsicht wieder ihre Sonderstellung ein, indem bei ihr, wenn auch nicht so deutlich, wie es sonst bei Laubblättern die Regel ist, eine jedenfalls auffallende Differenzirung des Blattgewebes eintritt, die sich in der Scheidung eines die Oberseite einnehmenden Assimilationsgewebes und eines an der Unterseite vertheilten Schwammgewebes kundgibt. Ersteres zeigt zwar noch nicht die ausgeprägte Form, wie sie von einem echten Palissadenparenchym verlangt wird, doch darf man es jedenfalls mit gutem Rechte als solches bezeichnen, da es durch seinen reichen Chlorophyll- und Stärkegehalt, ferner durch das Fehlen der Aussackungen an den Zellen und damit der Intercellularräume sich deutlich gegen das übrige Blattgewebe abhebt. Wahrscheinlich ist es nur als eine Uebergangsform vom Schwamm- zum Palissadenparenchym zu betrachten, die ihre Erklärung in den Standortsverschiedenheiten der einzelnen Vertreter finden wird.

Diese Ausbildung des Blattgewebes, verbunden mit der schon im ersten Abschnitte angeführten stärkeren Behaarung den anderen Arten gegenüber, lässt wohl darauf schliessen, dass es sich um eine Art handelt, die an trockeneren Standorten wächst, als jene. Dass sie jedoch trotzdem noch in einer sehr feuchten Atmosphäre lebt, zeigt uns das Verhalten der Epidermis und die Vertheilung der Spaltöffnungen auf derselben. Sie zeigt in dieser Beziehung vollständige Uebereinstimmung mit allen übrigen Arten, die darin besteht, dass sie die Spaltöffnungen auf beiden Seiten des Blattes und dort überall gleichmässig vertheilt trägt. In dem Bau der Spaltöffnungen zeigen sich keine besonderen Eigenthümlichkeiten, Nebenzellen sind nicht vorhanden. Nur bei *G. densiflora* konnte ich bei einem Theile der Spaltöffnungen eine Abweichung von ihrem gewöhnlichen Bau beobachten. Vor Allem fällt diese auf, wenn wir von der Flächenansicht, auf der wir beide Arten von Spaltöffnungen neben einander beobachten können, das Blatt untersuchen. Dabei zeigt sich nun zunächst in der Vertheilung derselben kein Unterschied den anderen Arten gegenüber, was uns aber auffällt, sind die Athemhöhlen derselben.

Gewöhnlich sind dieselben sehr klein und ragen nur wenig über den Umriss der beiden Schliesszellen hinaus. Bei der Hälfte der Spaltöffnungen dieser Art beobachten wir riesig grosse Athemböhlen, die ungefähr den dreifachen Durchmesser zeigen, wie die beiden Schliesszellen zusammen. So merkwürdig nun auch diese verschiedenartige Ausbildung ist, so wenig bin ich im Stande, dafür eine biologische Erklärung zu geben.

Die normalerweise aus langgestreckten chlorophyllfreien Zellen gebildete Gefässbündelscheide geht auf der Unterseite der Blätter über in ein bei den verschiedenen Arten verschieden stark verdicktes Collenchymgewebe, das bei starken Blattnerven zuweilen schon wenige Zellreihen unterhalb der Gefässbündel seinen Anfang nimmt und nach unten allmählich grössere Ausdehnung erlangt, bei den Arten mit collateralen Blattbündelbau meist schon direct im Gefässbündel selbst beginnt.

Als Anhangsgebilde der Epidermis treten die für die meisten Gunnera-Arten charakteristischen keulenförmigen Haare mit plötzlich abgesetzter Spitze auf (Fig. 3), die nur am Blattrande durch einfache, fadenförmige ersetzt sind. Nur bei *G. Hamiltonii*, welche eine dicht filzige Behaarung von den übrigen Arten unterscheidet, besteht diese durchwegs aus mehr fadenförmigen Haaren mit nur an der Basis schwach ausgeprägter Verdickung. Ebenso ist bei *G. magellanica* und *G. lobata* die Keulenform weniger deutlich wie bei den neuseeländischen Arten. Die Haare dieser Arten gewinnen vielmehr durch ihre starke, gleichmässige Verdickung und gerade Form mehr das Aussehen von Borsten. Charakteristisch für dieselben ist ferner das Auftreten von 4—6 grossen Nebenzellen an ihrer Basis.

Die Blattzipfel und Blatzzähne, sowie die auf der Blattfläche selbst direct unterhalb dieser liegenden Blattheile, deren biologische Bedeutung schon im ersten Abschnitte gewürdigt wurde, sind auch anatomisch von den übrigen Theilen des Blattes sehr verschieden. Es zeigt sich bei deren Untersuchung, dass trotz der morphologisch so verschiedenen Ausbildung dieser Organe ihr anatomischer Aufbau vollständige Uebereinstimmung bei den neuseeländischen und südamerikanischen Arten zeigt. Schon ein Flächenschnitt, noch viel mehr aber ein Querschnitt durch dieselben gibt uns über ihren Bau den wünschenswerthen Aufschluss.

Wie bei den von Reinke (2), Merker (4), und Berckholtz (5) untersuchten Arten besteht auch dieses Drüsenpolster aus einem kleinzelligen, mit zahlreichen Aussackungen versehenen und daher

viele Intercellularräume zwischen sich lassenden Epithem, das über den vorher schon besprochenen Gefässbündelendigungen liegt und mit dicht gedrängten Spalten besetzt ist, die schon in ihrem Bau und in ihrer Form von den Luftspalten unterschieden sind (Fig. 2w). Die beiden, zusammen annähernd kreisförmigen Umriss zeigenden Zellen, welche die Spalte begrenzen, sind fest in die Epidermis eingefügt, ohne die Beweglichkeit und die dadurch bedingte Verstellbarkeit der Spalte bei den Luftspalten zu zeigen. Die Spalte selbst ist kreisrund, und ihre beiden Begrenzungszellen fallen durch das Vorhandensein grosser, dieselben nahezu vollständig ausfüllender, runder Stärkekörner noch besonders auf. Das unter dem Gefässbündel liegende Gewebe des Blattzahnes ist gewöhnliches Parenchym, wie das des übrigen Mesophylls. Wie die analogen Drüsen bei den anderen *Gunnera*-Arten, dienen auch diese der Ausscheidung von Wasser, das mit reichlichem Schleim vermischt ist, der in den Intercellularen des Drüsengewebes leicht nachzuweisen ist.

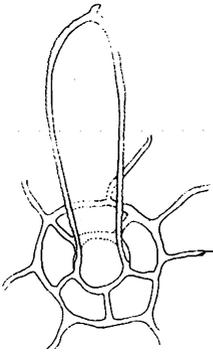


Fig. 3. Haar von der Blattfläche von *G. dentata*.

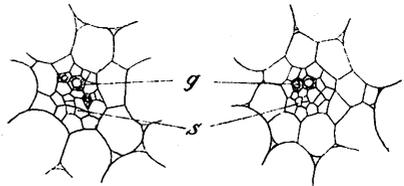


Fig. 4. Die beiden Blattstielnebenstränge von *G. dentata*. *g* Gefässe, *s* Siebtheile.

Bemerkt sei ferner noch, dass schon an der Spitze der Cotyledonen, die ich bei Keimpflanzen von *G. chilensis* zu beobachten Gelegenheit hatte, solche Wasserspalten auftreten, die in geringer Anzahl auf den rothgefärbten äussersten Enden derselben angeordnet sind und deren Thätigkeit bei der Cultur unter einer Glasglocke deutlich nachgewiesen werden kann.

Als eine weitere Eigenthümlichkeit der *Gunnera*-Arten überhaupt erscheint das Vorkommen von Calciumoxalat in Drusenform sowohl in der Blattfläche, wie in den übrigen Organen, in ersterer zuweilen in ungeheurer Menge. Die grossen Krystalldrusen sind in eigemen, mitten im Mesophyll liegenden Zellen mit geringem Schleimgehalt ausgeschieden.

Nur bei *G. Hamiltonii* finden wir die Ausscheidung von Calciumoxalat fast ganz unterdrückt. In dem Blatte konnte niemals, in den

übrigen Theilen nur äusserst selten eine vereinzelt kleine Krystalldruse wahrgenommen werden. Dafür findet sich aber eine andere Ablagerung, die bei allen übrigen von mir untersuchten Arten fehlt, über die auch in der bisherigen Litteratur über *Gunnera* keine Angaben vorliegen, und die vor Allem in älteren Pflanzentheilen, meist den Blattstielen, dem Stamm und den Ausläufern anzutreffen ist.

Schon bei oberflächlicher makroskopischer Betrachtung eines Schnittes gewahren wir meist in der Nähe des Gefässbündels, zuweilen auch an beliebigen anderen Stellen des Grundgewebes zahlreiche Zellen, welche durch ihren dunkel erscheinenden Inhalt sich scharf von den übrigen Zellen abheben. Bei starker Vergrösserung lösen sich diese dunklen Massen in eine Menge äusserst feiner, haarförmiger Kryställchen auf, welche theils den Zellwänden aufkrystallisirt sind und dann büschelförmig in das Innere vorspringen, theils auch lose in der Zelle selbst liegen. Auf den ersten Blick macht es daher fast den Eindruck, als handle es sich in denselben um Inulinausscheidung, mit der ihre Krystallisationsform am meisten Aehnlichkeit hat, und die auch, da es sich um Alkoholmaterial handelt, keineswegs unmöglich wäre. Gegen diese Annahme spricht jedoch schon der Umstand, dass in den übrigen Grundgewebezellen grosse Mengen von Stärke abgelagert sind und ein Vorkommen von Inulin neben Stärke meines Wissens bisher nicht beobachtet wurde. Aber auch das Verhalten gegen Reagentien lässt uns keinesfalls mehr im Zweifel, dass es sich nicht um Inulin handelt. Denn während sich dieses erst beim Erwärmen mit Wasser löst, verschwinden diese Krystallbildungen schon beim Liegen des Schnittes in kaltem Wasser oder Glycerin nach 5—10 Minuten und die Zellen, in denen die Ablagerung erfolgt war, erweisen sich vollständig gleichgestaltet und gleichbeschaffen wie die übrigen umliegenden Grundgewebezellen. Ebenso zeichnen sie sich aus durch ihre Löslichkeit in allen Säuren, selbst concentrirter Schwefelsäure, ohne mit letzterer die Bildung von Gypsnadeln zu veranlassen, zum sicheren Beweis, dass kein Calciumsalz, also nicht etwa in Nadelform ausgeschiedenes Calciumoxalat oder Calciumphosphat vorliegt. Weiteres über die Natur der Verbindung konnte nicht ermittelt werden. Jedenfalls handelt es sich um irgend eine organische Verbindung, die, weil für das Leben der Pflanze schädlich, ähnlich wie oxalsaure Kalk aus dem Organismus ausgeschieden wurde.

Der allgemeine Aufbau des Blattstiels wurde, soweit es den Verlauf der einzelnen Gefässbündel betraf, bereits im zweiten Theile eingehend betrachtet. Das Grundgewebe desselben besteht aus ziemlich

grosszelligen, im Längsschnitt etwas gestreckt erscheinenden parenchymatischen Zellen, die nur nach aussen hin sich allmählich verdicken und schliesslich in ein den ganzen Blattstiel umgrenzendes Collenchym übergehen, das bei den einzelnen Arten verschiedene Mächtigkeit erreicht. Sonst bietet sich nichts Nennenswerthes und es seien daher unsere weiteren Betrachtungen dem Aufbau der einzelnen Stränge gewidmet und dabei mit dem Blattstiel begonnen.

Dabei zeigt sich nun, dass, abgesehen von der Verschiedenheit der einzelnen Arten, soweit sich diese auf die Zahl der den Blattstiel durchziehenden Bündel bezieht, ein allgemeiner Grundplan im Baue der einzelnen Hauptstränge nicht zu verkennen ist und dass die kleineren anatomischen Unterschiede nur mehr oder weniger als Variationen desselben zu betrachten sind.

Der Bau der kleinen Blattstielnebenstränge (Fig. 4), die in den Kanten des etwas abgeflachten Blattstieles parallel mit dem Hauptbündel verlaufen, ist ein sehr einfacher und kann als collateral bezeichnet werden, da gewöhnlich nur eine sehr geringe Anzahl von Gefässen, meist nur 2—5, in etwas halbkreisförmiger Anordnung vorhanden sind, zwischen denen, gegen die Unterseite des Blattstiels gerichtet, ein aus kleinzelligem Gewebe bestehender Siebtheil eingeschlossen ist. Eine besondere Abgrenzung gegen das umliegende Grundgewebe tritt nicht ein, ebenso fehlt ein Festigungsgewebe, das bei den Hauptbündeln zuweilen zu starker Entwicklung gelangt. Kommt nun, wie es manchmal beim Eintritt in die Blattlamina der Fall ist, eine Theilung in diesem kleinen Bündel zu Stande, so geht gewöhnlich nur eine einzige Siebröhre mit wenigen Geleitzellen mit einem, bei grösseren Theilungsstücken höchstens zwei, Gefässen ab, um sich weiter oben mit einem anderen Bündel aufs neue zu vereinigen.

Nun ist aber nicht bei allen Arten mit drei Blattstielbündeln der Bau der Blattstielnebenstränge so einfach, wie er hier für *G. dentata* geschildert wurde, und wie er für alle neuseeländischen Arten mit Ausnahme von *G. Hamiltonii*, wo Blattstielnebenstränge überhaupt fehlen, charakteristisch ist. Bei *G. magellanica* tritt vielmehr schon dadurch eine bedeutende Complication ein, dass bei ihr die Blattstielnebenstränge schon einen concentrischen Bau aufweisen, wie er sonst nur bei den Hauptbündeln vorkommt. Das hier auftretende Bündel ist eine echte Stele im Sinne Van Tieghem's (6) und besteht aus zahlreichen, im centralen Theile des Gefässbündels regellos zerstreut liegenden Gefässen, die von einem Kranze meist deutlich abgegrenzter

Siebtheile eingeschlossen werden (Fig. 5). Eine deutliche Gruppierung der Gefässe gegenüber den Siebtheilen oder gar eine Zusammengehörigkeit mit letzteren zu einzelnen Bündeln ist nicht zu erkennen. Als weitere Eigenthümlichkeit erscheint das Vorhandensein einer, wenn auch schwach ausgebildeten Endodermis mit unbedeutend verdickten und verkorkten Radialwänden, an welche sich nach aussen unmittelbar das grosszellige Grundgewebe des Blattstieles anschliesst. Ein Marktheil ist nicht vorhanden, so dass dieses Bündel sehr auffallende Uebereinstimmung mit dem aufweist, welches Van Tieghem (6) von *G. monoica* abbildet.

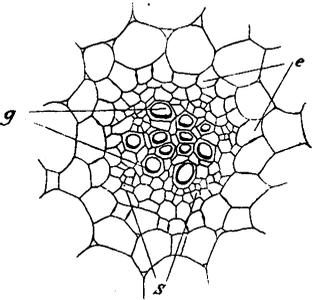


Fig. 5. Blattstielnebenstrang von *G. magellanica*. Die Gefässe (*g*) nehmen den ganzen centralen Theil des Bündels ein. *s* Siebtheile, *e* Epidermis.

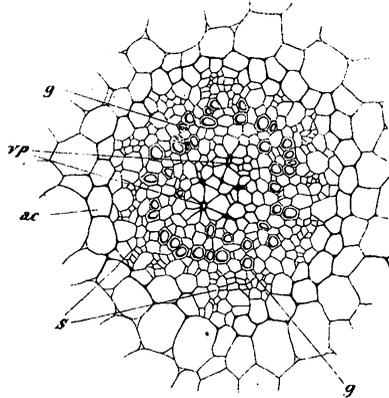


Fig. 6. Blattstielhauptstrang von *G. dentata*. Gefäss- (*g*) und Siebtheile (*s*) sind in Kreisen angeordnet. *ac* äusserer Collenchymbeleg, *vp* Vasalprimanen und inneres Collenchym.

So verschieden demnach das Verhalten der kleinen Blattstiel-Nebenstränge ist, so verhältnissmässig einheitlich ist der Bau der Blattstielhauptstränge namentlich bei den neuseeländischen Arten, für die wieder *G. dentata* als Typus gelten möge (Fig. 6). Wie bei den kleinen Bündelchen, so ist auch hier eine Endodermis nicht vorhanden, doch zeigen die dem Gefässbündelcylinder zunächst liegenden Grundgewebezellen die Tendenz, sich als Schutzscheide für das Bündel, zugleich aber als Festigungsgewebe für den ganzen Blattstiel auszubilden, indem dieselben, die sonst unverdickt und sehr grosslumig sind, kleiner werden und collenchymatische Verdickung zeigen. Diese umschliessen dann als ein- oder zwei-, zuweilen, namentlich bei älteren Blattstielen, mehrreihige Kreise das eigentliche Gefässbündel. Dieses ist eine typische Stele, die einen direct unter dem Collenchymbeleg folgenden Kreis von Siebtheilen aufweist, welcher

seinerseits wieder die zahlreichen, gleichfalls in Kreisform angeordneten, jedoch ohne bestimmte Orientirung zerstreut liegenden Gefässe umschliesst. Wenn daher auch, wie schon im Blattstielnebenstrange von *G. magellanica*, obgleich nicht so deutlich, hier die Zahl der Siebtheile, deren gewöhnlich 10—15 vorhanden sind, im Allgemeinen mit ziemlicher Deutlichkeit wahrnehmbar ist, da sie durch wenige Zellen grosszelligen Parenchyms von einander getrennt sind, so ist es doch in allen Fällen unmöglich, auch bei den Gefässen Gruppen heraus zu gliedern, die mit den betreffenden Siebtheilen zu Einzelbündeln vereinigt werden könnten. Zudem ist der Kreis der Gefässe fast geschlossen und nur hie und da, niemals jedoch an bestimmten Stellen, durch eine oder zwei grössere Parenchymzellen unterbrochen.

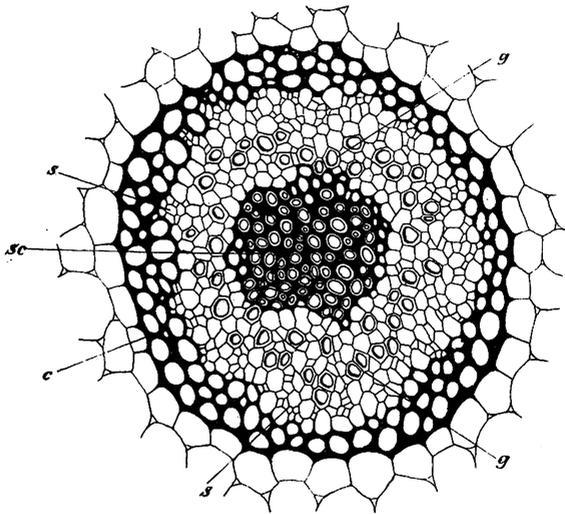


Fig. 7. Blattstielhauptstrang von *G. lobata*. Gefäss- (*g*) und Siebtheil (*s*) sind in Kreisen angeordnet. Der centrale Theil wird von einem Sklerenchymkern (*sc*) eingenommen. *ac* äusserer Collenchymmantel.

Von besonderem Interesse ist der markständige Theil des Bündels, der im Allgemeinen von wenig verdickten Collenchymzellen gebildet wird. Zwischen diesen eingestreut, fallen jedoch einige kleinere, stärker verdickte Zellen von unregelmässigem Querschnitt auf, um welche sich die Collenchymzellen in sternförmiger Anordnung gruppieren. Man könnte sie zunächst ohne Weiteres für Sklerenchymelemente halten. Die Entwicklung eines Gefässbündels zeigt jedoch, dass es sich in diesen keineswegs um Sklerenchymfasern, sondern vielmehr um zusammengedrückte und ausser Function gesetzte Ge-

fässe handelt, denn junge Blattstiele zeigen noch den ganzen innerhalb des Siebröhrenkreises liegenden Theil des Bündels von zahlreichen, im Grundparenchym zerstreut liegenden Gefässen erfüllt, die in den älteren Blattstielen mehr und mehr verschwinden und schliesslich von dem allmählich immer stärker werdenden Collenchym zusammengedrückt werden. Auch ein Längsschnitt lässt uns zu gleicher Anschauung kommen, denn derselbe zeigt uns in den verdickten Markzellen einige wenige lange, durch spiralgige Wandverdickung mit lang ausgezogenen Spiralen versehene Zellen, eben jene markständigen rudimentären Gefässe, die sich von den übrigen, das Gefässbündel zusammensetzenden Gefässen auch dadurch noch unterscheiden, dass letztere mit sehr engen, dicht aufeinander schliessenden spiralgigen Wandverdickungen versehen sind.

Etwas abweichend von der bisher besprochenen Gefässbündelzusammensetzung und den Uebergang bildend zu dem complicirteren Bündel bei *G. magellanica* ist das von *G. lobata* (Fig. 7). An Stelle der bei den neuseeländischen Arten aus nur wenig verdickten Collenchymzellen bestehenden Schutzscheide, die nach aussen allmählich in das Rindenparenchym übergeht, steht bei dieser Art eine plötzlich gegen das Grundgewebe sich abgrenzende, aus zwei bis drei Zelllagen bestehende Schicht sehr stark verdickter Zellen von collenchymatischem Charakter, die einen äusserst zweckmässigen Schutz für das innerhalb liegende Gefässbündel abgeben und daher hier umsomehr eine Endodermis überflüssig machen. Die Vertheilung von Siebtheilen und Gefässen in zwei concentrischen Ringen tritt auch hier ein, nur mit dem Unterschied, dass letzterer nicht so dicht geschlossen, vielmehr durch zahlreiche, fast jedes Gefäss isolirt stellende Grundgewebezellen zersprengt ist, wodurch eine regellose Zerstreung der Gefässe bei dieser Art noch viel mehr in die Erscheinung tritt, als das bei den neuseeländischen Arten der Fall war. Der centrale Theil der Stele zeigt dagegen einen durchaus eigenen Charakter. Das collenchymatische Mark mit den Vasalprimanen fehlt hier, ist aber in seiner Gesamtheit ersetzt durch einen ausgedehnten Kern stark verdickter Sklerenchymfasern, die für den hier etwas langen Blattstiel ein kräftiges mechanisches Gewebe mit Biegungsfestigkeit darstellen.

Wenn sich durch diese Verhältnisse *G. lobata* noch ziemlich eng an den Typus der *G. dentata* anschliesst, so entfernt sich *G. magellanica* von demselben schon sehr bedeutend. Wir haben ja auch oben bei Betrachtung der Blattstielnebenstränge schon die Beobachtung gemacht, dass diese Art bezüglich deren Bau ihre eigenen

Wege geht, und finden dieses abweichende Verhalten nun auch im anatomischen Bau des Hauptstranges (Fig. 8). Trotzdem auch hier, wie bei *G. lobata*, das ganze Bündel von einer sehr stark ausgeprägten, mehrere Zelllagen breiten Collenchymscheide umschlossen ist, kommt hier als besondere Abgrenzung gegen das Rindengewebe ausserdem noch eine, wenn auch wenig entwickelte, aber ihrem Bau nach als Endodermis zu bezeichnende Zelllage zur Ausbildung. Nach innen zu wiederholen sich zunächst die bei den vorhergehenden Arten schon zur Genüge geschilderten Verhältnisse. Dagegen kommt es im mittleren Theile des Gefässbündels zu einer vollständig neuen Ausbildung.

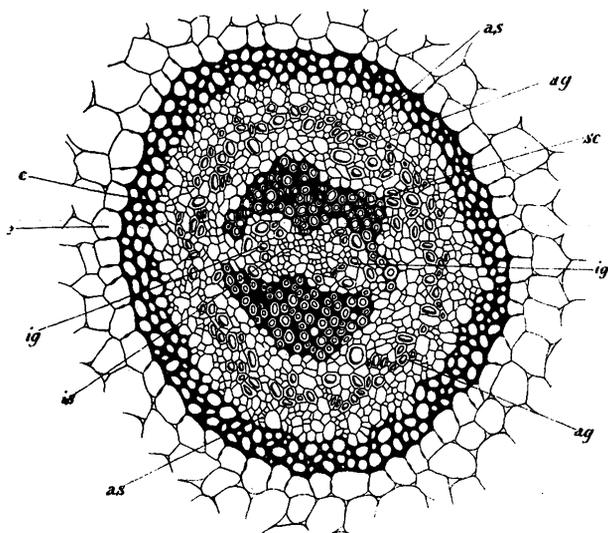


Fig. 8. Blattstielhauptstrang von *G. magellanica*. Zu dem äusseren Kreise von Siebtheilen (*as*) und Gefässen (*ag*) tritt noch eine centrale Masse von Siebtheilen (*is*), die von Gefässen (*ig*) umschlossen ist. *sc* Sklerenchym, *c* Collenchymring, *e* Endodermis.

Wenn auch das Auftreten von stark entwickelten Sklerenchymmassen sehr an das centrale Festigungsgewebe bei *G. lobata* erinnert, so ist doch besonders auffallend, dass dieselben nicht den Kern des ganzen Bündels einnehmen, sondern als zwei ausgedehnte, halbkreisförmige Stützpfeiler nach den beiden Seiten des im Querschnitt etwas ovalen Bündels gedrängt sind, so dass also zwischen ihnen noch ein ausgedehnter Gewebecomplex zur Ausbildung gelangen kann.

Was nun diesen betrifft, so ist weiterhin merkwürdig, dass derselbe nicht etwa durch Markgewebe gebildet wird, was bei der Ana-

logie mit ähnlichen Bündeln keineswegs auffallend wäre, sondern im Gegentheil abermals durch Gefässbündelelemente, deren Anordnung jedoch eine umgekehrte ist, wie in den äusseren Theilen, so dass ein Gesamtaufbau des Bündels zu stande kommt, wie wir ihm später bei den Stolonen noch öfters begegnen werden. Einige, in der Mitte durch wenige Grundgewebezellen in zwei grössere Gruppen getrennte Siebtheile werden nach aussen von zwei Seiten her umgrenzt von zahlreichen Gefässen, deren allgemeine Anordnung jedoch nicht in Kreisform vorliegt. Dieselben, durch wenig parenchymatische Zellen von einander getrennt, füllen vielmehr den zwischen den beiden Sklerenchympfeilern frei bleibenden Zwischenraum aus und trennen dadurch deutlich die mittleren Gefässbündel von den äusseren.

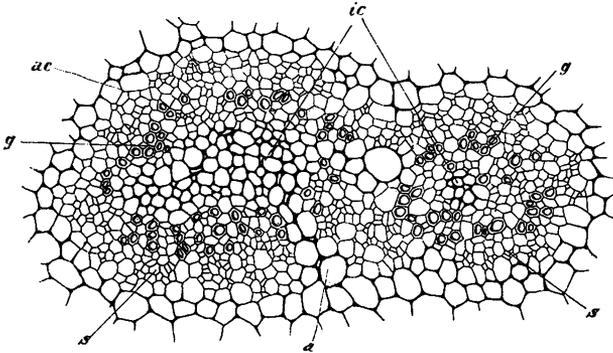


Fig. 9. Theilung des Blattstielhauptstranges von *G. dentata* in die Blatthauptnerven. Die Tochterbündel sind innerlich schon vollständig getrennt. Bezeichnung wie vor. Fig.

Diese Blattstielbündel nun, deren verschiedenartige Ausbildung uns bisher beschäftigte, nehmen von ihrem Grunde auf einen vollständig gleichmässigen, geraden, durch keinerlei Theilungen oder Verzweigungen gestörten Verlauf, so dass ein Querschnitt durch den Blattstiel auf allen Höhen ein gleiches Bild darbietet. Erst gegen die Blattspreite zu tritt allmählich eine auffallende Verbreiterung des Hauptbündels ein, die durch zahlreicher auftretende Siebtheil- und Gefässelemente und eine zu gleicher Zeit eintretende mächtigere Entwicklung des markständigen Gewebes bedingt wird und mit der hier am Blattspreitengrund vor sich gehenden Theilung des Blattstielbündels in die drei Bündel der Blatthauptnerven im Zusammenhang steht.

Die Vorgänge bei der Theilung soll uns Fig. 9 an *G. dentata* veranschaulichen. An dem Blattstielhauptbündel, das ursprünglich

einen runden oder doch nur wenig ovalen Querschnitt zeigte, ist an dieser Stelle eine bedeutende Ausdehnung in die Breite eingetreten, zugleich aber macht sich auch in seiner anatomischen Zusammensetzung eine Veränderung bemerkbar, die sich vor Allem in der Vertheilung von Gefässen und Siebtheilen kundgibt, ganz abgesehen von den Verschiebungen, die im Markgewebe eintreten.

Von aussen nach innen gehend, fällt uns zunächst in der Orientirung der Gefässe eine Verschiedenheit gegenüber den Verhältnissen in den unteren Theilen des Blattstiels auf. Diese zeigen hier, namentlich wenn wir den rechten Theil des hier gezeichneten Bündels ins Auge fassen, das Bestreben, sich etwas mehr nach der Mitte zu auszubreiten und zwar so, dass sie der in dem anfangs rein elliptischen Querschnitte des Bündels eingetretenen seichten Einschnürung in der Mitte nachgeben. Diese Einschnürung, die durch Hereindrängen von parenchymatischen und collenchymatischen Elementen von der Seite her bedingt wird, hat unterdessen auch auf das mediane Mark einen Einfluss ausgeübt in der Weise, dass dadurch eine Trennung desselben in zwei Partien, eine rechte und eine linke, bewirkt wurde.

Das Vordringen der Gefässe nach innen geschieht jedoch durchaus nicht regellos, vielmehr sehen wir auf beiden Seiten stets das Bestreben, wieder einen Kreis zu bilden, eine Erscheinung, die namentlich auf der rechten Seite der Figur deutlich hervortritt. Mit der so zu stande gekommenen Drehung der Gefässe nach innen geht aber gleichzeitig eine solche der Siebtheile Hand in Hand und es ist an verschiedenen Stellen deutlich zu beobachten, wie auch die Siebtheile die Bewegung der Gefässe nach innen mitmachen. Eine kurze Strecke laufen nun die so in ihrer Trennung bereits vorbereiteten Bündel neben einander her in gemeinsamer Umgrenzung durch den Collenchymring, bis dieser schliesslich durch das von der Seite her immer mehr hereindrängende parenchymatische Grundgewebe gegen die Mitte des bandförmigen Bündels vorgeschoben wird und dadurch die Trennung bewirkt. Diese wird auch insofern noch bedeutend erleichtert, als schon kurz nach der Differenzirung der beiden Tochterbündel in der Mitte sich collenchymatisches Gewebe bildet, das sich bei der Trennung mit dem seitlich sich vorschiebenden äusseren Collenchymbelege vereinigt und nun einen Theil der Umgrenzungsscheiden der beiden neu entstandenen Bündel darstellt.

Gewöhnlich erfolgt jedoch die Trennung des Blattstielbündels in die drei Hauptnerven des Blattes nicht auf gleicher Höhe des Stieles, sondern meist geht eines etwas früher ab, als das andere und wir

begegnet daher der Scheidung der Bündel an dem einen Theilstücke noch einmal weiter oben. Dieselbe spielt sich in gleicher Weise ab, wie das erstemal. Fig. 10 zeigt das Verhalten des einen aus der eben beschriebenen Theilung hervorgegangenen Tochterbündels. Der Schnitt ist im Vergleich zum vorigen an einer etwas tieferen Stelle geführt und wir sehen daher trotz der schon deutlich wahrnehmbaren Einbiegung des Gefäßbündels in der Mitte das markständige Collenchym noch eine zusammenhängende Masse bilden. Zugleich zeigen aber auch schon Gefäße und Siebtheile das auffallende Bestreben, nach der Mitte zu sich in zwei neben einander liegenden Kreisen anzuordnen.

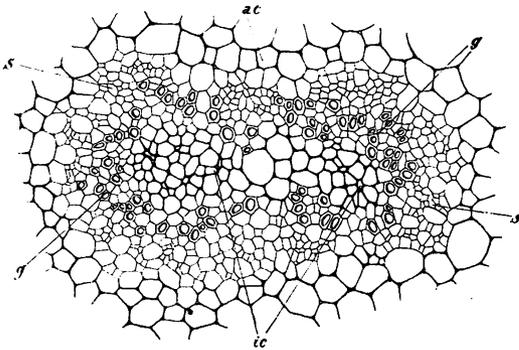


Fig. 10. Zweite Theilung des Blattstielhauptstranges von *G. dentata* nach Abgang eines Blattnerven. Die Tochterbündel sind im Inneren noch nicht vollständig getrennt.

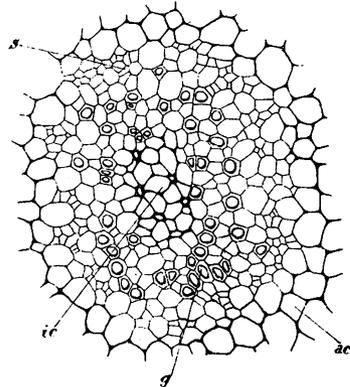


Fig. 11. Concentrisch gebauter Blatthauptnerv von *G. arenaria*. Bezeichnung wie in Fig. 9.

In der anatomischen Beschaffenheit der so entstandenen Blatthauptnervenbündel tritt nun zunächst im Allgemeinen keine weitere Veränderung mehr ein (Fig. 11). Sie verlaufen gewöhnlich, eine lange Strecke ihren concentrischen Charakter beibehaltend, in der Blattfläche weiter nach oben, erfahren aber, je weiter sie in das Blatt hinein verlaufen und je mehr ihnen zur Bildung kleinerer Seitennerven Bauelemente entzogen werden, eine Veränderung derart, dass sie dadurch die concentrische Structur allmählich verlieren und gegen das Ende zu mehr und mehr collateralen Bau annehmen.

Zuweilen kommt es jedoch vor, dass das Blatthauptbündel schon zu Anfang einen ausgesprochen collateralen Charakter trägt (Fig. 12). Dabei muss jedoch bemerkt werden, dass dieser Fall nicht auf eine besondere Art beschränkt ist, sondern dass es allgemein hie und da zu dieser Ausbildung kommt. Die Art und Weise der Entstehung

wollen wir an *G. dentata* verfolgen, die auch der Fig. 12 zu Grunde liegt. Wir sehen schon in Fig. 9, dass bei der Differenzirung der einzelnen Bündel vor der Trennung, bei *a* sich von der Seite her ein aus dem collenchymatischen Grundgewebe entstandener Keil von Collenchymzellen gegen den Marktheil des Gesamtbündels vorschiebt und mit diesem sich vereinigt. Dass es sich in dieser Gewebebildung jedoch keineswegs um das die Trennung der beiden neu entstehenden Bündel herbeiführende Gewebe handelt, ist aus der Figur ohne Weiteres deutlich ersichtlich. Es ist vielmehr ein Zellcomplex, der nur in dem linken Theilstücke eine Sprengung des Gefässbündelringes hervorruft. Wie an successiven Querschnitten leicht zu verfolgen ist,

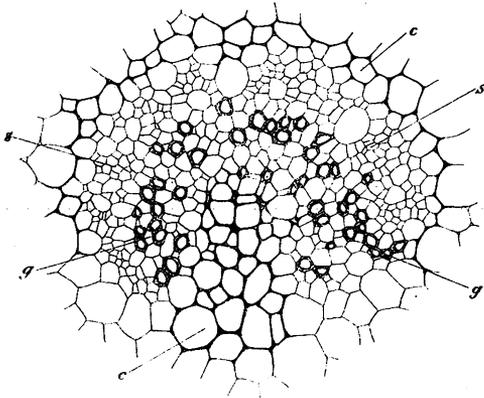


Fig. 12. Collateraler Blatthauptnerv von *G. dentata*. *c* Collenchym, *g* Gefässe, *s* Siebtheile.

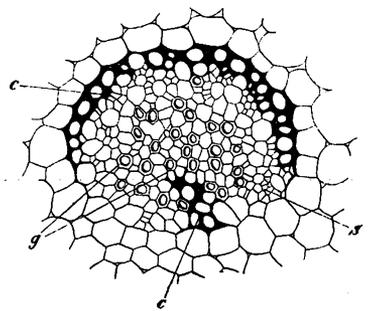


Fig. 13. Blatthauptnerv von *G. lobata*. Die Gefässe nehmen den ganzen mittleren Theil des Bündels ein. Bezeichnung wie vor. Fig.

verbreitert sich dieser Collenchymtheil nach oben hin mehr und mehr und bewirkt dadurch, dass der ursprünglich normaler Weise als concentrisches Bündel angelegte Strang einen entschieden collateralen Charakter annimmt, den er auch in seinem ganzen Verlaufe durch das Blatt beibehält. Auch in der Anordnung des äusseren Collenchymbeleges documentirt sich in unzweideutiger Weise seine Collateralität. Ebenso kann bei den zwei anderen seitlichen Blatthauptnerven eine ähnliche Anomalie eintreten, doch ist sie bei diesen in der Regel nicht so deutlich ausgeprägt.

Ich habe absichtlich die Bildung der Blattnerven aus dem Blattstielbündel etwas eingehender behandelt, weil zwar bei den verschiedenen Autoren überall die Thatsache angeführt ist, dass die aus dem concentrischen Blattstielbündel entstehenden drei Hauptnerven gleichfalls concentrischen Bau aufweisen, nirgends jedoch über die Art, wie

diese auffallende Erscheinung zu stande kommt, sich nähere Angaben finden.

Eine an den letzterwähnten Ausnahmefall sich anschliessende Art des Gefässbündelaufbaues im Blattnerve findet sich übrigens auch bei *G. lobata*, allerdings hier als Regel, jedoch nicht ganz in so typischer Form. Auch bei dieser Art ist an der Basis des Bündels eine keilförmige Ausbildung collenchymatischen Gewebes wahrzunehmen, doch nimmt sie dort nicht so ausgedehnte Dimensionen an, wie im vorhergehenden Falle, schon deshalb, weil ein Markgewebe hier nicht vorhanden, sondern der ganze centrale Theil des Bündels von den Gefässen erfüllt ist (Fig. 13). In noch höherem Grade als durch diesen Collenchymkeil an der Basis gibt sich der collaterale Charakter in der im oberen Theile des Bündels vorhandenen starken Collenchymscheide kund, die den ganzen Gefässstrang halbkreisförmig umschliesst, niemals aber sich mit dem basalen Collenchymkeile vereinigt. Auch dieses Bündel behält in seinem ganzen Verlaufe seinen collateralen Charakter bei, der durch die Abzweigungen zahlreicher Seitenerven nur noch deutlicher zum Ausdrucke kommt.

Der Stamm.

Der Stamm zeigt auf seinem Querschnitte in grosszelligem, nach aussen collenchymatisch verdicktem Grundgewebe eingebettet zerstreut je nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wurde, eine verschieden grosse Anzahl von Bündeln, welche den in ihm zusammenlaufenden Blattspursträngen entsprechen, über deren Verlauf und gegenseitigen Zusammenhang wir uns im zweiten Abschnitt bereits eingehend orientirten. Ihre Form, die, je nachdem es sich um direct getroffene Blattspurstränge oder um solche handelt, welche kurz vorher erst aus der Vereinigung mehrerer entstanden sind, eine sehr wechselnde ist, hat auf den anatomischen Bau im Allgemeinen keinerlei Einfluss. Sie alle stellen concentrische Bündel dar vom Bau der Blattspurstränge. Nur an der Stelle, an welcher die Vereinigung sämtlicher Bündel zu einem einheitlichen Strange stattfindet, der sich weiter nach unten in den Stolonen fortsetzt, gewinnt sein Querschnitt ein wesentlich anderes Bild. Auch bieten in dieser Region die einzelnen Arten mitunter recht erhebliche Differenzen, auf die erst bei der Besprechung der Ausläufer näher eingegangen werden soll.

Die Inflorescenzachse.

Die gleichen Verhältnisse wie der Stamm zeigt auch die Inflorescenzachse, und da Anordnung und Vertheilung der Bündel genau

so befunden wurde, wie sie Van Tieghem (6) für *G. magellanica* angibt, von welcher mir selbst Blüthenstände nicht zur Verfügung standen, kann ich auf dessen Abhandlung hinweisen. Querschnitte in verschiedenen Höhen der Blüthenstandsachse zeigen uns sehr wechselnde Bilder. An der Basis liegen in dem grosszelligen Grundgewebe eingebettet gewöhnlich noch zwei, weiter unten, wenn sich der Blüthenschaft bereits mit dem Stamme vereinigt hat, nur mehr ein Bündel, während weiter nach oben zu ihre Zahl bedeutend zunimmt, in demselben Verhältniss aber ihre Ausdehnung sich verringert. Es kommen der Reihe nach Regionen mit 2—4 grösseren und mehreren kleineren Bündeln, deren Verhältniss jedoch, je weiter wir nach oben kommen, sich allmählich umkehrt, so dass schliesslich gegen die Spitze des Blüthenstandes zu nur mehr ganz vereinzelt kleine erscheinen, deren Zahl zum Schlusse bis auf eines, das Gefässbündel der Endblüthe, heruntergeht.

In ihrer anatomischen Beschaffenheit stimmen sie mit den bisher kennen gelernten Blattstielbündeln vollständig überein, nur ist eine Ausbildung des Festigungsgewebes gewöhnlich unterblieben. Ein Mark findet sich nur bei den grösseren. Bei den analog den Blattstielnebensträngen gebauten kleinen Blüthenstielbündelchen, die nur wenige Gefässe und einen Siebtheil enthalten, kommt eine Markbildung nicht zu stande.

Erwähnung verdient ferner die Thatsache, dass der Blüthenschaft, ebenso wie der Stamm und vor Allem die Stolonen namentlich bei einigen Arten, z. B. bei *G. Hamiltonii*, als Reservestoffbehälter dienen, da ihre Zellen dicht mit grossen runden Stärkekörnern ohne deutliche Schichtung vollgepfropft sind.

Die Stolonen.

Schon im ersten Theile wurde hervorgehoben, dass alle untersuchten Arten sich durch das Verhandensein von Ausläufern auszeichnen. Dieselben verdienen wegen ihrer verschiedenartigen Ausbildung bei den einzelnen Arten ganz besondere Beachtung, namentlich da sie Bauverhältnisse aufweisen, die uns bisher nur vorübergehend und weniger charakterisch bei einer Art vorgekommen sind. Nun sind zwar, wenn wir die früher erschienenen Arbeiten durchgehen, die Bauverhältnisse der Ausläufer scheinbar bei allen Gunneraarten analoge, ihre Entstehungsweise jedoch ist eine sehr abweichende. Schon Merker (4) hat bei *G. macrophylla* das Vorhandensein von bicollateralen Strängen im Ausläufer nachgewiesen und auch unsere

Arten zeigen bei flüchtiger Betrachtung so gebaute Stränge; wenn wir jedoch ein Bündel analysieren, so zeigt sich, dass die Bezeichnung bicollateral hier ohne Zweifel unangebracht ist.

Beim Studium der Strukturverhältnisse finden wir nun, dass, mit Ausnahme von *G. Hamiltonii*, die Gefäßbündelcylinder in den Stolonen bei allen neuseeländischen Arten vollständig übereinstimmend gebaut sind, weshalb die einzelnen, die Beschreibung erläuternden Figuren verschiedenen Arten entnommen wurden. Nur *G. lobata* und *magellanica* zeigen auch hier wieder Abweichungen.

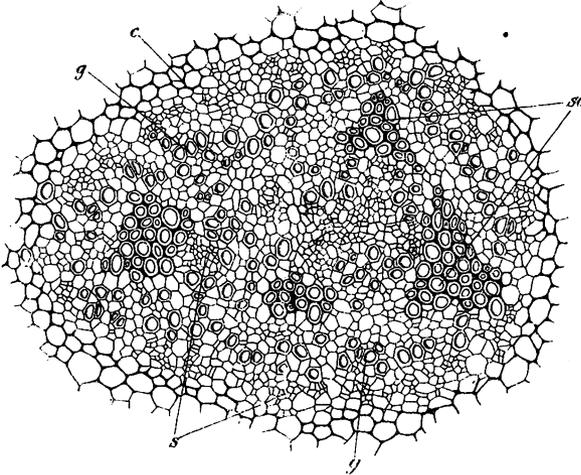


Fig. 14. Gefäßbündel des Ausläufers von *G. microcarpa* kurz vor dessen Austritt aus dem Stamm. Die Gefäße (*g*) und Siebtheile (*s*) liegen zerstreut auf dem Querschnitt. *sc* Sklerenchym, *c* Collenchym.

Mit der Betrachtung der neuseeländischen Arten beginnend, müssen wir gleich von vornherein unterscheiden, ob wir es mit jungen oder alten Ausläufern zu thun haben, andererseits aber auch darauf Rücksicht nehmen, an welcher Stelle der Schnitt geführt wurde, ob kurz nach dem Verlassen des Stammes oder an sonstiger beliebiger Stelle seines Verlaufs, denn wir werden uns überzeugen, dass wir, je nachdem uns einer der vier Fälle vorliegt, zuweilen vollständig andere Bilder bekommen.

Zunächst wollen wir uns mit dem Bündel von *G. microcarpa* beschäftigen kurz vor dem Austritt des Ausläufers aus dem Stamm. Dasselbe bietet, wie schon gelegentlich des Stammaufbaues kurz erwähnt wurde, ein ganz eigenartiges Bild, welches an das erinnert, was Merker (4) für die „Platten“ bei *G. macrophylla* schildert,

denen diese Bildung wohl auch als analog bezeichnet werden kann. Von aussen nach innen gehend (Fig. 14) begegnen wir, allmählich sich aus dem grosszelligen Grundgewebe herausbildend, einer aus mehreren, gewöhnlich 1—3, Zelllagen bestehenden Festigungsscheide in Form von collenchymatisch verdickten Zellen, deren Vorhandensein auch bei den bisher betrachteten Bündeln ein nie fehlendes Merkmal war. In der Beschaffenheit des übrigen Centralcyinders jedoch fällt uns ganz besonders die unregelmässige Anordnung ihrer sämtlichen Elemente auf. Zwar ist noch in der Peripherie direct unter dem Collenchymmantel eine kreisförmige Gruppierung von Siebtheilen ziemlich deutlich wahrzunehmen, aber schon bei der Betrachtung der Gefässvertheilung lässt uns die bisher gewohnte Art und Weise, auch die Gefässe in einem Kreise angeordnet zu finden, ziemlich im Stich, wenn auch gerade nicht zu verkennen ist, dass sich mit einiger Phantasie auch bei diesen ein Kreis construiren lässt, dessen einzelne Theile durch dazwischen tretendes Parenchym von einander getrennt worden wären. Wie wir wissen, kommt ja auch bei den in ziemlich geschlossenen Kreisen angeordneten Gefässen der bisher betrachteten Stelen zuweilen eine Trennung durch wenige Zellen des Grundgewebes vor und man könnte hier nicht mit Unrecht eine etwas weitergehende Ausbildung dieser trennenden Parenchymzellen annehmen. Weiter nach innen jedoch hört eine Vergleichung mit analogen Fällen auf, denn der ganze centrale Theil des Bündels setzt sich zusammen aus einer wirr durcheinanderliegenden Masse theils grösserer Grundgewebezellen, theils aber auch vereinzelter oder zu kleineren Gruppen vereiniger Gefässe und Siebtheile, bei denen eine gegenseitige Zusammengehörigkeit niemals zu erkennen ist.

Wie von Merker (4) an *G. macrophylla* nachgewiesen wurde, rollen sich beim Zusammentreffen der einzelnen aus den Blättern kommenden Gefässbündelstränge diese auf und liefern auf diese Weise, je nach ihrer ursprünglichen Beschaffenheit, theils Stränge von concentrischem, theils solche von bicollateralem Baue. Eine Analogie mit dieser Erscheinung finden wir allerdings auch bei einer der untersuchten Arten, *G. Hamiltonii*, die uns jedoch erst später eingehender beschäftigen soll. Hier dagegen treten die aus den Blättern kommenden Stränge zunächst eine kurze Strecke weit ganz unregelmässig zusammen, ohne sich vor der Vereinigung noch einem besonderen Modus aufzuschliessen, weshalb durch die Anhäufung der einzelnen Bündelelemente an einer einzigen, nicht sehr ausgedehnten Stelle dieser eigenartige Aufbau zu stande kommt. Erst später gruppiren

sich die einzelnen Theile regelmässig, wie uns ein Schnitt an anderer Stelle des Ausläufers zeigt.

Bevor ich jedoch auf dessen weiteren Bau eingehe, sei noch auf das Vorhandensein eines starken Festigungsgewebes im Innern des Bündels in Form ziemlich ausgedehnter Sklerenchymmassen hingewiesen, die gleichfalls in unregelmässiger Anordnung auf dem Bündelquerschnitt vertheilt zu sein scheinen. Ein Vergleich mit später zu betrachtenden Bündeln jedoch überzeugt uns, dass trotzdem wenigstens zum Theil eine gewisse Orientirung vorhanden ist, die sich namentlich in der Stellung der beiden seitlichen Stützpfiler erkennen lässt.

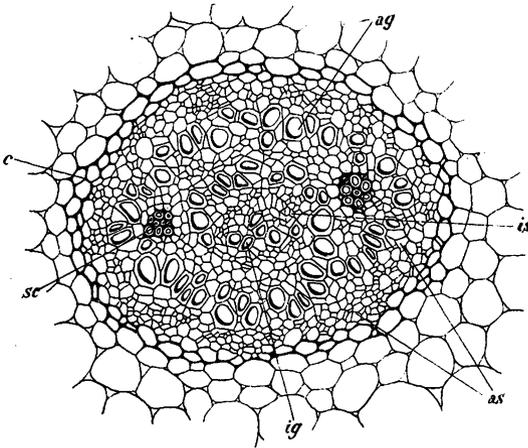


Fig. 15. Gefässbündelaufbau eines jungen Ausläufers von *G. dentata*. Gefässe (*ag* und *ig*) und Siebtheile (*as* und *is*) sind in concentrischen Kreisen angeordnet. *c* Collenchym, *sc* Sklerenchym.

Betrachten wir nun daran anschliessend einen Querschnitt durch einen jungen Ausläufer von *G. dentata* (Fig. 15). In ein grosszelliges, nach aussen hin mit einem mehrzelligen Collenchymring gefestigtes Grundgewebe eingebettet liegt ein in normaler Weise durch den Collenchymbeleg eingeschlossenes, einzelnes Bündel von runder oder etwas ovaler Form, das wie das vorher betrachtete durch keine besondere Endodermis gegen das äussere Grundgewebe abgegrenzt ist.

In seinem Bau zeigt dasselbe eine auffallend regelmässige, an die eines bicollateralen Bündels erinnernde Anordnung seiner einzelnen Elemente. Auf die niemals fehlende Collenchymschicht folgt zunächst meist ein gewöhnlich nur aus einer einzigen oder zwei Zelllagen bestehender Pericykel, welcher die sich hier schon deutlich in Kreisform gruppirten Siebtheile, 10–20 an der Zahl, umschliesst. Ein

ebenso deutlicher, wie bei den Blattstielen durch einzelne parenchymatische Zellen hie und da unterbrochener Ring von Gefässen folgt nach innen. Soweit sind uns die Verhältnisse bekannt. Der mittlere Theil stimmt nun mit keiner der bisher besprochenen Gefässbündel überein, erinnert jedoch einigermaßen an die Ausbildung des Bündels, das wir im Blattstiel von *G. magellanica* angetroffen haben. Durch eine aus mehreren Zelllagen sich zusammensetzende Schicht parenchymatischer Zellen gegen das äussere Bündel abgegrenzt, findet sich

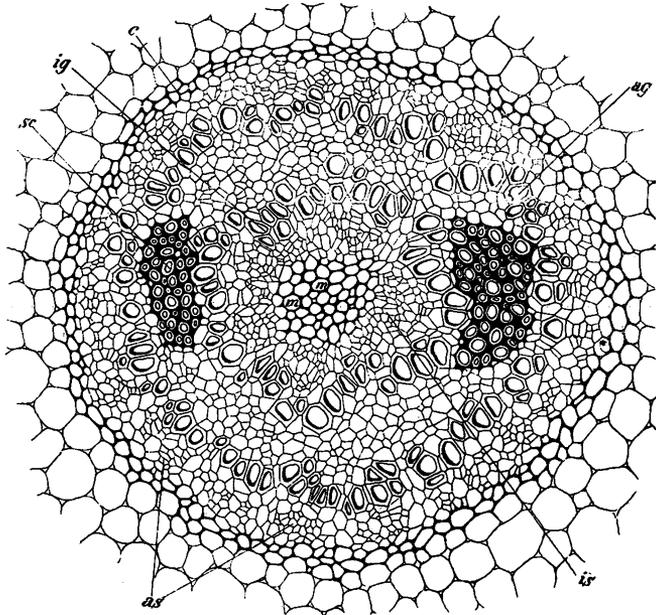


Fig. 16. Stele eines alten Ausläufers von *G. densiflora*, zusammengesetzt aus zwei concentrischen Gefässbündelringen. Bezeichnung wie vor. Fig. *m* Collenchymatisches Mark.

nach innen zu ein zweiter Bündelcylinder, der jedoch die umgekehrte Lage seiner Theile, wie der äussere aufweist. Ein ebenso deutlicher Kranz von Gefässen umschliesst den centralen Theil des ganzen Bündels, der aus mehreren nicht deutlich getrennten Siebtheilgruppen besteht. In der die beiden Gefässbündelcylinder trennenden Parenchym-schichte finden wir auch wieder zu beiden Seiten jene Gruppen von Sklerenchymfasern, die ihrer Stellung nach den beiden im vorher besprochenen Gefässbündel namhaft gemachten Sklerenchymleisten entsprechen und, da weitere fehlen, ihren Ursprung aus der Verschmelzung der dort vorhandenen vier deutlich erkennen lassen.

Dieser Aufbau erinnert nun allerdings sehr an den eines bicollateralen Bündels. Dass es sich in demselben jedoch keinesfalls um ein solches handelt, erweist schon die Thatsache, dass durch das parenchymatische Gewebe, das zwischen die Gefäßtheile eingeschoben ist, eine unzweideutige Trennung in zwei sichtlich von einander ganz unabhängige Bündel eingetreten ist.

Mit dem Alter der Stolonen ändert sich in ihrem anatomischen Aufbau nur sehr wenig. Naturgemäss nimmt die Mächtigkeit des Festigungsgewebes, so namentlich der Sklerenchymbalken zu, auch das die beiden Gefässcylinder trennende Parenchym gewinnt an Ausdehnung und bewirkt daher eine noch viel deutlichere Auseinanderhaltung zweier, von einander unabhängiger Bündel. Als wesentliche Veränderung kann nur das Auftreten eines aus verdickten Zellen von collenchymatischem Charakter bestehenden Markes angesehen werden (Fig. 16).

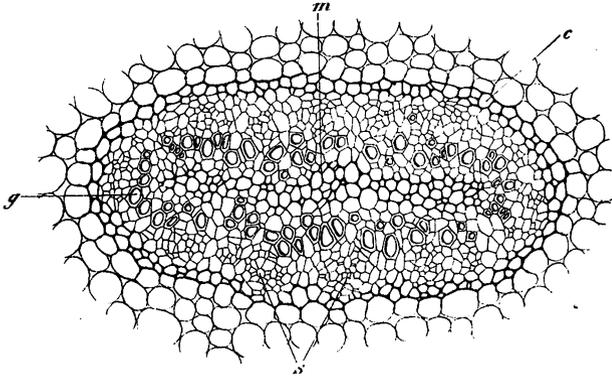


Fig. 17. Stele im Ausläufer von *G. Hamiltonii* nur aus einem einzigen Ringe von Gefässbündeln bestehend. *e* Endodermis, *c* Collenchymbeleg, *s* Phloëmring, *g* Gefässring, *m* collenchymatisches Mark.

Vollständig verschieden davon ist nun der Bau der Stele des Ausläufers von *G. Hamiltonii*, bei welchem auch eine Verschiedenheit in der Zusammensetzung an verschiedenen Stellen nicht wahrzunehmen ist. Schon im Stamm finden wir die gleiche Anordnung wie später im Ausläufer, im jungen die gleichen wie im alten, eine Thatsache, die darin ihre Erklärung findet, dass bei dieser Art der Zusammenschluss der einzelnen Blattspurstränge zum einheitlichen Stamm- und Ausläuferbündel in gleicher Weise erfolgt, wie es für *G. macrophylla* von Merker (4) nachgewiesen wurde, indem die einzelnen Blattspurstränge sich vor ihrer Vereinigung theilweise aufrollen und dadurch

nach der Vereinigung ein einheitliches, regelmässig angeordnetes Bündel darstellen (Fig. 17).

In den nach der Aussenseite des Ausläufers sich nur wenig verändernden Grundgewebezellen, die durch vollständige Füllung mit grossen Stärkekörnern deutlich ihre Bestimmung als Reservezellen kundgeben, liegt in dem kreisrunden Querschnitte ein breit bandförmiges Gefässbündel, das sich von den bisher betrachteten Stolonensträngen schon durch das Vorhandensein einer Endodermis unterscheidet, ausserdem aber Verhältnisse darbietet, die ganz und gar mit denen übereinstimmen, die wir sonst bei den Stelen der Blattstiele angetroffen haben. Collenchym-, Siebtheil- und Gefässring in aufeinanderfolgenden concentrischen Kreisen schliessen ein collenchymatisch verdicktes Markgewebe ein. Ein doppelter Kranz von Gefässbündelelementen und somit ein innerer Gefässbündelcylinder ist hier nicht vorhanden.

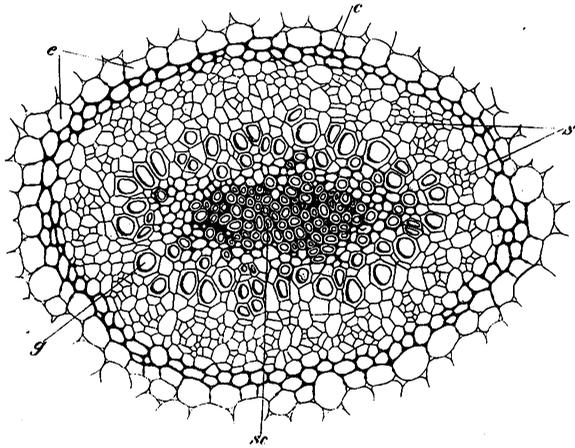


Fig. 18. Gefässbündel des Ausläufers von *G. lobata*. Bezeichnung wie vor. Fig. sc Sklerenchym.

Eng an die Gefässbündelausbildung bei *G. Hamiltonii* schliesst sich die von *G. lobata*, wenigstens in den jüngeren Stolonen, an, die sich ja auch in anderen Beziehungen in deutlich ausgeprägter Weise an jene anlehnt. Auch ihre Ausläufer sind von einem allerdings mehr walzenförmigen Bündelstrang durchzogen, bei dem, wie schon im Blattstiele die Ausbildung eines starken sklerenchymatischen Festigungsgewebes deutlich in den Vordergrund tritt. Schon wenn wir von dem Rande des Ausläufers nach innen gehen, treffen wir auf eine sehr stark verdickte Epidermis, unter welcher eine mächtig entwickelte, aus Collenchym gebildete Festigungsscheide folgt, die all-

mählich in unbedeutend verdicktes Parenchym übergeht. Der in seinem Centrum liegende Gefässbündelcylinder (Fig. 18) ist wie bei der vorigen Art gegen das Rindengewebe abgeschlossen durch eine deutliche Endodermis, auf welche in gleicher Aufeinanderfolge wie bisher Siebtheile und Gefässe folgen. Den medianen Theil nimmt ein allmählich in einen starken Sklerenchymkern übergehendes Collenchym ein.

Bemerkt sei noch, dass die Bildung dieses Bündels, so gross auch die Aehnlichkeit mit *G. Hamiltonii* ist, nicht auf dieselbe Weise erfolgt wie bei dieser, vielmehr so wie bei den übrigen neuseeländischen Arten, nur mit dem Unterschiede, dass hier die schliessliche Gruppierung der einzelnen Gefässbündelelemente nur in einem einzigen Kreise stattfindet.

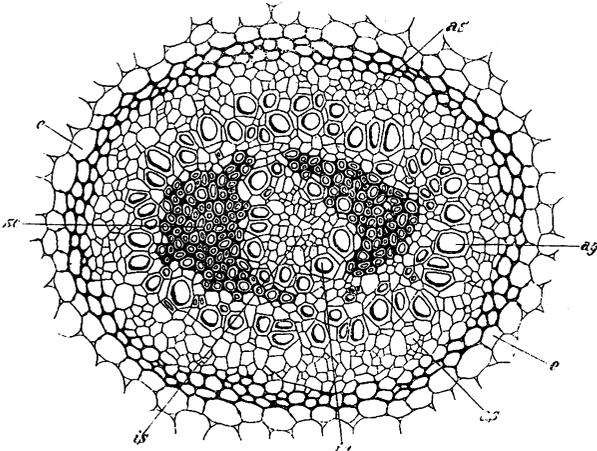


Fig. 19. Gefässbündel eines stärkeren Ausläufers von *G. lobata*. Das centrale Sklerenchym ist getrennt durch einen Kreis von Gefässen mit centralen Siebtheilen. Bezeichnung wie Fig. 15 e Endodermis.

Dass daher thatsächlich, namentlich wenn einige Stränge etwas weiter herunterlaufen, auch zuweilen die Ausbildung der Stele nach Art der bei den neuseeländischen Formen auftretenden, zu stande kommt, zeigt uns Fig. 19 von einem etwas dickeren und älteren Ausläufer. In den äusseren Theilen ist allerdings keinerlei Veränderung eingetreten, um so mehr kommt eine solche jedoch im mittleren Theile des Cylinders zum Ausdruck. Das in dem jüngeren Ausläufer hier befindliche Sklerenchym erfährt in seiner Mitte eine Theilung, wo durch zwei halbkreisförmige Theilstücke gebildet werden, die uns an die bei den neuseeländischen Arten gleichfalls vorhandenen beiden

Stützpfeiler aus Sklerenchym erinnern, die auch dort an den beiden Seiten des Bündelquerschnittes angeordnet waren. Mit dieser Theilung im Zusammenhange steht dann das Auftreten eines Kranzes von Gefässen, der mehrere Siebtheilgruppen einschliesst, so dass auch hier ein in den ersten eingeschobener zweiter, aber umgekehrter Gefässcylinder entsteht, der für die neuseeländischen Arten so charakteristisch ist.

Den letzten und zwar vollständig isolirt dastehenden Typus finden wir bei *G. magellanica*, bei der, wie auch schon Reinke (2) kurz erwähnte, der Querschnitt der Ausläufer mehrere in Zahl und Grösse bei ein und demselben Ausläufer wechselnde Gefässbündelstränge aufweist. Schneiden wir einen der langen Stolonen an verschiedenen Stellen durch, so zeigt er an den einzelnen Schnittflächen ein sehr variirendes Bild; bald sind es nur 3, bald 4—6, ja sogar 7 Stränge, die ihn durchziehen, eine Erscheinung, die dadurch bedingt wird, dass dieselben theilweise mit einander anastomosiren und nach kurzer Vereinigung sich wieder trennen. Es ist klar, dass dadurch auch ihre Form, die bald rund, bald oval, bald halbkreisförmig ist, beeinflusst wird. Ihr Bau ist jedoch trotz der Verschiedenheit der Form ein sehr einheitlicher, nämlich der des typischen Blattstiels, dem er auch in dem Auftreten eines centralen Festigungskernes von Sklerenchym nahe kommt, der sich bei dickeren Strängen vorfindet, bei den kleineren aber durch collenchymatisches Mark ersetzt ist.

Das Grundgewebe des Ausläufers ist sehr regelmässig ausgebildet, ohne dass seine Zellen nach aussen hin in ein besonderes Collenchym übergehen.

Wenn wir nach Gründen suchen, die eine so weitgehende Ausbildung des Leitbündelsystems bei *G. magellanica* den anderen Gunneraarten, die zur Untersuchung gelangten, gegenüber, zur Folge haben, so liegt meiner Ansicht nach der Hauptgrund nur in der zunehmenden Grösse, denn die kleinen neuseeländischen Arten und ebenso *G. lobata* haben doch offenbar kein so dringendes Bedürfniss, ein besonders stark ausgebildetes Stranggewebe zu entwickeln, wie die doch schon bedeutend stattlichere *G. magellanica*, die in diesem Verhalten eine deutliche Mittelstellung zwischen den kleinen Arten und den grossen kundgibt.

Die Wurzel.

Die Wurzel sämmtlicher untersuchter Arten mit Ausnahme von *G. lobata*, auf die etwas näher eingegangen werden muss, ist sehr

einfach gebaut. Ein dünnwandiges, im Allgemeinen nicht besonders differenziertes Rindenparenchym umschliesst den gleichfalls sehr einfachen, jedenfalls normal gebauten Centralcylinder, der durch eine Endodermis abgegrenzt ist und triarche bis pentarche Ausbildung aufweist. Ein Mark ist nur in jungen Wurzeln vorhanden. Später tritt zuweilen in den Randtheilen des Rindenparenchyms eine unbedeutende Verdickung der Zellwände ein, wie sie auch von Reinke (2) für die Wurzeln von *G. magellanica* angegeben wird, bei der ich aber gerade auch bei sehr alten Wurzeln eine solche Veränderung nicht beobachten konnte, viel weniger noch in dem *Maasse*, wie es Reinke schildert, wonach durch eine starke Verdickung der äussersten Zellen des Rindenparenchyms in diesem eine deutliche Trennung in zwei Schichten eintreten würde.

Vollständig anders gebaut dagegen ist die Wurzel von *G. lobata* (Fig. 20). Was dieselbe besonders auffallend macht den anderen Arten gegenüber, ist die Ausbildung des Rindengewebes. An demselben sind deutlich vier Theile zu erkennen, die scharf gegen einander abgegrenzt sind. Unter der dünnwandigen Epidermis, die mit langen Wurzelhaaren besetzt ist, folgt eine aus gleichfalls dünnwandigem Parenchym bestehende 2—3 Zellreihen breite Schicht, auf welche deutlich abgegrenzt meist vier Reihen stark verdickten Collenchyms, dann wieder mehrere Lagen Parenchym mit grösseren Interzellularräumen folgen, während der innerste Theil aus einer einzigen Reihe wieder dicht aneinander schliessender, aber in radialer Richtung deutlich gestreckter Parenchymzellen besteht. Angrenzend an diese Zelllage folgt eine aus kleinen Zellen gebildete, schwach entwickelte Endodermis, die unter einem 1—2 Zellreihen breiten Pericykel liegend

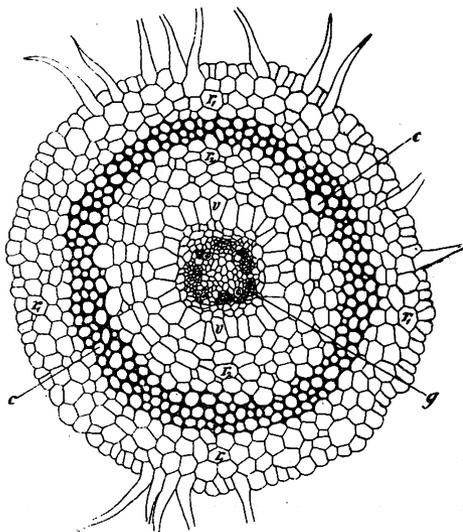


Fig. 20. Wurzelquerschnitt von *G. lobata*. Die Rindenschicht ist durch einen Collenchymring (c) in zwei Theile (r_1 und r_2) geschieden. v Schicht radial verlängerter Zellen, g das von einer Endodermis umschlossene Gefässbündel.

unter einem 1—2 Zellreihen breiten Pericykel liegend

ein triarch bis pentarch ausgebildetes Gefässbündel umschliesst. Der centrale Theil wird von kleinzelligem Marke eingenommen.

IV. Blütenverhältnisse und Embryoentwicklung.

In seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Blüthe von *G. chilensis* sagt Kellermann (7) gelegentlich der Frage der Embryosackbildung, es sei wegen der grossen Mengen Gerbstoff im Gewebe der Samen eine Untersuchung der unmittelbaren Folgen der Befruchtung und der Entwicklungsstadien des Embryosackes unmöglich. Nun hatte ich schon bei der Untersuchung der Blüten der neuseeländischen Arten die Wahrnehmung gemacht, dass, trotzdem dieselben in den Geweben der vegetativen Organe auch erhebliche Mengen von Gerbstoff aufwiesen, der jedoch der Beobachtung niemals hindernd im Wege stand, in den Blüten und im Gewebe der Fruchtknoten nur mässig grosse Gerbstoffmengen vorhanden waren. Ich führte dies Anfangs, so lange mir nicht auch Blüten von *G. chilensis* als Vergleichsmaterial vorlagen, auf den Unterschied in den Arten zurück, konnte mich aber, nachdem ich schliesslich doch noch Blüten von *G. chilensis* zur Vervollständigung der Untersuchungen beiziehen musste, davon überzeugen, dass auch bei diesen eine Störung durch übergrosse Gerbstoffmengen keineswegs zu bemerken war. Die Untersuchungen hätten vielmehr, wenn dies die einzigen zu überwindenden Schwierigkeiten gewesen wären, ohne Weiteres zu einem befriedigenden Resultate geführt. Es ergaben sich vielmehr in der anatomischen Beschaffenheit der Samen Hindernisse, denen viel weniger leicht, meist überhaupt nicht zu begegnen war.

Die Blütenstände sind, wie im allgemeinen Theile schon kurz bemerkt worden war, verschiedenartig zusammengesetzt. Bei den meisten von mir untersuchten Arten sind dieselben dioecisch, jedoch standen mir nur bei einer Art *G. arenaria* männliche Blütenstände zur Verfügung, alle übrigen Pflanzen trugen nur weibliche Blüten. Eine einzige Art, *G. microcarpa*, besitzt monoecische Blütenstände wie *G. chilensis*, doch fehlt bei ihnen die Erscheinung des Uebergangs von den unten stehenden weiblichen zu den die äusserste Spitze einnehmenden männlichen Blüten durch hermaphrodite, wie es bei letzterer die Regel ist; männliche und weibliche Blüten folgen vielmehr ohne vermittelnde Zwischenglieder direct aufeinander.

Die Blüten selbst, die in kurzen, theilweise verzweigten Trauben stehen, welche den Abschluss der niederen Stämmchen bilden, sind sehr einfach und gewöhnlich in Zweizahl gebaut. Die männlichen

Blüthen werden gebildet von zwei in der Achsel eines kleinen schuppenförmigen Tragblattes stehenden Staubblättern, die bei den neuseeländischen Arten und bei *G. chilensis* kleine, jedoch immerhin auffallende morphologische Differenzen aufweisen. Bei ersteren bestehen dieselben aus einem ungefähr 2—3 mm langen Filament, welches die ungefähr gleich langen und halb so breiten Antheren trägt; bei letzterer ist das Filament sehr kurz, meist kaum 1 mm lang, während die etwas längeren, durch ihr annäherd gleiches Verhältniss von Länge und Breite ausgezeichneten Antheren ein etwas gedrungenes Aussehen bekommen. In ihrem Bau zeigen sie analoge Verhältnisse. Sie besitzen anfangs vier Fächer, werden aber später durch Resorption der trennenden Scheidewand zweifächerig und springen durch Längsrisse auf, die an den Stellen auftreten, an welchen früher die Scheidewand ansetzte. Ihr Gewebe zeigt an dieser Stelle eine besondere Differenzirung und besitzt namentlich bei *G. arenaria* die deutliche Anlage einer besonderen Aufrissstelle (Fig. 21), indem die Zellen der Epidermis an dieser Stelle kleiner werden und sich nach innen biegen,

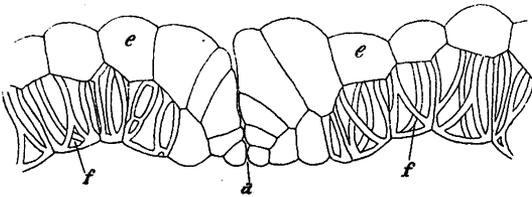


Fig. 21. Querschnitt durch die Antherenwand von *G. arenaria*. *f* fibröse Schicht, *e* Epidermis, *a* Aufrissstelle.



Fig. 22. Pollen von *G. chilensis*.

so dass hier zur Zeit der Pollenreife eine leichte Trennung eintreten kann. Unterstützt wird die Leichtigkeit des Aufspringens ausserdem noch durch Ausbildung einer auch bei zahlreichen anderen Antheren sich vorfindenden fibrösen Schicht unterhalb der Epidermis, die mit starken Verdickungsleisten versehen ist, die theilweise unter sich Anastomosen bilden.

Die Pollen (Fig. 22) sind wie die, welche Merker (4) bei *G. macrophylla* beschrieb, tetraedrisch gebaut und besitzen eine starke, mit kleinen Höckern und Warzen versehene Exine, die an drei spaltenförmigen Stellen unterbrochen ist und die nach aussen vorge-stülpte Intine erkennen lässt. Sie sind auch in der Grösse bei den neuseeländischen Arten und *G. chilensis* vollständig gleich.

Sehr merkwürdig ist es, dass es sowohl an dem Alkoholmaterial der neuseeländischen Arten, wie bei dem lebenden Material von *G.*

chilensis bisher nicht möglich war, keimende Pollenkörner mit Pollenschläuchen zu beobachten. Trotz der mit Pollen meist stark besetzten Narben in beiden Fällen konnte nur einmal bei *G. Hamiltonii* etwas wahrgenommen werden, was man event. für einen Pollenschlauch hätte halten können. Ein weiterer Verlauf zwischen den Narbenpapillen war jedoch nicht zu verfolgen. Es ist dies um so auffallender, als doch sonst Pollen auf eine empfängnisfähige Narbe gebracht, sehr rasch keimen, während es bei *G. chilensis* selbst nach 8 und 14 Tagen trotz zahlreicher reifer und lebender Pollen auf den Narben nicht zur Keimschlauchbildung gekommen war. Auch die Versuche, die vorigen Sommer schon und heuer wieder mit Pollen von *G. chilensis* angestellt worden waren, sie auf Zucker-Nährgelatine zum Keimen zu bringen, waren erfolglos. Dieselben blieben trotz der günstigen Bedingungen, unter denen andere Pollen längst keimten, vollständig unverändert. An und für sich betrachtet, hätte ja diese Erscheinung nichts besonders Auffallendes, da ja häufig tropische Pflanzen, die bei uns in Cultur genommen werden, ihre Pollen und somit ihre Früchte nicht zum Reifen bringen, wenn wir aber bedenken, dass von der *G. chilensis* reife Samen erzeugt wurden, die ausgesät nach vier Wochen bereits keimten, so ist das doch etwas merkwürdig und steht möglicherweise in irgend einem Zusammenhang mit später zu besprechenden anatomischen Eigenthümlichkeiten des Fruchtknotens und des Nucellus.

Eine andere Erscheinung jedoch, die augenscheinlich mit den Culturbedingungen im Zusammenhang steht, darf nicht unerwähnt bleiben, nämlich die, dass bei *G. chilensis* ungefähr die Hälfte der Pollen taub blieb. Die tauben waren von den gesunden schon dadurch leicht zu unterscheiden, dass ihre Exine gewöhnlich weniger stark verdickt und meist glatt war, dass ihnen ausserdem die für den Austritt der Pollenschläuche bei den gesunden vorhandenen Schlitzfehlten. Ausserdem zeigten sie durchschnittlich ein runzliches Aussehen.

Einen ebenso einfachen Bau, wie die männlichen, zeigen auch die weiblichen Blüten, denen ein Perigon, wie es bei *G. manicata*, *G. perpensa* und *G. bracteata* vorhanden ist, vollständig fehlt. Die in Zweizahl vorhandenen Kelchblätter, welche dem kugeligen, unterständigen Fruchtknoten oben seitlich ansitzen, sind auch bei den neuseeländischen, wie bei *G. chilensis* und den bisher untersuchten übrigen Arten zu mächtigen Drüsenpolstern umgewandelt, die in ihrer anatomischen Beschaffenheit mit den Drüsenpolstern, wie sie die *Lacini* auszeichnen, vollständige Uebereinstimmung zeigen. Wie diese

bestehen sie aus einem kleinzelligen unregelmässig ausgebildeten und zahlreiche Intercellularräume zwischen sich lassenden Epithem, das reichlich gerbstoffhaltigen Schleim führt und an seiner Aussenfläche mit vielen Wasserspalten bedeckt ist. Ob in diesem Organ, wie es Kellermann (7) ausspricht, ein Nectarium zu erblicken ist, scheint mir ziemlich unwahrscheinlich, namentlich da sicherlich die Bestäubung ausschliesslich durch den Wind besorgt wird. Aus dem kurzen Blütenstiel, dessen Gefässbündel sich an der Basis des Fruchtknotens, beim Eintritt in diesen, in vier Stränge spaltet, gelangen Gefässbündel zu den Drüsen, die sich in ihnen erweitern, in ähnlicher Weise, wie die Gefässbündel, die sich in den Lacinien ausbreiten. Ihre Function ist offenbar die gleiche wie dort; auch sie stellen nach kurzer Zeit ihre Thätigkeit ein.

Der, wie schon erwähnt, unterständige, runde Fruchtknoten ist normaler Weise einfächerig und trägt eine einzige anatrophe, hängende Samenanlage, die durch einige morphologische Eigenthümlichkeiten, die noch Gegenstand eingehender Betrachtung werden sollen, unser Interesse in Anspruch nimmt. Bei *G. chilensis* konnte ich jedoch nicht selten Fruchtknoten beobachten, welche in jungen Entwicklungsstadien zwei Fächer enthielten, deren jedes ein ovulum anlegte. Später jedoch bleibt dasselbe in seiner Ausbildung zurück und es kommt auch in diesen Fällen nur zur Entwicklung eines einzigen Samens.

Die in Zweizahl vorhandenen Narben zeigen bei *G. chilensis* und den neuseeländischen Arten ähnliche Unterschiede, wie wir sie schon für die Antheren festgestellt haben. Sie sind bei ersterer kurz und gedrungen kammförmig, bei letzterer lang und fadenförmig, und in beiden Fällen mit walzigen Papillen versehen, die eine namentlich gegen die Spitze zu stark quellungsfähige Schleim absondernde Membran besitzen.

Was nun den Bau der Samenanlage betrifft, so möchte ich, da meine Beobachtungen mit denen Kellermann's (7) nicht ganz im Einklang stehen, zunächst auf dessen Angaben hinweisen. Er sagt: „Das Ovulum ist hängend, anatrop, mit zwei Integumenten versehen, wovon nur das Innere die Mikropyle bildet. Das Aeusserere erscheint nämlich viel später, so dass der grösste Theil des Mikropylarendes von demselben nicht erreicht wird“, und an anderer Stelle: „Das innere Integument umhüllt ganz das Ovulum, das äussere entsteht sehr spät und bleibt mehr oder weniger rudimentär.“

Die Entwicklung der Samenanlage bei den neuseeländischen

Arten zu verfolgen, war mir wegen der schon sehr weit entwickelten Blüten nicht möglich und ich musste daher die Verhältnisse gleichfalls an *G. chilensis* studiren, der gleichen Art, an welcher auch Kellermann seine Untersuchungen anstellte, kann mich jedoch mit dessen Angaben durchaus nicht immer einverstanden erklären, weshalb ich meine Beobachtungen hier etwas ausführlicher wiedergeben werde.

Schon bezüglich der Integumentverhältnisse, die ich an Blüten jeden Alters studiren konnte, kann ich constatiren, dass die Anlage des zweiten Integuments schon sehr bald nach der des ersten erfolgt (Fig. 23 a), denn wenn kaum der Höcker, die Anlage des ersten Integuments, sich deutlich über das Gewebe der Samenanlage hervorgewölbt hat, entsteht schon unterhalb desselben, der des zweiten, dessen Wachsthum nun mit dem ersten so ziemlich gleichen Schritt hält (Fig. 23 b).

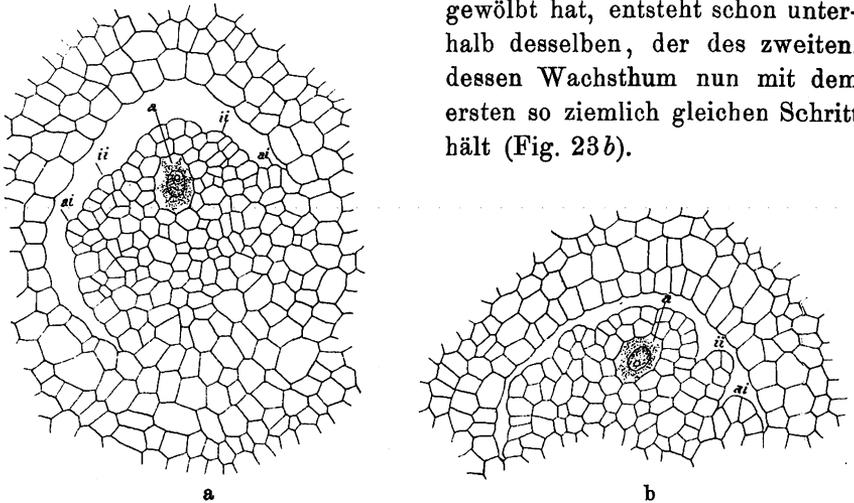


Fig. 23 a u. b. Junge Samenanlagen von *G. chilensis*. *a* Archesporozelle, *ai* äusseres, *ii* inneres Integument.

Ohne nun auf die jetzt auch schon im Nucellus vor sich gegangenen Veränderungen vorerst näher einzugehen, möchte ich die Weiterentwicklung der Integumente und das Verhalten der Fruchtknotenwand noch in kurzen Zügen betrachten. Von besonderem Einflusse auf die weiteren Schicksale der Integumente ist vor Allem das Verhältniss der Samenanlage zur Fruchtknotenhöhle, das deutlich an jenes erinnert, welches Zinger (8) für *Cannabis* nachgewiesen hat. Hier wie dort fällt uns auf, dass schon in sehr frühen Entwicklungsstadien der Integumente die Fruchtknotenhöhle von der Samenanlage nahezu vollständig ausgefüllt wird (Fig. 23 b) und daher, namentlich da der Fruchtknoten sich kaum mehr vergrössert, für die weitere

Entfaltung der Integumente nur mehr sehr wenig Raum übrig bleibt. Es kommt infolge dessen, dass die allmählich heranwachsenden Integumente alsbald gegen die Fruchtknotenwand stossen, zu einer Abplattung und durch den wegen der engen Raumverhältnisse von Seite der Fruchtknotenwand entgegengesetzten Widerstand zu einer gegenseitigen Verschmelzung derselben, weshalb schon in Stadien, in denen die Viertheilung der Embryosackmutterzelle eingetreten ist, die Samenanlage nach oben hin vollständig geschlossen erscheint, ohne eine Mikropyle frei zu lassen (Fig. 24).

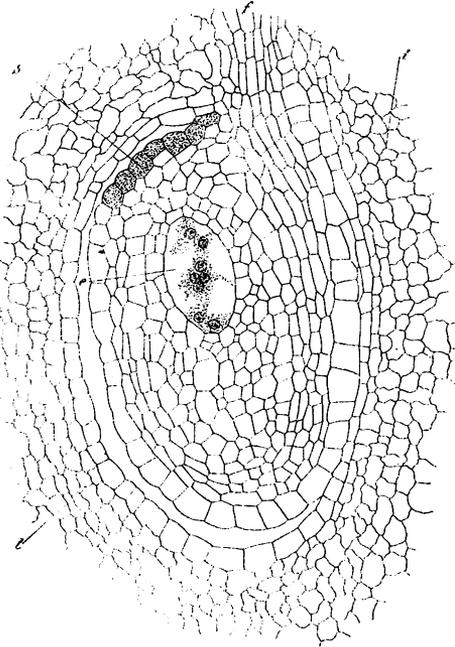


Fig. 24. Samenanlage von *G. dentata* ohne Mikropyle. *s* Schleim absondernde Zellen, *t* Zellen der Fruchtknotenwand, welche zur Samenschale werden, *e* Embryosack, *f* Funiculus.

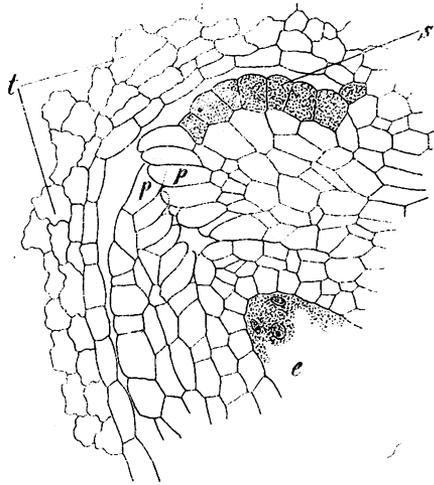


Fig. 25. Mikropylenende einer reifen Samenanlage von *G. Hamiltonii*. Die Integumente wachsen mit Papillen (*p*) gegen einander und bedingen dadurch den Verschluss des Mikropylkanals. Bezeichnung wie vor. Fig.

Wenn auch die hier vorliegende Samenanlage in ihrem fertigen Zustande mit der von *Cannabis* vollständige Uebereinstimmung zeigt, so weit es die Verwachsung der Mikropyle betrifft, so ist doch im Allgemeinen ihre Entstehungsweise eine verschiedene. Zinger (8) hat für *Cannabis* eine Verwachsung der Mikropyle festgestellt, die dadurch zu stande kommt, dass die sich gegenüberstehenden Ränder der Integumente durch gegenseitige Papillenbildung in einander übergehen.

Das ist nun bei *G. chilensis* nicht der Fall. Hier tritt der Verschluss der Mikropyle durch einfache, durch die engen Raumverhältnisse bedingte und begünstigte Verwachsung bezw. Verschmelzung der einander an- und gegenüberliegenden Zellen der Integumente ein.

Nur bei *G. Hamiltonii*, von der mir sehr gutes Material für die Beobachtung der weiblichen Blütenverhältnisse und vor allem etwas weiter vorgerückter Stadien der Embryosackentwicklung vorlag, konnte ich eine Uebereinstimmung im Verhalten der Integumente mit denen von *Cannabis* nachweisen. Der Abschluss des Nucellus erfolgt auch bei ihr nicht allein durch Verwachsung infolge der Raumverhältnisse, sondern auch durch gegenseitige Papillenbildung an den Rändern der Integumente. (Fig. 25.) Dieselbe tritt jedoch hier häufig verhältnissmässig spät ein, denn ich konnte eine grössere Anzahl von Samenanlagen beobachten, bei welchen der Embryosack schon vollständig ausgebildet, selbst der Eiapparat schon fertig, die Verschmelzung der Integumente jedoch noch nicht eingetreten war, die deutliche Papillenbildung am oberen Rande aber unzweifelhaft auf eine spätere Vereinigung schliessen liess, während andere trotz der unvollständigen Ausbildung des Embryosacks schon einen vollständigen Verschluss am Mikropylende durch die Integumente aufwiesen. Es scheint mir daher die späte Verwachsung der Integumente wohl nur auf eine Hemmungserscheinung zurückzuführen zu sein, während auch hier, wie bei *G. chilensis* und den übrigen neuseeländischen Arten die frühzeitige Verschmelzung die Regel sein dürfte.

Befremdend erscheint jedoch, dass in dem Falle des späten Verschlusses des Mikropylkanals nur ein einziges, breites Integument vorhanden ist. Leider standen mir so junge Blüten dieser Art nicht zur Verfügung, an denen hätte nachgewiesen werden können, ob von vornherein nur ein einziges Integument zur Anlage kommt oder ob, wie Kellermann (7) für *G. chilensis* nachgewiesen zu haben glaubt, zwar zwei Integumente angelegt werden, von denen aber das zweite rudimentär bleibt und sich nur das erste gut entwickelt, oder ob schliesslich vor der Verschmelzung der sich gegenüberliegenden Ränder der Integumente am Mikropylende schon eine Verschmelzung an ihren Flächen stattgefunden habe, das hier erscheinende eine Integument also schon aus der Verschmelzung zweier hervorgegangen wäre. Das Verhalten und die Entwicklung der Integumente bei jungen Blüten von *G. chilensis*, wie ich es zu beobachten Gelegenheit hatte, spricht entschieden für letztere Ansicht.

Weitere Beachtung verdient ferner die Aussenseite der Samen-

anlage. Dieselbe besteht im ausgebildeten Zustande aus einer Reihe grosser Epidermiszellen, deren oberste an der Stelle, die mit dem Eintritt des Gefässbündels im Funikulus auf gleicher Höhe steht, durch ihren feinkörnigen, eigenthümlich lichtbrechenden Inhalt ausgezeichnet sind, zugleich aber eine starke Verquellung ihrer Membran zeigen, die der Ausscheidung eines dicken, zähen Schleimes dient (Fig. 24 und 25 s), der an dieser Stelle oft den ganzen Raum zwischen der Samenanlage und der inneren Fruchtknotenwand ausfüllen kann. Auch an der Rückseite der Samenanlage, an der Stelle, an welcher der Griffelkanal einmündet, findet sich häufig die gleiche Ausbildung eines Schleim absondernden Gewebes, das jedenfalls einmal für die Leitung des Pollenschlauches von Bedeutung gewesen war.

Von ganz besonderem Interesse, und namentlich für das Verständniss verschiedener Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung der Samenanlage und des Embryosacks von Bedeutung ist die Ausbildung des innersten Theiles des Fruchtknotens, den zunächst eine aus grossen Zellen bestehende Epidermis gegen die Fruchtknotenöhle auskleidet, namentlich bei *G. chilensis* und den neuseeländischen Arten, mit Ausnahme von *G. Hamiltonii*. Die unter der Epidermis liegenden 3—4 Zellreihen zeigen nämlich schon in ziemlich jungen Stadien der Samenanlage eine auffallende Differenzirung gegenüber den Zellen der übrigen Fruchtknotenwand. Sie erfahren schon sehr frühzeitig eine Formveränderung in der Weise, dass ihre Wände sich stark wellen (Fig. 24 und 25 t) und allmählich verdicken, so dass durch dieses Verhalten, das sich mehr und mehr steigert, bewirkt wird, dass die ganze Samenanlage zur Zeit der Ausbildung des Eiapparates schon von einer festen Masse starker Sklerenchymzellen umgeben ist. Dieser Umstand scheint mir mit ein Hauptgrund für die Annahme einer Embryobildung ohne vorausgegangene Befruchtung zu sein, wie sie in jüngster Zeit bei ähnlichen Anomalien in der Bildung des Embryosacks mehrmals beobachtet wurde, um nur zu verweisen auf die Arbeiten von Murbeck (9) und Juel (10). Ein Pollenschlauch wäre daher jetzt nicht mehr im Stande, durch diesen vollständig geschlossenen Mantel von Sklerenchymzellen durchzukommen, man müsste denn annehmen, dass hier, wie in anderen Fällen, das Eindringen des Pollenschlauches zu einer Zeit erfolgte, in der die Samenanlage mit ihrem Eiapparat noch unvollständig entwickelt ist. Dagegen jedoch spricht wieder die Thatsache, dass einerseits zu dieser Zeit die Narben wenig entwickelt, jedenfalls noch nicht empfängnissfähig sind, andererseits das vollständige Fehlen von Pollenschläuchen auf gut aus-

gebildeten Narben, vor allem aber im Innern des Fruchtknotens, wo solche trotz der verschiedenartigsten zur Anwendung gelangten Färbungsmethoden nicht nachgewiesen werden konnten.

Aber auch für die Beobachtung der weiteren Entwicklung des Embryosacks ist diese Ausbildungsform der Fruchtknotenwand sehr hinderlich, denn es ist schlechterdings unmöglich, mit dem Messer noch durchzukommen. Aber auch ein Herauspräparieren des Nucellus ist wegen der Kleinheit der Fruchtknoten, besonders aber wegen des innerhalb der harten Umhüllung liegenden weichen Gewebes mit dem Embryosack, nicht angängig. Erst im reifen Samen, wenn der Embryo fertig ausgebildet und das Endospermgewebe erhärtet ist, gelingt es, den Samen von der harten Schale ohne Schädigung zu befreien.

Glücklicherweise ist bei *G. Hamiltonii* die Ausbildung der harten Fruchtschale nicht so stark ausgeprägt, tritt jedenfalls erst sehr spät ein. Es war daher bei dieser Art das weitere Schicksal des Embryosacks nicht unschwer festzustellen, denn es konnten an ihr selbst bis zur Endosperm- und Embryobildung noch leicht alle Schnitte ausgeführt werden. Nur fehlten auch bei ihr alle Stadien bis zur Bildung des Eiapparats, die aber noch an *G. chilensis* nachgewiesen werden konnten, dann aber merkwürdigerweise die vom fertigen Eiapparat bis zur Endospermbildung, so dass also unmöglich die Vorgänge vor derselben und das Verhalten der eigenthümlichen Antipoden beobachtet werden konnte.

Was bisher mit Sicherheit gefunden werden konnte, ist Folgendes: Die Bildung des Embryosacks und die ersten Theilungen des Embryosackzellkerns in vier Tochterkerne gehen in normaler Weise vor sich, doch möchte ich im Hinweis auf Fig. 23, welche deutlich zeigt, dass die Archesporzelle erst in der zweiten unter der Epidermis liegenden Zellschicht auftritt, die Angabe Kellermann's (7) widerlegen, welcher behauptet, dass eine unmittelbar unter der Epidermis liegende Zelle zur Embryosackmutterzelle wird.

Von jetzt an jedoch weicht das Verhalten der Theilkerne von dem normalen Typus ab. Dieselben wandern nun nicht wie gewöhnlich paarweise nach den beiden Polen des Embryosacks, um sich dort weiter zu theilen, sondern ihre Theilungen gehen in der Mitte des Embryosacks, an der Stelle, an der ursprünglich der Embryosackmutterkern lag und die ersten Theilungen eingetreten waren, vor sich, so dass wir hier sehr bald mindestens acht Kerne dicht aufeinander gedrängt wahrnehmen können. Ich betone ausdrücklich mindestens acht Kerne, da gewöhnlich ein Theil der Kerne sich mehrmals theilt und wir daher zuweilen auch 9—10 Theilkerne antreffen (Fig. 26),

so dass sich in diesem Verhalten eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den von Campbell (11) und Johnson (12) bei *Peperomia* beobachteten Theilungsvorgängen im Embryosack kundgibt. Erst jetzt tritt eine theilweise Trennung in dieser Zellkernmasse ein, und zwar in der Weise, dass zwei Kerne nach dem oberen, zwei nach dem unteren Pole des Embryosacks wandern (Fig. 24) und hier nun weitere Veränderungen erfahren. Von den beiden nach oben gegangenen Kernen schwillt der eine sehr bald bedeutend an und umgibt sich mit einer grossen Masse von Protoplasma. Er wird zur Eizelle. Der andere jedoch erfährt eine abermalige Theilung, durch die es zur Bildung der beiden meist kleinen Synergiden kommt (Fig. 27 *e*, *s*).

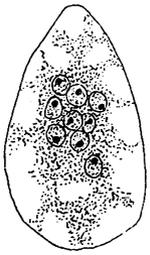


Fig. 26. Junger Embryosack, die ersten Theilungen des Embryosackmutterkerns in zahlreiche Kerne zeigend.

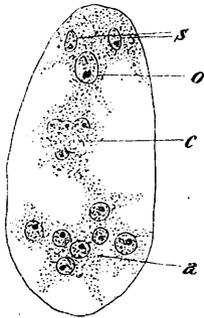


Fig. 27. Aelterer Embryosack mit ausgebildetem Eiapparat. *o* Eizelle, *s* Synergiden, *a* Antipoden, *c* centrale Kernmasse.

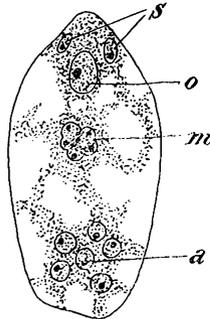


Fig. 28. Aelterer Embryosack, die Verschmelzung der centralen Kernmasse zum secundären Embryosackkern (*m*) zeigend. Bezeichnung wie vor. Fig.

Weitergehend sind die Veränderungen, die an den beiden nach unten abgegebenen Zellen eintreten. Ihr Verhalten erinnert sehr an das der Antipoden von *Stackhousia*, wie es von Billings (13) beobachtet wurde, sowie an das der von Campbell (14) untersuchten Gattung *Sparganium*. Es treten nämlich auch hier nochmals unregelmässige Theilungen ein, so dass ihre Zahl auf sechs bis sieben anwächst. Mehr als sieben konnte ich niemals finden (Fig. 27 *a*). Gleichzeitig mit diesen Vorgängen am Eiapparat und den Antipoden verändert sich auch das Bild der in der Mitte des Embryosacks auf einem Haufen dicht gedrängt liegenden Kerne, indem sie zu einem einzigen, grossen, dem secundären Embryosackzellkern entsprechenden Kerne zusammenschmelzen, denn es konnten mehrmals Stadien beobachtet werden, in denen die äusseren Conturen der einzelnen Theilkerne noch deutlich wahrnehmbar waren, in ihren mittleren Theilen jedoch schon deutlich ein Uebergehen der Masse der einen in die der anderen zu erkennen war (Fig. 28 *m*).

Ueber das Schicksal der Antipoden, sowie das weitere Verhalten des secundären Embryosackkerns konnten Beobachtungen nicht angestellt werden, da bis zur Ausbildung des Embryos und des Endosperms Zwischenstadien nicht vorlagen. Auffallend jedoch mag es erscheinen, dass die Endospermbildung nicht wie gewöhnlich längs der Wand des Embryosackes erfolgt, sondern ausschliesslich an seiner Basis, so dass es mir nicht unwahrscheinlich ist, dass vielleicht die Antipoden in irgend welcher näheren Beziehung dazu stehen. Von jetzt an schreitet, ausgehend von der Basis und mit der Ausdehnung des Endosperms zunehmend, mehr und mehr auch von den Seiten her, das Auflösen der Nucelluszellen und der Integumente fort, bis zur vollständigen Aufzehrung derselben auf Kosten des sich stetig vergrößernden Endosperms. Wir finden daher im reifen Samen, der von einer harten, aus der oben schon eingehend besprochenen inneren Fruchtknotenwand nicht, wie normaler Weise, aus den Integumenten hervorgegangenen, Schale umgeben ist, in grosse Massen von Endosperm eingebettet einen kleinen, herzförmigen Embryo ohne deutlichen Embryoträger vor. Das Speichermaterial besteht aus grossen Aleuronkörnern, die namentlich durch ihre die ganzen Körner fast vollständig ausfüllenden, würfelförmigen Krystalloide besonders auffallen.

Diese theilweise sehr merkwürdigen Verhältnisse bei der Bildung des Embryosackes und des reifen Samens stehen jedenfalls, wie die anatomischen in innigem Zusammenhang unter einander und mit dem primitiven Charakter der Gattung.

V. Zellgrösse und Grösse der Organe.

Die riesigen Grössenunterschiede der einzelnen Arten der Gattung *Gunnera*, wie sie z. B. ohne Weiteres klar werden, wenn wir Arten wie *G. chilensis* oder *G. manicata* mit *G. dentata* oder *G. Hamiltonii*, oder irgend einer der anderen neuseeländischen Arten mit einander vergleichen, und wie sie sonst nur bei wenig anderen Gattungen vorkommen, gaben mir Veranlassung, der Frage nahe zu treten, in welcher Beziehung die Grössenverhältnisse einzelner Organe zu den sie zusammensetzenden Zellen bei den verschiedenen Arten stehen, und vor Allem zu entscheiden, ob die Grössenunterschiede nur durch die Zahl oder aber durch die Grösse der Zellen hervorgerufen werden.

Es liegen hierüber Untersuchungen vor von *A m e l u n g* (15). Dieser legt das Hauptgewicht allerdings mehr darauf, die Beziehungen zwischen verschieden grossen Organen ein und derselben Pflanze festzustellen und führt nur vereinzelt Beispiele verschieden grosser Vertreter der-

selben Familie, jedoch nicht der gleichen Gattung an. Dabei kam er zu dem interessanten Schlusse, dass „verschieden grosse Organe gleicher Art desselben Pflanzenindividuums aus Zellen von gleicher oder nahezu gleicher Grösse bestehen“. Darnach schien es nicht unwahrscheinlich, dass sich dieser Satz vielleicht auch auf gleichartige Organe verschieden grosser Arten derselben Gattung ausdehnen lasse.

In diesem Sinne wurden daher Zellmessungen an gleichartigen Organen bei den neuseeländischen Arten angestellt, die dann auf die südamerikanischen *G. lobata* und *G. magellanica* und als grössten Vertreter schliesslich noch auf *G. chilensis* ausgedehnt wurden. Dieselben wurden in ähnlicher Weise vorgenommen, wie es von A m e l u n g geschehen war, indem auf mehreren, an entsprechenden Stellen geführten Querschnitten gleichartiger Organe die auf einer bestimmten Fläche getroffenen Zellen gezählt wurden, worauf dann durch Division dieser Zahl in die ihrem Inhalt nach genau bekannten Gesamtfläche, eine „mittlere Zellgrösse“ erhalten wurde. Die Resultate der Messungen soll die folgende Tabelle an *G. Hamiltonii* und *G. dentata*, als dem kleinsten und grössten Vertreter der neuseeländischen Arten, ferner *G. magellanica* für die südamerikanischen kleinen und *G. chilensis* als grössten Vertreter der Gattung veranschaulichen, da dieselbe mehr sagt als viele Worte. Die Zahlen beziehen sich, wenn nichts weiteres angegeben, auf den mittleren Durchmesser der betreffenden Zellen.

Untersuchte Organe	<i>G. Hamiltonii</i>	<i>G. dentata</i>	<i>G. magellan.</i>	<i>G. chilensis</i>
a) Blatt.				
Blattfläche ca.	150 qmm	418 qmm	1650 qmm	350 000 qmm
Epidermiszlln., Obers.	71,43 μ	75,76 μ	75,76 μ	73,53 μ
Unters.	83,33 μ	96,15 μ	92,59 μ	89,29 μ
Spaltöffnungen	40 μ lg., 40 μ br.	40 μ lg., 30 μ br.	35 μ lg., 25 μ br.	40 μ lg., 30 μ br.
Wasserspalten	35 μ lg., 35 μ br.	32 μ lg., 30 μ br.	25 μ lg., 25 μ br.	30 μ lg., 30 μ br.
Zahl d. Spaltöffngn. auf gleicher Fläche, Obers.	7	8	7	0
Unterseite	8	8	7	10
b) Blattstiel.				
Länge	10 mm	30 mm	60 mm	1000 mm
Durchmesser	1,0 mm	1,5 mm	1,4 mm	35 mm
Grundgewebez.	108,69 μ	138,88 μ	83,3 μ	227,27 μ
Weite der Gefässe	13 μ	23 μ	9 μ	55 μ
c) Wurzel.				
Durchmesser	0,95 mm	0,9 mm	0,85 mm	18 mm
Grundgewebez.	65,79 μ	39,68 μ	30,49 μ	138,88 mm
Weite der Gefässe	23 μ	25 μ	15 μ	55 μ

Daraus ergibt sich ohne Weiteres, dass im Allgemeinen grosse Differenzen nicht bestehen und dass namentlich im Blatte die Uebereinstimmung eine vollständige ist. Wenn auch bei *G. chilensis* im Blattstiel bei einem 35mal grösseren Durchmesser und in der Wurzel

einen nahezu 20mal so grossen wie bei *G. Hamiltonii* der Durchmesser der Grundgewebezellen ungefähr doppelt so gross ist wie bei letzterer und die Gefässe zwei- bis viermal so weit sind, so sind das doch Differenzen, die im Vergleich zu den Grössenunterschieden der betreffenden Organe nicht in Betracht kommen können. Wir dürfen daher mit Recht behaupten, dass die Grösse gleichartiger Organe bei den grossen und kleinen *Gunnera*arten ausschliesslich durch die Zahl ihrer Zellen bedingt wird und der von Amelung (15) aufgestellte Satz kann infolge dessen dahin erweitert werden, dass er lautet: „Verschieden grosse Organe gleicher Art desselben Pflanzenindividuums, sowie gleichartige Organe verschieden grosser Arten derselben Gattung bestehen aus Zellen von gleicher oder nahezu gleicher Grösse“.

* * *

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer und Vorstande, Herrn Professor Dr. Goebel, in dessen Laboratorium die Arbeit ausgeführt wurde, für die Ueberlassung des reichen Materials und die Anleitung bei Anfertigung derselben meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Zu Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Dr. Neger für das mir gütigst zur Verfügung gestellte Herbarmaterial der südamerikanischen Arten.

Litteratur.

1. A. Engler u. K. Prantl, *Dienat. Pflanzenfamil.*, III. Th. Abt. 7, Halorrhagidaceae.
2. J. Reinke, Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von *Gunnera*. Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873.
3. Th. Kirk, *Flora of New-Zealand*. Wellington 1899.
4. P. Merker, *Gunnera macrophylla* Bl. *Flora* 1889.
5. W. Berckholtz, Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Anatomie von *Gunnera manicata* Linden. *Bibliotheca botanica* 1891, Heft 24.
6. Ph. Van Tieghem et H. Douliot, Sur la Polystélie. *Ann. d. Sciences nat. Bot.* 7. Serie, Tome III. 1886.
7. W. A. Keller mann, Die Entwicklungsgeschichte der Blüthe von *Gunnera chilensis* Lam. Inaugural-Dissertation, Zürich 1881.
8. N. Zinger, Beiträge zur Kenntniss der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei *Cannabineen*. *Flora* 1898.
9. Lv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. *Lunds Univ. Arsskrift*. Ad. 36, Afd II n. 7. *Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar*, Bd. 11, Nr. 7, 1901. 4.
10. O. H. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. *Kongl. Svenske Vetenskaps Akademiens Handlingar*. Vol. 34, Nr. 5. 1900. 4.
11. D. H. Campbell, Die Entwicklung des Embryosackes von *Peperomia pellucida* Knuth. *Ber. d. d. bot. Ges.* 17.
12. D. S. Johnson, On the Endosperm and Embryo of *Peperomia pellucida*. *Bot. Gazette*. 1900. XXX.
13. F. H. Billings, Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung. *Flora* 1901.
14. D. H. Campbell, Notes on the structure of the Embryosac in *Sparganium* and *Lysichiton*. *Bot. Gazette*. Vol. XXVII.
15. E. Amelung, Ueber mittlere Zellgrössen. *Flora* 1893.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [90](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntniss der Gattung Gunnera. 161-208](#)