

# Ueber die Entwicklung der weiblichen Blüthen bei einigen Juglandaceen.

Von  
G. Karsten.

Hierzu Tafel XII.

An verschiedenen Stellen der bekannten Arbeiten von Nawaschin<sup>1)</sup> finden sich Hinweise auf die Gattung *Juglans* und mehr oder minder vollständige Angaben über einige Eigenthümlichkeiten ihrer Entwicklung. Da diese unzusammenhängenden Bemerkungen sich theilweise widersprechen, jedenfalls kein vollständiges Bild der Verhältnisse bieten, so habe ich versucht, an einigen im botanischen Garten cultivirten Formen der Familie einen Einblick in den Entwicklungsgang zu erhalten.

## I. Darstellung der Entwicklung.

Untersucht wurden *Juglans regia*, *Juglans cordiformis*, *Juglans nigra* in geringer Zahl, *Pterocarya fraxinifolia*, *Carya amara* und *tomentosa* (wenig Material).

*Juglans cordiformis* Maxim. Japan zeichnet sich vor den übrigen *Juglans*arten durch überaus reichblüthige gipfelständige weibliche Inflorescenzen aus; sie gleicht darin am meisten noch der Gattung *Pterocarya*.

Die wichtigste ältere Litteratur ist: C. de Candolle, *Mém. sur la famille des Juglandées*. Ann. d. sc. nat. Bot. sér. IV, t. XVIII. 1. und A. W. Eichler, *Blüthendiagramme* II, 32, wo weitere Litteraturangaben vorhanden sind.

Bei Untersuchung junger Inflorescenzen und Einzelblüthen findet man folgende Verhältnisse.

In allen Fällen ist die in der Achsel eines Deckblattes stehende junge Blüthenanlage ihrer Hauptmasse nach aus zwei Fruchtblättern gebildet, die mehr oder weniger dicht eine aufrechte Samenanlage umschliessen. Sehr häufig ist zur Zeit der Bestäubung und sogar

---

1) S. Nawaschin, Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralbl. 1895, 63. Bd. Nr. 12. — Ders., Ueber die Befruchtung bei *Juglans*. Trav. de la soc. imp. des nat. de St. Pétersbourg. XXVIII, 1. — Ders., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Acad. imp. de sc. de St. Pétersbourg. 1898, IX. 4.

noch etwas später die Verwachsung der Carpellränder unterblieben, ja vereinzelt fand sich ein völlig offener Zugang, so dass in dieser Hinsicht eine scharfe Grenze einer gymnospermen atropen Samenanlage gegenüber, z. B. von *Gnetum*, kaum vorhanden war. Mit den Fruchtblättern verwachsen sind die beiden Vorblätter und etwas höher inserirt finden sich die Perigonblätter.<sup>1)</sup> Fig. 1, 2, 5, 9.

Die Fruchtblätter laufen in zwei federige, reich behaarte Narben aus. Diese sind bei *Juglans* und *Pterocarya* mit ihren Oberflächen gegeneinander eingerollt, so lange sie noch nicht empfängnissfähig sind. Bei *Carya* dagegen sind sie von vornherein auswärts gekehrt, und in dieser Lage beharrend, gliedern sich die Narbenflächen nach und nach immer reicher aus. Fig. 3, 6, 7, 10—12.

Sehr eigenartig ist nun die weitere Entwicklung der Samenanlage.<sup>2)</sup> Sie umgibt sich zunächst mit einem ziemlich hoch angelegten Ringwall, dem Integumente; sehr bald darauf aber oder fast gleichzeitig damit, bemerkt man eine zweite ähnliche Ausgestaltung etwas tiefer. (Fig. 1—8.) Doch ist diese zweite nicht immer zu sehen.

Während nun der innere, von allen Autoren als Integument bezeichnete Ringwall sich langsam vergrössert und bei den verschiedenen Formen sehr verschiedene Mächtigkeit erreicht — in den meisten von mir untersuchten Fällen zur Befruchtungszeit jedoch noch nicht über dem Nucellusscheitel zur Mikropylebildung zusammengeschlossen ist — findet man den zweiten Ringwall nur selten erwähnt. Ich sehe ihn ausdrücklich hervorgehoben nur bei *Nawaschin*<sup>3)</sup> der von zwei besonders auffallenden, flügelartigen Wucherungen spricht, die an beiden Seiten der Placenta die Ansatzstelle der Samenanlage mit ihren oberen Rändern etwas überragen.

Untersucht man Samenanlagen der vorher genannten Arten in verschiedenem Alter, so findet man diese flügelartigen Wucherungen rings herumgehend um den frei emporwachsenden Nucellus, nur an den Verwachsungsstellen der beiden Carpelle fehlen sie. Je nach der Stellung der Carpelle und Narben zu einander wird man also bei *Juglans* und *Pterocarya*<sup>4)</sup> die Wucherung als freien Ringwall antreffen :

1) Zu vergleichen ist dazu Eichler. Blüthendiagramme II, 32 ff.

2) cf. dazu Eichler, l. c. und S. Nawaschin, Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralbl. 63, Nr. 12, 1895. Sep. 1—4, endlich Cas. de Candolle, Mém. sur la fam. des Juglandées ann. d. sc. nat. bot., sèr. IV, 18, 1862.

3) S. Nawaschin, l. c. pag. 2.

4) Eichler, l. c. pag. 36, gibt eine klare Uebersicht über die verschiedenen Stellungen.

bei jedem Längsschnitt durch die Blüthe mit Ausnahme desjenigen, der rechtwinkelig steht zur Ebene, in welcher die beiden federartigen Narben sich ausbreiten; bei *Carya* wäre diese eines zweiten Ringwalles entbehrende Stelle um  $90^{\circ}$  gedreht, doch findet man hier überhaupt veränderte Verhältnisse, auf die später näher einzugehen ist. Meiner Ansicht nach handelt es sich in diesem zweiten Ringwall um ein mit besonderen Functionen betrautes äusseres Integument; ich schreibe demnach den Juglandaceen der Anlage nach zwei Integumente zu, welche in absteigender Folge zur Entwicklung gelangen, wenn auch oft ein fast gleichzeitiges Auftreten vorzuliegen scheint.

Die Verwachsungsstelle der beiden Fruchtblätter ist in der ganzen Reihe der Juglandaceen der Ort, wo die Hauptscheidewand, welche die untere Fruchthälfte durchsetzt, angelegt wird. Und lediglich der frühen Anlage dieser Scheidewand ist es zuzuschreiben, dass hier die Bildung des zweiten Integumentes unterbrochen erscheint. Die eigentliche Bedeutung dieses zweiten Integumentes tritt erst nach erfolgter Befruchtung hervor; es wird dann häufiger zu erwähnen sein. —

Die Bildung des Embryosackes in dem ziemlich mächtigen Nucellus geht meist ohne grosse Umwälzungen von statten. Es pflegt der die Mittellinie einnehmende Zellstrang die Embryosackmutterzelle zu liefern, und diese wird ohne weitere Zelltheilungen und Verdrängungen direct zum Embryosacke, wie sich bei Beginn der Kerntheilungen bald erkennen lässt. In anderen Fällen war aber auch eine eingetretene Theilung der Embryosackmutterzelle nachzuweisen, so dass drei oder vier Tochterzellen entstanden. Die beiden oberen habe ich niemals sich weiterentwickeln sehen, die beiden unteren schienen ziemlich gleiche Chancen zu besitzen.

Endlich ist noch ein anderes Vorkommen für *Juglans* zu erwähnen. In einer sehr erheblichen Zahl von Fällen fanden sich zwei vollkommen fertig ausgebildete Embryosäcke in der Mittellinie des Nucellus hinter einander vor. Vielfach lagen sie unmittelbar aneinander; sie waren dann offenbar den Abkömmlingen einer Embryosackmutterzelle entsprossen, also dem letztbesprochenen Falle einzuordnen. Oft aber waren viele oder doch mehrere Zelllagen zwischen beide Embryosäcke eingeschoben. Es kann das wohl nur auf zwei weiter aus einander liegende Embryosackmutterzellen zurückgeführt werden, deren jede eine Tochterzelle zur völligen Ausbildung brachte, oder ohne Theilung ihre volle Entwicklung erreichen konnte. Hier mag gleich hinzugefügt sein, dass in jedem hinreichend weit entwickelten Falle die der Chalaza genäherte Eizelle befruchtet gefunden

wurde, der obere Embryosack also unverrichteter Sache zu Grunde gehen musste. Fig. 20.

Das ganze Verhalten deutet, wie mir scheint, darauf hin, dass der Anlage nach ein umfangreiches sporogenes Gewebe vorhanden ist, von dem aus unbekannter Ursache nur spärliche Zellen zur vollen Ausbildung gelangen. Für diese Auslegung spricht auch noch ein näher zu schilderndes Vorkommen, auf das Fig. 18, 19 Bezug haben.

In einem derartigen Nucellus von *Juglans regia* zeigte sich der untere Embryosack, dessen drei Antipodenzellen (*a*) führendes Ende in Fig. 18 zu erkennen ist, von umfangreichem, zu spindelförmiger Streckung gelangtem Gewebe begleitet. Der in Fig. 19 wiedergegebene Schnitt war der Fig. 18 nächst benachbart; er lässt erkennen, dass auch auf der Unterseite des Embryosackes gleiche Zellen sich befanden. Viele dieser Zellen besitzen zwei Zellkerne.

Die einzigen mir bekannten Vergleiche in der Reihe der Angiospermen für solche Zellformen in sporogenem Gewebe finden sich bei Treub<sup>1)</sup> — die Tafel XVIII seiner Casuarinen-Abhandlung z. B. weist in Fig. 1 b, 2 b, 3 b ganz ähnliche Bilder auf — und bei Nawaschin<sup>2)</sup>, welcher für *Corylus Avellana* ein analoges Verhalten schildert. Die Entwicklung von zwei oder mehr völlig entwickelten Embryosäcken ist sonst noch erwähnt von A. Fischer<sup>3)</sup> für *Triglochin palustre*, D. M. Mottier<sup>4)</sup> für *Delphinium tricornis*, Joensson<sup>5)</sup> für *Waldsteinia* und Murbeck<sup>6)</sup> für verschiedene *Alchemilla*-Arten. In allen diesen Fällen, und ebenso bei den bereits genannten Casuarinen, liegen aber die Embryosäcke mehr oder weniger nebeneinander; sie sind meist direct benachbart, seltener durch eine Zellreihe von einander getrennt. Hier bei *Juglans* sehen wir sie aber ausnahmslos in der Mittellinie des Nucellus hinter einander angeordnet und durch 5—10 Zellreihen vegetativen Gewebes geschieden. Ich glaube daher ein der Anlage nach umfangreiches sporogenes Gewebe annehmen zu müssen, von dem jedoch in den meisten Fällen nur eine Embryo-

1) M. Treub, Sur les Casuarinées. Ann. de Buitenzorg X, 1891.

2) S. Nawaschin, *Corylus Avellana*. Bull. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg X, Nr. 4. April 1899.

3) A. Fischer, Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung. pag. 9. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XIV, 1880.

4) D. M. Mottier, Contrib. to the embryologie of the Ranunculaceae. Bot. Gaz. XX, 1895, pag. 244.

5) Citirt nach Sv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lund Univ. Arsskr. 36, 2, Nr. 5, 1901, pag. 26.

6) l. c.

sackmutterzelle hervorgebracht wird. Was für Umstände bisweilen eine so abweichende Entwicklung bedingen, lässt sich nicht angeben.

Die Ausrüstung des Embryosackes bietet nun erhebliche Verschiedenheiten, so dass hier die untersuchten Arten gesondert besprochen werden sollen. *Juglans cordiformis*, welche ich zuerst untersuchte, lässt nach der ersten Kerntheilung die Kerne an entgegengesetzte Pole des Embryosackes wandern und hier jeden die Theilungen fortsetzen. Die drei Antipodenkerne werden bald von Zellhäuten umhüllt und lagern sich in eine kleine Ausbuchtung des Embryosackes der Chalaza zugewandt. Nur, wenn etwa zwei Embryosäcke unmittelbar an einander gebildet waren, nehmen sie im oberen eine seitliche Stellung ein. Auch die Theilung des oberen Kernes war hier stets regelmässig von statten gegangen. Der Eikern unterschied sich durch Grösse und tiefere Lage beträchtlich von den beiden sehr unscheinbaren Synergidenkernen. Ebenso ragte die Eizelle weit tiefer in den Embryosack hinein als die sehr flach gebauten Synergiden. Die Verschmelzung der beiden Polkerne zum Embryosackkern erfolgte ganz regelmässig und rechtzeitig. Dabei liess sich fast ausnahmslos beobachten, dass der untere Polkern dem oberen ein wenig an Grösse nachstand. Es ist also keinerlei Abweichung gegenüber dem für angiosperme Pflanzen bekannten Schema der Embryosackausrüstung hier zu constatiren.

Ebenso verhält sich *Pterocarya fraxinifolia*, nur sind ihre Eikerne und Synergidenkerne von grosser Aehnlichkeit.

*Juglans regia* und *Juglans nigra* zeigten dagegen ein abweichendes Verhalten. Die Antipodenkerne waren auch hier regelmässig gebildet und, obwohl die Zellbildung etwas auf sich warten liess, möchte ich nicht in Zweifel ziehen, dass es stets dazu gekommen sein wird. Doch gelang es mir bei *Juglans regia* niemals, mehr als einen Synergidenkern zu finden, welcher an Grösse auch hier hinter dem Eikern zurückblieb. Die Zellbildung trat um beide Kerne sehr spät ein und die beiden Polkerne waren zur Zeit der Befruchtung niemals vereinigt, sondern lagen oft weit aus einander. (Fig. 16.) An Embryosäcken, die unbefruchtet geblieben waren, da ihre Narben gegen Zutritt des Pollens geschützt lagen, und welche etwa drei Wochen nach der Blüthezeit fixirt wurden, liess sich feststellen, dass sich in dem beträchtlich vergrösserten Embryosacke die beiden Polkerne jetzt fest an einander gelagert hatten, so dass sie an der Berührungsfläche abgeplattet waren; eine wirkliche Verschmelzung war aber in keinem Falle eingetreten.

Ich will nun zwar nicht bezweifeln, dass bei regelrechter Weiterentwicklung die Verschmelzung der Polkerne eintreten dürfte, bevor der zweite Kern des Pollenschlauches sich zu ihnen gesellt. Jedoch konnte ich in drei einzelnen Fällen sicherstellen, dass die Zahl der vorhandenen Endospermkerne drei betrug und nur drei; und alle drei waren im Theilungszustande.

Da sich aber die Endospermkerne eines Embryosackes stets gleichzeitig theilen, so ist die Dreizahl nicht ohne Weiteres zu erklären. Nachdem festgestellt war, wie schwer die beiden Polkerne hier zur Vereinigung zu bringen sind, scheint mir die einzig mögliche Deutung des Befundes darin zu liegen, dass hier der zweite generative Kern mit einem Polkerne sich vereinigte. Dieser so gebildete erste Endospermkern theilte sich und der nicht zu Grunde gegangene zweite Polkern nahm von der zweiten Theilung ab an der Endospermbildung theil, so dass hier die Vereinigung eines der freigeblichenen Polkerne mit dem zweiten Pollenschlauchkerne hinreichte, auch den anderen Polkern zur Theilung und Endospermzellbildung anzuregen. Es wäre also damit ein Beispiel gegeben, welches die vorherige Verschmelzung der Polkerne nicht als *conditio sine qua non* für Endospermbildung verlangt.

*Juglans nigra* entspricht in Bezug der Polkerne völlig dem, was von *Juglans regia* ausgesagt worden ist; sie sind zur Befruchtungszeit frei und meist weit von einander entfernt. Dagegen sind zwei Synergidenkerne vorhanden, beide sehr gross und dem Eikern vollkommen gleichend; Zellbildung tritt erst mit der Befruchtung ein. (Fig. 17.) Diese Gruppe von drei gleichen Kernen am Scheitel des Embryosackes scheint mir die sichere Bestimmung des Eikernes vor der Befruchtung zu vereiteln. Freilich stand mir, wie oben gesagt, nur wenig Material der Art zur Verfügung.

Dabei ist zu erwähnen, dass auch Nawaschin<sup>1)</sup> in der genannten Mittheilung, die sich jedoch nur auf *Juglans regia* bezieht, ein differencirtes Ei zunächst nicht glaubte unterscheiden zu können. Später freilich sagt er in einer Anmerkung<sup>2)</sup>: „Nach besser gelungener Fixirung des Embryosackes ist es mir doch gelungen, das Vorhandensein eines differenzirten Eies festzustellen“; aber diese Bemerkung wird sich natürlich auch nur auf *Juglans regia* beziehen sollen. In

1) l. c. Bot. Centralbl. pag. 4 d. Sep.

2) Nawaschin, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg. 1898, Nov., pag. 381.

Flora 1902.

einer dritten russisch geschriebenen Mittheilung mit Deutschem Résumé,<sup>1)</sup> welche auf die generativen Kerne aufmerksam macht, steht über diese Frage nichts weiter bemerkt.

Dagegen hat Nawaschin<sup>2)</sup> bei der ausführlichen Besprechung der Befruchtungsvorgänge von *Corylus* ein Verhalten hervorgehoben, das vollkommen demjenigen von *Juglans nigra* gleicht. Er sagt dort: „Im reifen Embryosacke lässt sich der Eiapparat als solcher nicht entdecken, indem er durch eine Protoplasmaansammlung und darin eingelagerte freie Zellkerne vertreten wird.“ —

Wie Nawaschin bereits für *Juglans regia* und *Juglans nigra* festgestellt hatte, dringt der Pollenschlauch nach meinen Beobachtungen bei allen untersuchten *Juglans*arten, wie bei *Pterocarya* durch die „flügelartige Wucherung“, unser „äusseres Integument“, hindurch in die Nucellusbasis ein. (Fig. 21.) Er hält sich hier meist ziemlich in der Mitte, steigt wohl an der Aussenwand des Embryosackes selbst entlang aufwärts und legt sich breit über das obere Embryosackende, oft zu einer blasigen Aufstülpung anschwellend. (Fig. 16.) Hier findet man leicht die beiden generativen Kerne des Pollenschlauches auf. In allen Fällen, in denen ich sie beobachten konnte, waren es ziemlich kleine, rundlich-ovale Kerne; bei *Juglans cordiformis* mit scharf hervortretendem Nucleolus; bei *Juglans regia* und *Pterocarya* mehr homogen erscheinend. Ich konnte sie auch in den Embryosack eingedrungen leicht auffinden, den einen im Begriff mit dem Embryosackkern zu verschmelzen, den anderen in unmittelbarer Berührung mit der Eizelle. Dabei möchte ich hervorheben, dass die „vegetative Befruchtung“ stets vor der Befruchtung des Eies erfolgt. Mit dem Moment ihres Uebertrittes in den Embryosack erfährt eine der (oder die eine — *Juglans regia*) Synergiden eine Trübung.

Niemals konnte ich aber die von Nawaschin<sup>3)</sup> gezeichnete Spiralwindung der generativen Kerne sehen; auch waren die Dimensionen erheblich geringer. Dabei muss ich freilich zugeben, dass ich bei *Juglans nigra*, auf welche sich Nawaschin's Angabe und Zeichnung speciell beziehen, keine hinreichenden Beobachtungen über die generativen Kerne anstellen konnte.

Von einigem Interesse sind nun noch weitere bisher nicht näher besprochene Aenderungen innerhalb der Samenanlage, die besonders an

1) Travaux de la soc. imp. d. nat. de St. Pétersbourg. XXVIII, 1. Sep.

2) Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. *Corylus Avellana*. Bull. etc. X, 375—91. 1899.

3) S. Nawaschin, Travaux de la soc. imp. des nat. de St. Pétersbourg. XXVIII.

das äussere Integument anknüpfen. Wir verliessen den Nucellus als einen aus dem ihn ringwallartig umgebenden inneren Integument hervorschauenden Kegel, der unten an zwei einander gegenüberliegenden Stellen mit den Nähten der Carpelle verwachsen ist, am übrigen freien Umkreise von einem zweiten Ringwall, dem äusseren Integumente, umhüllt wird. Das innere Integument schliesst langsam über dem Scheitel des Nucellus zusammen. Das äussere Integument zeigt eine sehr starke Zellvermehrung und füllt alle Räume der Fruchtknotenhöhle in kurzer Zeit aus. Es erreicht zur Zeit der Befruchtung oft mehr als die halbe Höhe des inneren Integumentes. (Fig. 4, 7, 8, 21.) Dann aber tritt eine wesentliche Veränderung ein, welche darin besteht, dass innerhalb der Frucht eine Stielbildung der Samenanlage erfolgt. Es ist das sog. „Mittelsälchen“ der Autoren, welches die Gefässbündel führt und die Samenanlage als Abschluss auf dem Gipfel trägt. Durch die Streckung des Mittelsälchens wird der Nucellusscheitel fest gegen die ihn oben umgebenden Gewebepartien der Carpelle gepresst. So bleibt hier kein freier Raum vorhanden. (Fig. 3, 4, 21.) Dagegen wächst das äussere Integument jetzt entsprechend der fortdauernden Stielbildung nach unten und füllt gleichzeitig nach den Seiten hin die sich mehr und mehr erweiternden Innenräume stets sofort wieder prall aus. Ebenso und in gleichem Maasse wächst auch die Scheidewand mit, welche an das Mittelsälchen fest anschliessend das äussere Integument in seine beiden Hälften zerlegt.

Während langer Zeit bleibt diese Art der Wachstumsvertheilung erhalten und ebenso lange wächst der Embryosack sehr langsam; der Embryo ist noch in Fig. 14, 15 auf 2—3 Zellen beschränkt geblieben. Ist aber die definitive Grösse der Frucht etwa zu  $\frac{2}{3}$  erreicht, so geht die Function des äusseren Integumentes zu Ende. Es hat beiderseits der Mittelscheidewand zwei grosse Räume ausgefüllt (Fig. 14), in welche jetzt der plötzlich mächtig heranwachsende Embryosack eindringt. Vor seinem Anwachsen zerfällt das Gewebe des äusseren Integumentes zu einer mulmigen Masse. Die Scheidewand dagegen (Fig. 15) und die umgebenden Partien der Carpelle werden zu hartem Sklerenchymgewebe. Das hier als äusseres Integument bezeichnete Gewebe hat also die Function, vorläufig die später vom Embryosack resp. den Cotyledonen des Keimlings auszufüllenden Räume auszuformen und gegen Einwuchern anderen Gewebes zu sichern. So ist es innerhalb der Gattungen Juglans und Pterocarya.

Bei *Carya* (Fig. 9—13) dagegen verwächst das äussere Integument, sobald es gerade als halbhoher Ringwall in Erscheinung ge-

treten ist, allseitig mit seinem oberen Rande fest gegen das anliegende Gewebe der Carpellinnenwände. Auf diese Weise werden die ausserhalb des äusseren Integumentes vorhandenen Hohlräume durch Gewebepartieen von einander abgesondert. Sie bleiben als Hohlräume erhalten und nehmen proportional an der Vergrösserung der Frucht theil. Es ist eine Vereinfachung des Verfahrens eingetreten, welche die Function des äusseren Integumentes sehr einengt und seine Gegenwart auf die allerersten Entwicklungsstufen beschränkt.

Die Trennung der beiden Theile der Fruchtschale erfolgt bei *Juglans* in der Linie des Gefässbündelverlaufes. In Fig. 14 und 15 sieht man die in den Längsschnitten getroffenen Bündel von den unteren Hauptbündeln abzweigen und am Scheitel wieder zusammen treffen. Das ganze innerhalb der Bündel liegende Gewebe lässt die einzelnen parenchymatischen Zellen zu wurmförmig sich durcheinander windenden Zellsträngen auswachsen. Sie bilden ein dichtes Geflecht, in dem die Wandmasse gegenüber dem Zelllumen stets zunimmt. Schliesslich wird vermuthlich durch Einlagerung von Holz- und Korkstoff, also chemische Veränderung und gleichzeitige Verdickung der Zellwände, die harte Steinschale von *Juglans* gebildet, welche sich in der oben bezeichneten Linie von der äusseren Fruchtschale, die einen mehr fleischigen Charakter bewahrt hat, trennt. Die vertieften Längsriefen auf der Nusschale sind demnach als Spuren der ursprünglichen die Carpelle durchziehenden Hauptgefässbündel aufzufassen.

## II. Stellung der Juglandaceen im System.

Die gegebene Skizze von dem Entwicklungsgange einiger Juglandaceen ist unvollständig. Vor Allem hätte ich gewünscht, *Carya*-arten bezüglich ihrer Embryosackentwicklung untersuchen zu können, doch gelang es mir nur, ganz junges Material der Gattung zu erhalten.

Immerhin geht aus den wiedergegebenen Resultaten so viel hervor, dass die Familie der Juglandaceen in ihren einzelnen Gliedern auf verschiedener Höhe des angiospermen Typus steht, und das ist der Punkt, auf den ich das Interesse leiten wollte. Während sich *Juglans cordiformis* und *Pterocarya* (wahrscheinlich auch *Carya*) bezüglich ihrer Embryosackausrüstung in keinem wesentlichen Charakter von den übrigen Angiospermen unterscheiden, sind *Juglans nigra* und *Juglans regia* mit einigen wesentlichen Abweichungen behaftet. Diese bestehen darin, dass

1. Eizelle und Synergiden bei *Juglans nigra* vor der Befruchtung,

ebenso wie bei *Corylus* nach *Nawaschin's* Angabe nicht zweifellos zu unterscheiden sind, weil die Zellbildung erst im letzten Moment eintritt, während bis dahin nur drei freie Kerne festgestellt werden konnten;

2. unterbleibt die Verschmelzung der beiden Polkerne sehr lange;

3. konnte für einzelne Fälle mit einem sehr hohen Grade von Wahrscheinlichkeit angegeben werden, dass diese Vereinigung überhaupt ausbleibt. Die regelrechte Endosperm Bildung wird dann durch Verschmelzung des einen generativen Kernes mit einem der beiden freien Polkerne angeregt und der zweite dieser Polkerne wird dadurch veranlasst, auch seinerseits in Theilung einzutreten; endlich ist dann noch hinzuzufügen als

4., dass bei zwei untersuchten *Juglans*arten das Vorkommen eines umfangreichen sporogenen Gewebes sichergestellt werden konnte, welches allerdings nur selten in Erscheinung tritt. Dort aber, wo es vorkommt, erinnert es an *Corylus*, *Casuarina* und die *Gnetaceen* in der Eigenart der gebildeten Zellformen, wie der Reichhaltigkeit seiner Produkte.

Wie in jedem derartigen Falle entsteht also die Frage, kann man in diesen Abweichungen irgendwelche Anzeichen eines noch rudimentären Zustandes erblicken, der eine Anknüpfung an niedere Formen erlaubt, oder haben wir es mit Rückbildungen, mit Reducionserscheinungen zu thun?

Es kann nicht geleugnet werden, dass sich für die Auffassung der *Juglandaceen* als eines reducirten Typus verschiedene, gewichtige Gründe ins Feld führen lassen. Bereits von *C. de Candolle*<sup>1)</sup> wurde auf das Vorkommen von hermaphroditen Blüten bei *Juglans*, *Carya*, *Engelhardtia* hingewiesen; *Eichler*<sup>2)</sup> fand solche bei *Pterocarya*. Wenn *Eichler* meint, es käme das nur in männlichen Inflorescenzen vor, so ist das ein Irrthum. Ich habe für *Pterocarya*, *Juglans cordiformis*, *Juglans regia* in rein weiblichen Inflorescenzen Spuren früherer männlicher Organe sehr deutlich gefunden. Es sind häufiger, als es bei oberflächlicher Untersuchung den Anschein hat, die Perigonblätter, deren Zahl dann vermehrt zu sein pflegt, mit den Anlagen deutlicher Pollenfächer versehen. In verschiedenen Fällen traf ich solche Pollenfächer, in denen die Pollenmutterzellen deutlich zu erkennen waren; in einzelnen Fällen war ihre Theilung auch bereits erfolgt und das Fach mit Pollenkörnern gefüllt. Freilich dürften

1) l. c. pag. 17.

2) l. c. pag. 32 Anm. n. pag. 36 Anm.

diese sämmtlich functionsunfähig gewesen sein, da sie meist verdrückt und inhaltsarm erschienen. Immerhin ist die Anlage reducirter männlicher Organe in weiblichen Inflorescenzen damit erwiesen.

Ausserdem kamen häufiger Missbildungen vor, die an eine frühere Periode mit zwei Samenanlagen im Fruchtknoten denken lassen; nur in einem Falle aber konnten für *Juglans cordiformis* wirklich zwei wohlausgebildete Nucellen mit je einem normal entwickelten Embryosack nachgewiesen werden. Der Fruchtknoten war dabei einfächerig geblieben.

Es lässt sich demnach kaum von der Hand weisen, dass die Juglandaceen morphologisch in Reduction ihrer Blüten begriffen sind oder doch ein solches Zeitalter vor Kurzem durchgemacht haben. Das schliesst aber keineswegs aus, dass wir in ihnen trotzdem Vertreter relativ niedriger Angiospermentypen vor uns haben, die vielleicht in diesem oder jenem Punkte noch einen Anschluss nach unten ahnen lassen können.

Für Versuche nach dieser Richtung hin kommen von den vorher aufgezählten Abweichungen dem angiospermen Schema gegenüber in Betracht nur der erste Punkt: die drei freien Kerne im oberen Theil des Embryosackes vor der Befruchtung und der dritte Punkt: die anormale Art der Endosperm bildung in einzelnen Fällen, speciell die durch Befruchtung des einen Polkernes auf den anderen gleichen Kern ausgeübte Anregung auch seinerseits in Theilung einzutreten und sich an der Endosperm bildung zu betheiligen. Zur Erläuterung dessen, was mir dabei vorschwebt, bedarf es jedoch eines etwas weiteren Ausholens.

Für die Anknüpfung der Angiospermen an die Gymnospermen scheint von allen Gnetaceen nur die Gattung *Gnetum* in Betracht kommen zu können; *Ephedra*<sup>1)</sup> ist noch vollständig auf dem typisch gymnospermen Entwicklungsstadium ihres Embryosackes stehen geblieben. *Welwitschia*<sup>2)</sup> weicht von Allem sonst Bekannten so weit ab, dass es eine völlig isolirte Form darstellt, welche ihren Platz deutlich zwischen *Ephedra* und *Gnetum* hat, und nur *Gnetum* besitzt eine gewisse Hinneigung zu den Angiospermen. Wie s. Zt. gezeigt wurde<sup>3)</sup>, ist der Besitz zahlreicher freier Zellkerne im ganzen Embryosack,

1) E. Strasburger Coniferen und Gnetaceen. 1872 pag. 76.

2) E. Strasburger, l. c. pag. 91.

3) G. Karsten, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. F. Cohn's Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. VI, 1893.

speciell im oberen Theil charakteristisch für *Gnetum*. Durch Lotsy<sup>1)</sup> wurde unsere Kenntniss erweitert mit der Beobachtung, dass die älteste und einzig baumförmige Species, *Gnetum Gnemon*, einen unteren mit festem Prothalliumgewebe erfüllten Theil des Embryosackes von einem oberen nur mit freien Kernen versehenen unterscheiden lässt.

Diesen freien Kernen fällt nun eine doppelte Aufgabe zu. Sie stellen zunächst Eikerne dar und es sind immer mehrere, welche im normalen Verlauf zur Erfüllung dieser Aufgabe auserlesen werden, da ja bereits ein einziger Pollenschlauch zwei Eikerne befruchtet. Die übrig bleibenden werden zu Endospermkernen und zwar ist mit dem Eintreten der Zygotenbildung die Auslösung für den Beginn der Endospermbildung gegeben.

Hier muss ich hinzufügen, dass diese doppelte Bedeutung und Aufgabe der freien Kerne offenbar bei *Gnetum Gnemon* weniger auffallend ist als bei den übrigen *Gnetum*arten. (Lotsy<sup>2)</sup> gibt für die Endospermzellen im oberen Embryosack an, dass ihre Zahl verschieden gross ist, ja dass in manchen Fällen nur eine oder zwei, wie er sagt „retarded prothallium-cells“, gebildet würden. Um so mehr kann ich für die doppelte Rolle der freien Kerne auf die von mir untersuchten Arten hinweisen, welche freilich die Prothalliumbildung im Chalazaende<sup>3)</sup> vor der Befruchtung nur selten und niemals in dem Maassé wie *Gnetum Gnemon* zeigen, dafür aber die freien Kerne ihrer zweiten Aufgabe um so mehr gerecht werden lassen.<sup>4)</sup>

Mit der Gattung *Gnetum* tritt also als wesentlich neu in die Entwicklung ein die Endospermbildung im Anschluss an die Befruchtung. Besonders nach den Angaben von Lotsy ist in ganz ähnlicher Weise wie bei den gesammten Angiospermen der Vorgang der „fractionirten Prothalliumbildung“, wie Strasburger<sup>5)</sup> es genannt hat, auch bei *Gnetum Gnemon* vorhanden. Es wird im Embryosacke zunächst eine Anzahl freier Kerne entwickelt und die untere

1) J. Lotsy, Contributions to the life-history of the genus *Gnetum*. Ann. de Buitenzorg 2. sér. I, 1899.

2) l. c. pag. 97.

3) l. c. pag. 357.

4) l. c. pag. 372.

5) E. Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Ztg. II, 1900, pag. 18. Ueber Prothallium und Endosperm ibidem pag. 22.

Ausbauchung füllt sich alsbald mit Prothallium-Zellen aus, während die obere Hälfte erst nach vollzogener Befruchtung Endospermgewebe bilden wird. Ganz so werden bei den Angiospermen zunächst die Antipoden angelegt, deren Deutung als Prothallium ich mich also jetzt anschliesse, die Endosperm-Bildung dagegen bis nach erfolgter Befruchtung verschoben. Dass die Einzahl der Eizelle fest begrenzt ist, dass die den Eikernen von Gnetum zufallende zweite Rolle auf besondere Kerne, die Polkerne, resp. ihr Vereinigungsprodukt, den Embryosackkern, abgewälzt wird, entspricht dem Princip der Arbeitstheilung.

In der Vereinigung dieser Polkerne ist lediglich ein vegetativer Vorgang zu erblicken. Vor Allem ist, wie Murbeck<sup>1)</sup> eingehender gezeigt hat, die Endosperm-Bildung nicht etwa von einer Polkernverschmelzung abhängig, andererseits ist aber das Ausbleiben der Vereinigung auch nicht für Parthenogenese ausschliesslich charakteristisch wie Juel<sup>2)</sup> zunächst angenommen hatte. Vielmehr ist es der von Strasburger<sup>3)</sup> als „vegetative Befruchtung“ bezeichnete Vorgang der Vereinigung des Embryosackkernes mit dem zweiten generativen Kern des Pollenschlauches, welcher, wie Nawaschin<sup>4)</sup> zuerst nachwies, die Endosperm-Bildung anregt. Und das Bedürfniss einer solchen Anregung ist als für die Angiospermen allgemein (bis auf Casuarina?) vorhanden anzunehmen<sup>5)</sup>; es bildet einen wesentlichen Unterschied gegenüber Gnetum und ist von Strasburger<sup>6)</sup> mit hoher Wahrscheinlichkeit auf das Princip der Sparsamkeit zurückgeführt worden.

Greifen wir jetzt noch einmal auf die beiden vorher angeführten Punkte in der Entwicklung unserer Juglandaceen zurück. Bei *Juglans nigra* waren statt des normalen Eiapparates nur drei freie Kerne

1) Sv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Aloehilla*. Lund 1901, pag. 30.

2) H. O. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kg. Svensk. Ak. Handl. 33, V, pag. 46—47 und Nachtrag.

3) l. c. Bot. Ztg. II, 1900, pag. 12.

4) S. Nawaschin, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. 1898, IX, 4. — L. Guignard, Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Comptes rendues. Avril 1899.

5) S. Nawaschin, Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dikotylen. Ber. d. D. bot. Ges. 1900, pag. 224. — L. Guignard, L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. 8. sér. XI, 365.

6) l. c. Bot. II, Ztg. 1900, pag. 18.

am Scheitel des Embryosackes vorhanden; dasselbe Verhalten ist für *Corylus Avellana* bereits bekannt. Erst im Momente der Befruchtung tritt die Eizelle hervor, während vorher der Eikern nicht zweifelsohne veranschaulicht werden konnte. Was hier in der ontogenetischen Entwicklung nachgewiesen wurde, könnte es nicht einen Fingerzeig für die Phylogenie geben?

„Die Archegonien sind bei *Gnetum* auf nackte Kerne reducirt, bei den Angiospermen findet man dagegen noch die Eizelle, daher kann *Gnetum* in dem Stammbaum der Angiospermen keine Stelle finden“. Das ist ungefähr der Schluss, den Lotsy<sup>1)</sup> macht. Ich meine unter Zuhilfenahme der bei *Juglans nigra* und *Corylus* vorkommenden Verhältnisse braucht man diesen Schluss nicht als zwingend anzuerkennen. Es liesse sich immer noch von den nackten Kernen der Weg zur Eizelle zurückfinden.

Auch Strasburger<sup>2)</sup> fasst „die Vorgänge, wie sie *Gnetum* und die Angiospermen bieten, als verschieden, als die Endglieder getrennter Entwicklungsreihen auf. Der Zustand von *Gnetum* wurde auf dem Wege fortschreitender Reductionen der Archegonien erreicht. Schon *Welwitschia* bietet an Stelle dieser Archegonien nur behüllte Eier im oberen Embryosackende. Bei *Gnetum* bleibt der ganze obere Theil des Embryosackes frei von Prothalliumzellen und führt statt dessen zahlreiche nackte Eier“. Strasburger geht dann genauer auf den von Guignard<sup>3)</sup> beschriebenen abnormen Fall der Tulpen ein und legt das Schwergewicht auf den Nachweis, dass trotz anscheinender Gleichwerthigkeit die Kerne auch bei *Tulipa* von vornherein unterscheidbar seien, wenigstens Eikern, Synergiden und unterer Polkern nach den Angaben von Guignard, und dass jedem seine Rolle genau vorgezeichnet sei. Es soll das hier in keiner Weise bestritten werden, vielmehr ist es dankbar anzuerkennen, dass Guignard's Beobachtungen die Möglichkeit zu so eingehender Feststellung lieferten. Zugleich möchte ich aber eine frühere Aeusserung Strasburger's<sup>4)</sup> hier anführen, welche die von anderer Seite her bestehenden ebenso grossen Schwierigkeiten einem früheren Abschnitte unserer Erfahrungen entsprechend mehr in den Vordergrund schiebt: „Als Kanalzellen können die Gehülffinnen aber auch nicht gedeutet

1) J. Lotsy, Contributions to the life-history of the genus *Gnetum*. Ann. de Buitenzorg. 2. sér. I, pag. 103.

2) E. Strasburger, Bot. Ztg. II, 1900, pag. 17 des Sep.

3) L. Guignard, Les tulipes, l. c.

4) E. Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung 1878, pag. 73.

werden; denn abgesehen von der ganz verschiedenen Function sehen wir auch, dass dieselben nicht vom Ei abgegeben werden, vielmehr einem besonderen Theilungsschritt ihre Entstehung verdanken.“ Das ist zu einer Zeit geschrieben, in der man noch keinerlei Kenntniss von den Vorgängen im Embryosacke von *Gnetum* hatte.

So gewagt es nun auch erscheinen mag, der Autorität Strasburger's zu widersprechen, dem wir neben Hofmeister am meisten Dank für die Klarlegung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gymnospermen nach unten und oben schuldig sind, so kann ich doch nicht unterlassen, zu sagen, dass meiner Ansicht nach die Anknüpfung der Angiospermen an *Gnetum*, und zwar *Gnetum Gneumon*, möglich ist und mir als einziger Weg erscheint, eine Klarstellung nach allen Seiten hin zu erzielen.

Die den Kernen des oberen Embryosackes hier zufallende doppelte Rolle habe ich bereits geschildert. Die Verschiedenheit im Verhalten der Arten, die mir s. Zt. zu Gebote standen, gegenüber *Gnetum Gneumon*, wie *Lotsy* es beschreibt, ist lehrreich, insoferne man daraus ersieht, dass Reduction des „Prothalliums“ zu einer Vermehrung resp. grösseren Sicherstellung der „Endospermibildung“ führt. Wenn wir nun an diese Verhältnisse anknüpfend die Zahlenreduction der oftmals vielen hundert Kerne bei *Gnetum* bis auf die acht Kerne bei den Angiospermen uns eintreten denken, so ist es ja völlig richtig, dass sich strenge Homologieen der einzelnen Kerne nicht durchführen lassen. Und es ist ebenso selbstverständlich, dass der Zahlenreduction eine striete Arbeitstheilung parallel gehen muss. Durch Beschränkung der Aufgabe für den einzelnen Kern leistet der Embryosack dann mit wenigen Kernen schliesslich doch dasselbe wie vorher.

Macht man sich andererseits die von Strasburger früher geschilderten Schwierigkeiten der Ableitung der Synergiden aus dem Archegonium klar, so scheint mir auch hier die Anlehnung an *Gnetum* via *Corylus* und *Juglans nigra* leichter zu sein und der Annahme einer Neubildung vorzuziehen. Es würden die Synergiden eben secundären Eikernen von *Gnetum* entsprechen, denen im Angiospermen-schema eine modificirte Rolle zufällt.<sup>1)</sup>

Dass endlich der Schwesterkern des angiospermen Eikernes Polkern werden musste, mag sich aus der Einführung der „vegetativen Befruchtung“ erklären lassen. Es werden jetzt zwei Schwesterkerne durch zwei Bruderkerne befruchtet.

1) „Die Rolle von Vermittlerinnen beim Vorgang der Befruchtung.“ E. Strasburger, Bot. Ztg. II, 1900. I. c. pag. 18.

Hier könnte auch das vorher als dritter Punkt geschilderte Verhalten einiger Individuen bei *Juglans regia* eine Ueberleitung bilden, falls sich nachweisen liesse, dass der eine Polkern, der den zweiten generativen Kern aufnahm und damit für den anderen freigebliebenen Polkern die Anregung zur weiteren Theilung gab, der Schwesterkern des Eikernes, also der obere Polkern war.

Es wäre nach dieser Auffassung die gesammte Initiative, wenn ich so sagen darf, für Weiterentwicklung von Embryo und Endosperm in zwei Schwesterkernen localisirt und bei beiden von ihrer Befruchtung abhängig gemacht. Die meist zu beobachtende Verschmelzung der beiden Polkerne wäre nur als ein „reinen Tisch machen“ im Embryosacke aufzufassen, wie es ja auch allgemein als vegetativer Vorgang gedeutet wird. Dass ferner z. B. bei *Balanophora*<sup>1)</sup> gerade der obere Polkern die ausschlaggebende Rolle spielt, wäre darnach sehr wohl verständlich.

Wenn wir also jetzt für die hier versuchte Ableitung der Angiospermen eine Gleichung aufstellen, so würde sie etwa so lauten müssen:

Gnetum-Embryosack = angiospermer Embryosack.

Prothallium im unteren Theil = Antipoden.

Eikerne = Eizelle + Synergiden.

Endospermkerne = Polkerne resp. Embryosackkern.

Auslösung der Embryo- und Endosperm-  
 bildung durch die Befruchtung mindestens zweier Eikerne = Auslösung für Embryoentwicklung durch Befruchtung der Eizelle, — für Endospermbildung durch „vegetative Befruchtung“.

Der letzte theoretisch unanfechtbare Satz auf der Gnetum-Seite wäre für die Praxis freilich erst noch zu erweisen. Immerhin öffnet sich, wie mir scheint, hier ein Ausblick, wie man sich das Zustandekommen der plötzlich bei den Angiospermen auftauchenden „vegetativen Befruchtung“ würde erklären können.

Liess man bisher die Angiospermen von einer nicht näher bestimmten Stelle, sei es der Gnetaceen, oder wie Lotsy der Gymnospermen mit Ausschluss der Gnetaceen abzweigen, so wäre jetzt, falls die hier dargelegte Anschauung Boden gewinnen sollte, die Ableitung von Gnetum Gnemon aus vorzunehmen. In beiden Seitenzweigen wird das grosse „Prothallium“gewebe von Gnetum Gnemon zurückgebildet; an seine Stelle tritt das hier noch wenig entwickelte Endosperm“. Während aber für die verschiedenen weiteren Gnetum-

1) M. Treub, L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*. Bl. Ann. de Buitenzorg. XV, 1899 pag. 1.

Arten die Befruchtung von zwei Eikernen hinreicht auch die Bildung des Endosperms einzuleiten, ist bei den Angiospermen ausser der Eizelle, die den Embryo liefert, auch noch der Embryosackkern zu befruchten, um dem Embryo in dem zu bildenden Endosperm die nöthige Nahrung zu verschaffen.

Zum Schlusse seien hier die für mich ausschlaggebenden Gründe für den hier gemachten Ableitungsversuch noch kurz wiederholt. Sie bestehen darin:

1. dass *Gnetum Gnemon* mit den Angiospermen fractionirte Prothalliumbildung theilt, während die übrigen *Gnetum*-Arten ihrer mehr oder weniger entbehren;

2. dass Eizelle wie Polkerne ihrer Function nach in den Kernen des oberen Embryosackabschnittes der *Gnetum*-Arten bereits enthalten sind, und dass an einzelnen Punkten der unteren Reihen der Angiospermen ebenfalls statt der Eizelle sich ein Eikern vorfindet. Die in solchem Falle vorhandenen secundären Eikerne, welche den Synergidenzellen der normalen Angiospermen entsprechen, lassen sich, wenn auch nicht ihrer Function nach, so doch morphologisch von *Gnetum* aus leicht, sonst gar nicht ableiten;

3. dass für das Auftreten der vegetativen Befruchtung das entsprechende Vorbild vielleicht darin gefunden werden kann, dass im *Gnetum*-Embryosack theoretisch stets zwei der nackten Eikerne befruchtet werden müssen.

Zieht man nun das Resultat aus allem, so wäre hervorzuheben, dass den Juglandaceen die ihnen von Engler<sup>1)</sup> eingeräumte Stelle unter den niedersten Familien der Angiospermen zweifellos erhalten bleiben muss. Ob sie den Piperaceen voranzusetzen wären, ist noch kaum zu entscheiden. Sollten sich in der Reihe der letzteren aber noch weiter ähnliche Fälle auffinden lassen, wie sie für *Peperomia*<sup>2)</sup> bekannt geworden sind, so würde dadurch meiner Ansicht nach auch vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt dargethan sein, dass die Piperaceen im Alter den Juglandaceen voranstehen, wie es ebenfalls in ihrer Stellung im Engler-Prantl Ausdruck gefunden hat. Ob nicht auch *Casuarina* einer erneuten Untersuchung Anknüpfungspunkte bieten könnte, muss einstweilen dahingestellt bleiben. Das Entscheidende

1) Engler-Prantl, *Natürliche Pflanzenfamilien* III, 1.

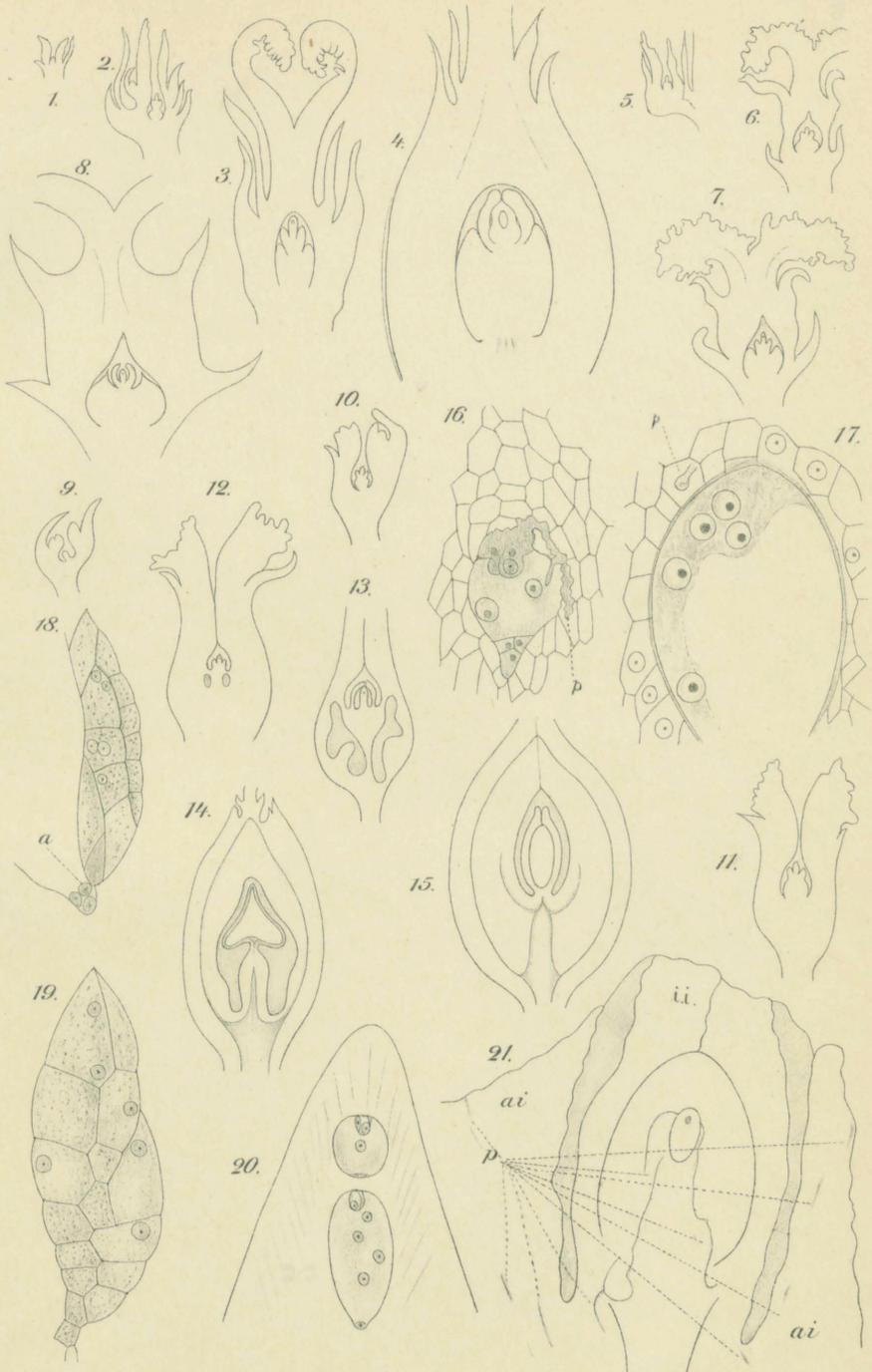
2) Douglas H. Campbell, *Die Entwicklung des Embryosackes von Peperomia pellucida* Knuth. *Ber. d. D. bot. Ges.* 1899, pag. 452. — Duncan S. Johnson, *On the endosperm and embryo of Peperomia pellucida* *Bot. Gaz.* XXX. pag. 1, 1900.

läge in der Frage, ob auch hier fractionirte Prothalliumbildung nachweisbar sein wird. Dieser Punkt ist zwar von Treub in seiner sorgfältigen Untersuchung vollauf berücksichtigt worden, trotzdem ist er der vielleicht am mindesten geklärte der schönen Arbeit geblieben. Die Wichtigkeit einer Entscheidung darüber ist aber durch die inzwischen gemachte Entdeckung der „vegetativen Befruchtung“ noch erheblich gesteigert worden.

Bonn, December 1901.

### Figurenerklärung.

- Fig. 1—4. *Juglans cordiformis* Maxim.  
 „ 5—8. *Pterocarya fraxinifolia*.  
 „ 9—13. *Carya amara*.  
 „ 1—12. Längsschnitte durch weibliche Blütenanlagen, median in der Ausbreitungsebene ihrer Narben geführt.  
 „ 13. Nicht median, gibt nur den von den Gefässbündeln abgegrenzten Theil. Fig. 1—13 = 7,5:1.  
 „ 14. *Juglans regia*, ca. 2:1. Medianer Längsschnitt durch eine junge Frucht, rechtwinkelig zur Hauptscheidewand geführt.  
 „ 15. *Juglans regia*, ca. 2:1. Ebenso, aber in der Ebene der Hauptscheidewand geführt.  
 „ 16. *Juglans regia*. 250:1. Embryosack mit Antipoden, Polkernen und Eizelle. Ein von der Chalaza herkommender Pollenschlauch *p* hat einen seitlichen Zweig an die Embryosackwandung getrieben, sich dann aber über den Embryosackscheitel gelegt und blasenartig erweitert; zwei kleine generative Kerne hier sichtbar.  
 „ 17. *Juglans nigra*. 500:1. Embryosack kurz vor der Befruchtung durch den am Scheitel sichtbaren Pollenschlauch *p*. Drei freie Kerne am Scheitel, zwei freie Polkerne.  
 „ 18, 19. *Juglans regia*. Theile von sporogenem Gewebe neben einem ausgebildeten Embryosack, dessen Antipodenzellen (*a*) in Fig. 18 sichtbar sind; aus einem Nucellus mit zwei Embryosäcken. 160:1.  
 „ 20. *Juglans cordiformis*. Nucellus mit zwei Embryosäcken, deren unterer befruchtet ist. 65:1.  
 „ 21. *Juglans regia*. Skizze einer Samenanlage im Längsschnitt mit innerem Integument (*ii*) und äusserem (*ai*). Der Embryosack ist von zwei Pollenschläuchen (*p*) erreicht worden. 35:1.



Gez. v. G. Karsten.

La. L. Thomas, Lith. Inst. Berlin, S. 53.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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): Karsten George

Artikel/Article: [Ueber die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. 316-333](#)