Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ZUR EMBRYOLOGIE DER ARISTOLOCHIACEAE

VON

EMMA JACOBSSON-STIASNY (GÖTEBORG).

MIT 2 TAFELN UND 3 TEXTFIGUREN.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 26. APRIL 1917.

Wenn ich die hier folgende Darstellung der embryologischen Entwicklung der *Aristolochiaceen* trotz ihrer Unvollständigkeit bereits veröffentliche, so dürfte dies aus dem Grunde nicht unberechtigt erscheinen, daß *Aristolochia* sich als Beispiel einer außerordentlich großen Mannigfaltigkeit der Jugendstadien erwiesen hat. Obwohl diese scheinbar größere Mannigfaltigkeit der morphologischen Verhältnisse bei dieser und verwandten Gattungen nun aber auch bis zu einem gewissen Grade für diese Gattungen respektive für diese Reihen charakteristisch sein dürfte, so könnte sie sich zum Teil auch damit erklären, daß diesen Entwicklungsstadien sonst bei der Beschreibung nur ungenügende Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Es dürfte daher von Wert sein, neuerlich darauf hinzuweisen, daß dieses Verhalten, wenn man auf Grund der Angaben zu allgemein gültigen Schlußfolgerungen gelangen will, eine eingehendere Behandlung erfahren müsste.

Für die Betrachtung der jüngsten zur Makrosporenbildung führenden Stadien stand mir für die Gattung *Aristolochia* ein etwa vier und einhalb Tausend Schnitte umfassendes Untersuchungsmaterial zur Verfügung. Auf diese Gattung will ich mich in meiner Schilderung auch beinahe ausschließlich beziehen. Das für *Asarum europaeum* vorliegende Material war viel geringer und ist daher noch lange nicht ausreichend, ein Bild der Jugendstadien zu geben. Dies ist vielleicht eine Ursache dessen, daß ich bei dieser Gattung bisher stets nur eine einzige Archesporzelle und vier aus dieser hervorgehende Makrosporen beobachten konnte, deren chalazale sich allein zu einem Embryosacke entwickelt. Daß aber auch das Verhalten dieser Art in Wirklichkeit nicht ganz konstant ist, geht schon daraus hervor, daß Jönsson (21, p. 55) für *Asarum europaeum* einen Fall abbilden konnte, in welchem aus zwei benachbarten Makrosporen einer Tetrade zwei Embryosäcke zur Entwicklung gelangt sind. Wenn dieser Befund nun auch schon einen Beweis dafür bildet, daß das mir vorliegende Material nicht alle bei *Asarum* möglichen Modifikationen umfaßt, so dürfte sich aus demselben doch bereits ergeben, daß die Jugendstadien bei *Asarum* eine bedeutend größere Konstanz als bei *Aristolochia* aufweisen.

Bei *Aristolochia Clematitis* tritt zu einem Zeitpunkt, wo noch nicht die geringste Differenzierung des Nucellus zu beobachten ist, als Wucherung der Epidermis das innere Integument auf. Erst in dem Stadium, wo das zweite subepidermoidale, äußere Integument sich zu entwickeln beginnt oder

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nachdem es schon deutlich zu erkennen ist, fängt eine zwei bis drei Schichten unterhalb der Epidermis gelegene Zelle an sich zu verlängern und zu einem Archespor auszuwachsen. Zum Unterschied von verwandten Formen wie zum Beispiel *Cabomba caroliniana* (**37**, p. 230, Abb. 1), wo das Archespor sich schon lange vor Ausbildung der Integumente herausdifferenziert und die Samenanlage selbst bei Auftreten der sporogenen Zellen noch einen fast ganz flachen Höcker darstellt, wo sie daher bis zur Ausbildung der Integumente noch bedeutenden Veränderungen unterworfen ist, findet die Differenzierung des Archespors bei *Aristolochia* erst zu einem viel späteren Stadium statt. Hier stellt auch die Samenanlage selbst zu dem Zeitpunkt, wo die Integumente auftreten, bereits eine kugelförmige Erhebung dar. Dieser Unterschied in der Verteilung der Entwicklungsintensität dürfte sich auch mit einem andern Unterschied des Verhaltens in Verbindung bringen lassen, damit nämlich, daß die Nucellarcalotte bei *Aristolochia* schon vor Ausbildung des Archespors aus sterilen Zellen hervorgeht, während sie bei *Cabomba* aus sporogenen Zellen, aus den Tapetenzellen, aufgebaut wird. Wenn nun in meinem Material auch stets nur eine einzige ausgesprochene Archesporzelle festzustellen war, so ließ sich doch manchmal bei Nachbarzellen eine relative Größenzunahme beobachten. Daß es bei *Aristolochia* jedoch tatsächlich zumindest auch zur Ausbildung eines zweizelligen Archespors kommen kann, läßt sich aus Abbildung 4 (Taf. I) ersehen, wo zwei parallele benachbarte Makrosporenreihen, die eine im zweizelligen, die andere im vierzelligen Stadium zur Darstellung kommen. Das Auftreten mehrerer hintereinanderliegender Archesporzellen habe ich bisher weder bei *Asarum* noch bei *Aristolochia* beobachten können.

Ein Vergleich der *Polycarpicae* ergibt, was die Ausbildung des Archespors betrifft, sehr mannigfaltige Verhältnisse. Bei den *Rafflesiaceae* (**11**, Taf. V, Abb. 1, **3**, p. 45, **4**, p. 305, **54**, Taf. I, Abb. 2) ist bisher ebenso wie bei den *Ceratophyllaceae* (**56**, p. 496), *Lardizabalcae* (**62**, p. 8), *Magnoliaceae* (**28**, p. 3) und *Berberidaceae* (**1**, p. 423) immer nur eine einzige Archesporzelle festgestellt worden. Bei den *Sarraceniaceae* konnte Shreve (**52**, p. 110) unter vielen hundert Exemplaren nur dreimal mehr als eine Makrospore beobachten. Ob die Einheitlichkeit der Verhältnisse bei den genannten Familien aber auch wirklich den Tatsachen entspricht oder ob sie bloß eine scheinbare ist, muß noch dahingestellt bleiben. Feststellen läßt sich einstweilen nur, daß bei den *Ranunculaceae*, die in dieser Hinsicht in mehreren Vertretern untersucht sind, auch eine größere Mannigfaltigkeit festgestellt worden ist. Neben dem so häufigen einzelligen Archespor konnte hier bei *Ranunculus multifidus* (**10**, p. 79) auch ein zwei- bis dreizelliges, bei *Caltha* ein fünfzelliges (**33**, Taf. XVII, Abb. 12), bei *Anemonella thalictroides* ein ein- bis mehrzelliges (**33**, p. 298), bei *R. abortivus* und *recurvatus* (**10**, p. 79 und **33**, Taf. XIX, Abb. 44), bei *R. septentrionalis* (**10**, p. 78) ein zwei- bis vierzehn Zellen umfassendes Archesporgewebe beschrieben werden. Eine ähnliche Vielzelligkeit des Archespors bei *R. septentrionalis* wurde auch sonst unter den *Polycarpicae* bereits bei den *Calycanthaceae* (**26**, p. 10) und *Lauraceae* (**32**, p. 270) festgestellt, deren Nucellus nach Mirande in dieser Hinsicht mit den *Rosaceae* Übereinstimmung zeigt. Von dieser Modifikation, einem der Anlage nach vielzelligen Archespor, will Nitzschke (**37**) eine gewissermaßen sekundäre Vermehrung dieser Zellen unterschieden sehen, bei welcher das mehrzellige Archespor aus der Teilung einer einzigen primären Archesporzelle hervorgehen kann. Diese Modifikation, die sich sehr wohl als Zwischenstufe erklären läßt, ist auch früher schon, jedoch ohne die bewußte prägnante Unterscheidung, beschrieben worden (**33**, p. 298). Was aber diese Verhältnisse bei *Cabomba* betrifft, so scheinen sie mir bis zu einem gewissen Grade doch noch eine Nachprüfung zu fordern. Es dürfte nicht ausgeschlossen sein, daß es sich in manchen Fällen dort, wo Nitzschke eine vermehrte Zahl von Archesporzellen vor sich zu haben glaubte, um vier Makrosporen einer einzigen Tetrade handelt. Abbildung 12, p. 237 ließe sich zum Beispiel in diesem Sinne deuten.

Was nun die Bedeutung des Archespors als systematisches Merkmal betrifft, sind die Meinungen überhaupt noch sehr geteilt. Während Lloyd (**25**, p. 63) behauptet, daß »the appearance of a pluricellular archespor may by no means be considered as primitive. It has been shown by several workers to occur in widely separated families, and with certainty may be said to have no phylogenetic signi-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

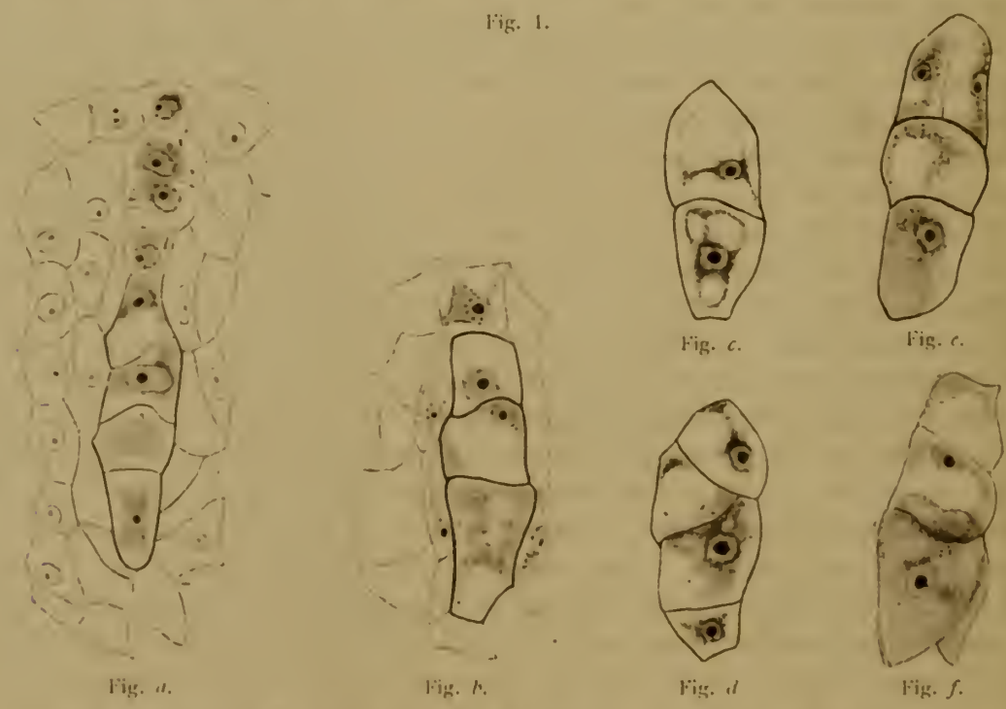
ficance« und während er die verschiedenenen Modifikationen des Archespors ausschließlich als »reccurent morphological structures called out in response to physiological necessities« (**25**, p. 46) erklärt, sehen andere in dem vielzelligen Archespor, »a primitive character that has been retained or at least not entirely eliminated« (**42**, p. 131). Eine ähnliche Auffassung des Archespors als eines ursprünglichen Charakters dürfte wohl auch in Coulters Bemerkung zum Ausdruck kommen, daß »the evidence is clear that the single archespor of *Ranunculus* is but an remnant of an archesporial mass of cells« (**10**, p. 78), indem er hier nur darauf Rücksicht nimmt, daß das einzellige Archespor von *Ranunculus* sich von einem vielzelligen Monochlamydeenarchespor ableiten läßt und nicht darauf, daß diese Form gerade wieder einen Ausgangspunkt einer Reihe mit sekundärer Vermehrung dieses Gewebes zu bilden scheint. Noch weniger deutlich spricht sich in dieser Frage Nitzschke aus, indem er (**37**, p. 258) sagt, »das Merkmal mehrfacher Archespore ist, wo es bei andern alten Familien vorkommt, ... — bei höher stehenden Familien: *Asclepiadaceae, Rubiaceae, Compositen* ist das Vorkommen weit seltener — als eins von Ursprünglichkeit anzusehen. . . .« Es kommt hier nicht zum Ausdruck, ob wir es nach seiner Aufassung bei diesen höheren Familien mit einem rudimentären Charakter zu tun haben, der noch nicht verschwunden ist, oder ob es sich hier um eine sekundäre Vermehrung des Archespors handelt. Diese Frage läßt sich aber auch nicht endgültig beantworten, ohne die einzelnen Fälle auf ihre Ursprünglichkeit hin zu überprüfen. Eine solche Überprüfung ist aber augenblicklich infolge Unsicherheit der verwandtschaftlichen Beziehungen zumeist noch nicht möglich. Dies sei gerade an der Hand eines aus dem hier betrachteten Formenkreise gewählten Beispiels bewiesen. Die *Polycarpicae* umfassen neben Vertretern mit einzelligem Archespor auch solche, die ein mehr oder minder stark entwickeltes Archesporgewebe zur Ausbildung bringen. Bei den Monochlamydeen ergibt ein Vergleich der embryologischen Befunde eine geschlossene morphologische Reihe von einem mehr als dreihundert Zellen umfassenden Gewebe bei *Casuarina*, zu einem bloß der Anlage nach umfangreichen sporogenen Gewebe, an dem aber aus unbekannter Ursache nur spärliche Zellen zur vollen Ausbildung gelangen (**22**, p. 319), wie bei *Juglans* endlich zu einem einzelligen Archespor, wie es zum Beispiel bei den *Myricales*, den meisten *Urticales* und *Tricoccae* beobachtet worden ist. An die *Polycarpicae* wurden ihrerseits wieder die *Rosaceae* angeschlossen, die mit einer einzigen Ausnahme (**36**, p. 14) ein vielzelliges Archespor aufweisen. Haben wir es hier nun mit einer geraden Entwicklungsreihe in dem Sinne zu tun, daß die *Polycarpicae* oder zumindest diejenigen ihrer Vertreter, denen sich die *Rosaceae* anschließen lassen, von Monochlamydeen mit vielzelligem Archespor abzuleiten sind, oder liegt hier eine gebrochene, zickzackförmige Entwicklung in dem Sinne vor, daß wir es bei den *Polycarpicae* oder bei den *Rosaceae* mit einer sekundären Vermehrung dieses Gewebes zu tun haben? Wenn aber ein umfangreicher Vergleich dieser Verhältnisse einmal tatsächlich ergeben sollte, daß das vielzellige Archespor in manchen Fällen sekundär vom einzelligen abzuleiten ist, so wäre dieser Befund auch als Gegenargument gegen die so häufig geäußerte aprioristische Annahme einer stets geradlinigen Entwicklung der Merkmale von prinzipiellem Interesse.

Mit dieser Frage, ob das vielzellige Archespor ursprünglich oder abgeleitet sei, oder ob es endlich zu verschiedenen Zeiten auftauchen kann, wurde zum Beispiel von Lloyd eine zweite Frage identifiziert, nämlich die Frage, ob diesem Merkmal ein systematischer Wert zukomme oder nicht. Hier handelt es sich aber um eine Vermengung heterogener Dinge. Es kann wohl zugestanden werden, daß es die systematische Verwertung dieses Merkmals erleichtern könnte, wenn es sich ergeben würde, daß wir es stets mit einer einsinnigen Entwicklung des Archespors von einem Gewebe zu einer einzigen Zelle zu tun haben. Allerdings würde auch in diesem Falle die Einzelligkeit des Archespors nicht als zwingendes Argument für eine abgeleitete systematische Stellung, die Vielzelligkeit als Beweis einer größeren Ursprünglichkeit anzusehen sein. Auch dann, wenn die einzig mögliche Modifikationsreihe einer Reduktionsreihe entspricht, könnte die Reduktion dieses Merkmals in verschiedenen Richtungen in verschiedenem Tempo erfolgen, die Modifikation eines Einzelmerkmals würde daher niemals einen Gradmesser für die Entwicklungshöhe einer Gattung bilden können. Jedesfalls erscheint es aber sehr wohl möglich,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dieses Merkmal auch dann für systematische Zwecke zu verwerten, wenn wir es hier nicht mit einer solchen einstimmigen geradlinigen Entwicklung, sondern wirklich, der Auffassung Lloyds gemäß, was allerdings erst des umfangreichen Beweises bedarf, mit »recurrent morphological structures« zu tun haben. Auch dann können sich auf Grund dieses Merkmals Moditikationsreihen ergeben, deren Vergleich mit den Moditikationsreihen anderer Merkmale, wie Nitzschke ihn vorzunehmen versuchte, zur Klärung der systematischen Beziehungen innerhalb der Formenreihen beitragen könnte. Als Argument dafür, daß den Modifikationen des Archespors aber tatsächlich systematische Bedeutung zukomme, könnte auch die Konstanz seines Auftretens sprechen. Es würde sonst, um ein Beispiel zu nennen, ganz auffallend erscheinen, daß die Rosaceen mit einer einzigen Ausnahme ein vielzelliges Gewebe, die nahe verwandten Leguminosen dagegen bisher ausnahmslos nur eine einzige Archesporzelle aufweisen. Daß diese Konstanz des Verhaltens nur eine scheinbare ist und bloß auf den Zufall der Formenwahl zurückgeführt werden soll, läßt sich, wenn es sich auch um große Formenkreise handelt, in Anbetracht der großen untersuchten Formenzahl nicht annehmen. Die große Einheitlichkeit des Verhaltens dürfte daher wohl tatsächlich für den systema-

Fig. 1.



Einige Beispiele für die mannigfaltige Orientierung der Tetradenzellen.

(Sämtliche Figuren gezeichnet mit Zeiß Zeichenapparat bei Anwendung von Zeiß Oimm. + Ocul. 6; Vergröß. ungef. 950.)

tischen Wert dieses Merkmales sprechen. Jedesfalls läßt sich aber die Frage nach der systematischen Bedeutung des Archespors nicht jetzt schon negativ beantworten, die vorliegenden Befunde würden im Gegenteile eher im positiven Sinne zu deuten sein. Die Frage bedarf aber zu ihrer endgültigen Lösung erst eines umfangreichen embryologisch-systematischen Vergleiches. Vorläufig kann die Betrachtung der Morphologie des Archespors daher nur zu Fragestellungen anregen. So könnte man in der analogen Ausbildung des Archespors bei den Lauraceen vielleicht einen Hinweis auf eine nähere Beziehung dieser Familie zu den Rosaceen sehen, ebenso wie die nahe Zugehörigkeit der Calycanthaceen zu den Rosaceen sich in der gleichartigen Ausbildung des Archespors zu bestätigen scheint. Vielleicht läßt sich auch, um ein anderes Beispiel zu nennen, das Auftreten vielzelliger Archespore bei manchen ursprünglichen Helobien und Araceen als neues Argument ihrer Verwandtschaft betrachten.

Die Nucellarepidermis von *Aristolochia* weist entweder nur eine einzige oder überhaupt keine Querteilung auf. Zur Zeit der Makrosporenbildung haben die beiden Integumente bereits eine größere Entwicklung erfahren, wenn es auch noch nicht zu ihrer Vereinigung über der Nucellusspitze

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gekommen ist. Ein Querschnitt durch den Fruchtknoten, der den Funikulus und die Samenanlage selbst im sagittalen Längsschnitt trifft, läßt entweder vier, drei oder auch nur zwei linear angeordnete Makrosporen feststellen.

Eine Reihe von Vergleichen ergibt als das Mittel des Verhältnisses für das Auftreten dieser drei Modifikationen die Zahlen 1 : 2·5 : 2·5. Von diesen Modifikationen ist die scheinbare Dreizahl der Makrosporen in einer Schnittebene auf eine T-förmige Anordnung der Tetradenzellen zurückzuführen, die sich durch die Juxtaposition der vierten Makrospore mit irgend einer der drei andern Makrosporen erklären läßt. Auf diese Weise resultiert bereits durch die Lage der parallel gestellten Makrosporen innerhalb der Tetrade eine große Mannigfaltigkeit der Verhältnisse, indem sich schon hiedurch drei Modifikationen ergeben. Als weitere Modifikation tritt aber noch der Fall hinzu, der im Schnitte nur zwei übereinander gelagerte Makrosporen erkennen läßt. Er entspricht einer mikrosporenartig haufenförmigen Orientierung der Tetradenzellen. Wenn es nun bereits recht auffällig ist, daß das Bild der Dreizahl der Makrosporen sich so ungleich häufiger beobachten läßt als das Bild der Vierzahl bei Juxtaposition eines Zellenpaares, so erscheint es aber noch auffälliger, daß das Bild einer massenförmigen Vierzahl in diesem etwa viertausend Schnitte dieses Stadiums umfassenden Material überhaupt nicht zu beobachten war. Dieses Bild stellt wohl aber die notwendige Ergänzung zu der so häufig beobachteten Zweizahl dar. Diese Erscheinung dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die Teilungsebene der Makrosporen zur Samenanlage eine ganz fixe Orientierung zeigt und die vorliegenden Schnitte, da sie durchwegs zur Sagittalebene parallel orientiert waren, nur eine bestimmte Ansicht zugänglich machen Die große Mannigfaltigkeit des Makrosporenbildes erschöpft sich aber mit den genannten Modifikationen noch nicht. Außer den erwähnten Grenzfällen finden sich auch alle Übergangsstufen zwischen der linearen und massigen Lagerung der Tetradenzellen vor, die sich durch die große Mannigfaltigkeit der Orientierung der Zellwände ergeben. Diese Zellwände können mit der Axe der Samenanlage jeden möglichen Winkel einschließen. Als eine häufige Erscheinung bedarf es auch der Erwähnung, daß die Querwände der linearen Tetrade, von der Chalaza gesehen, eine auffallende Konkavität zeigen. Dies dürfte sich vielleicht damit in Beziehung setzen lassen, daß die vier Tetradenzellen häufig statt strickleiterförmig stufenförmig aneinander gereiht sind.

Das Auftreten einer massigen Orientierung der Makrosporen ist innerhalb dieses Verwandtschaftskreises auch sonst häufig. Ihre extremste Modifikation, die Anordnung in T-Form ist innerhalb der *Polycarpicae* auch bei den Nymphäaceen (**37**, p. 261), ferner im Sinne der Schilderung, obwohl Abbildung 7, Tafel XXVIII erst der Nachprüfung bedarf, auch bei den Berberidaceen (**1**, p. 424), den Sarraceniaceen (**52**, Taf. IV, Abb. 22), bei den *Anonaceae* (**13**, Taf. XV, Abb. 7 u. 8), bei verschiedenen Arten der Gattung *Ranunculus* wie bei *R. abortivus* (**33**, Taf. XIX, Abb. 36) und bei *Myosurus* (**29**, Taf. II, Abb. 9 *a*) beobachtet worden. Sie konnte ferner auch bei nahen Verwandten, nämlich bei *Neurada* (**36**, p. 15) und *Ruppia* (**35**, p. 13), bei *Potamogeton* (**16**, p. 343) und *Butomus* (**17**, p. 66) festgestellt werden. Jedesfalls erscheint aber diese nichtlineare Anordnung bereits auf Grund meiner Zusammenstellung keineswegs auf diesen Verwandtschaftskreis beschränkt. Sie konnte auch bei *Urtica* (**59**, p. 248), bei *Cynomorium* (**20**, p. 198), ferner bei *Daphne* (**58**, Taf. XXV, Abb. 46 und **39**, Taf. XXIV, Abb. 46), bei *Drosera* (**47**, Abb. 27, p. 43), bei *Garcinia* (**46**, p. 5) und *Diospyros kaki* (**64**, Taf. XIII, Abb. 26) beobachtet werden. Neben dieser extremen Modifikation und mit ihr oft durch Übergänge verbunden, findet sich auch eine massige Anordnung bei mehr oder minder ausgesprochener Schiefstellung einer Zellwand vor. Als Beispiele seien die Befunde bei *Cytinus* (**3**, Taf. VI, Abb. 4), *Ranunculus septentrionalis* (**33**, Taf. XIX, Abb. 47), *Ceratophyllum* (**56**, p. 497) und *Citrus* (**38**, Taf. IX, Abb. 69) genannt.

Diese Zusammenstellung kann nun aber keineswegs eine Einsicht in die Verteilung des Merkmals geben und zu Schlußfolgerungen berechtigen. Nicht nur daß diese hier gegebene Übersicht der Befunde einen mehr zufälligen Charakter trägt und keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben will, so könnte auch eine vollständige Zusammenstellung der Literaturangaben nur zu ganz hypothetischen Schlußfolgerungen führen, da diese Stadien in vielen Fällen nicht genügend ausführlich berücksichtigt

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

worden sind. Infolge dieser zu geringen Berücksichtigung dürften die Beschreibungen einerseits nicht alle vorhandenen Modifikationen dieser Stadien umfassen, anderseits aber auch, worauf bereits Murbeck (**35**, p. 13) und Malte (**27**, p. 17) hingewiesen haben, eine Fehldeutung einschließen, indem in vielen Fällen eine Reduktion der Tetrade auf die Dreizahl der Makrosporen beschrieben worden ist, wo tatsächlich eine T-förmige Anordnung der Zellen vorgelegen hat.

Von Nitzschke ist bereits darauf hingewiesen worden (**37**, p. 257), daß »die zweite Form der Tetradenbildung ... die Teilung in T-Form ... ein systematisches Merkmal von Bedeutung zu sein scheint«. Er hat es auch in diesem Sinne als ein Teilmerkmal zur Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen der *Helobiae* zu den *Polycarpicae* verwendet. Die Frage bleibt dagegen nach offen, ob das Merkmal der alinearen Anordnung der Makrosporen stets als ursprünglich betrachtet werden muß oder ob es zu verschiedenen Zeiten aufs neue aufgetaucht ist. Eine Lösung dieser Frage läßt sich aber augenblicklich noch keineswegs anstreben. Im Sinne der Homologisierung der Makrosporen- und Mikrosporentetrade müßte man allerdings erwarten, daß die massige Anordnung der Makrosporen die

Fig. 2.

Fig. *a*. Fig. *b*. Fig. *c*. Fig. *d*. Fig. *e*.

a und *b* als Beispiele verschiedenartiger Lage der dominierenden Makrosporen; Fig. *c*, *d* und *e* zeigen verschiedene Fälle bedeutender Größenzunahme mehrerer einkerniger Makrosporen. (Alle Figuren gezeichnet mit Zeiß Zeichenapparat bei Anwendung von Zeiß Ölimm. + Ocul. 6; Vergrößerung ungef. 950.)

ursprüngliche sei. Ob diese Erwartung sich aber auch tatsächlich bestätigt, wird sich jedoch erst an der Hand eines größeren Befundmaterials ergeben können. Überraschend wirkt aber von diesem Gesichtspunkte aus die Tatsache, daß diese Anordnung bisher bei den Monochlamydeen so selten beobachtet worden ist, daß insbesondere für die ursprünglichen Reihen keine Angabe einer T-förmigen Anordnung vorliegen dürfte. Dies bedarf allerdings noch der Überprüfung. Sollte sich dies aber bestätigen, so wäre es von Interesse festzustellen, ob in dem Sinne eine Korrelation der Merkmale vorliegt, daß die Ausbildung eines mehrzelligen Archespors das Auftreten einer alinearen Anordnung erschwert. Auffallend erscheint es, in Anbetracht der vermuteten Ursprünglichkeit dieses Merkmals auch ferner, daß die massige Anordnung der Makrosporen, während die lineare in manchen Formenkreisen mit absoluter Starrheit festgehalten wird, nicht fixiert zu sein scheint. Eine Gattung, die wie *Aristolochia*, eine alineare Anordnung aufweist, bringt nicht nur eine ganze Modifikationsreihe dieser Orientierung, sondern neben dieser auch noch die lineare Anordnung zur Entwicklung. Wie weit die ganze Reihe der bei *Aristolochia* auftretenden alinearen Modifikationen aber auch sonst nebeneinander auftreten können oder wie weit die einzelnen Variationen zumindest für verwandte Gattungen konstant zu sein pflegen, muß vorläufig noch dahingestellt bleiben. Aus den bisher vorliegenden Angaben muß man schließen, daß es in der Mehrzahl der Fälle die terminalen Makrosporen sind, die Juxtaposition

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zeigen. Eine Parallelstellung der basalen Makrosporen, wie ich sie als eine spezielle Modifikation bei *Aristolochia* feststellen konnte, scheint soweit zumindest meine Literatureinsicht reicht, sonst noch nicht beschrieben zu sein. Jedenfalls ist sie äußerst selten. Dies könnte sich wenigstens zum Teil auch damit erklären, daß (**36**, p. 15) »die obere primäre Tochterzelle ebenso wie bei *Ruppia* verhältnismäßig niedrig ist und mit ihrem größten Durchmesser fast rechtwinkelig gegen den der unteren gestellt ist«, daß also die Größenreduktion der terminalen gegenüber der chalazalen Makrosporen, die sich durch die Lagerung gegenüber dem Nahrungsstrom erklärt, eine Ursache dessen bildet, daß die Juxtaposition vor allem bei den der Mikropyle benachbarten Zellen auftritt.

Die gleiche auffallende Mannigfaltigkeit, wie sie in der Orientierung der Einzelmakrosporen zum Ausdruck kommt, läßt sich auch in der Zahl und Lage der zur Reife gelangenden Tetradenzellen feststellen.

Fig. 3.

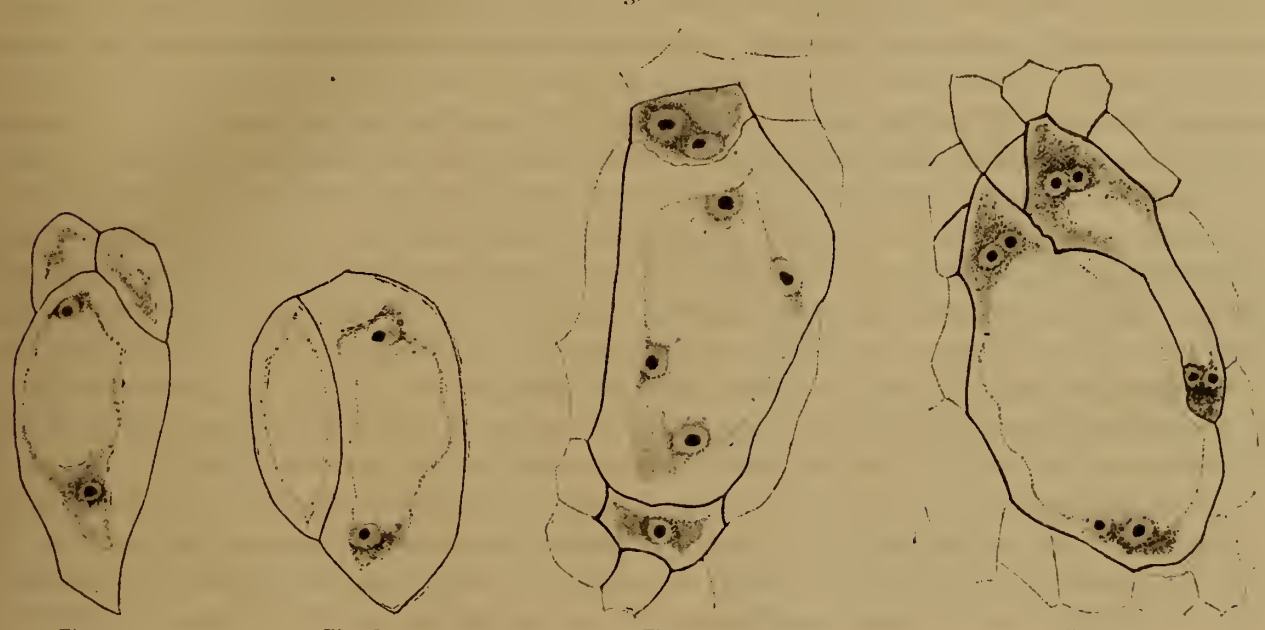


Fig. *a*. Fig. *b*. Fig. *c*. Fig. *d*.

Fig. *a* und *b* als Beispiele des Fortbestehens mehrerer Makrosporen während des Zweikernstadiums der dominierenden; Fig. *c* eine analoge Modifikation während eines späteren Stadiums; Fig. *d*. Fall der Ausbildung zweier lebensfähiger vierkerniger Embryosäcke. (Alle Figuren gezeichnet mit Zeiß Zeichenapparat bei Anwendung von Zeiß Ölimm. + Ocul. 6; Vergröß. ungef. 950.)

Bei linearer Anordnung derselben ist zuerst eine ziemlich gleichmäßige Entwicklungsfähigkeit aller zu erkennen, so daß zu einem jüngeren Stadium in manchen Fällen auch eine andere als die chalazale Makrospore die größte Wachstumsenergie zu besitzen scheint. Trotzdem ist es bei der linearen Anordnung der vier Makrosporen doch zumeist die chalazale, die aus dem Konkurrenzkampf siegreich hervorgeht. Dagegen scheint bei einer massigen Lagerung die Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen sehr häufig zu sein. In einer großen Zahl von Fällen konnte hier das Auftreten von vier außerordentlich großen einkernigen, häufig auch das Vorkommen einer zweikernigen neben einer oder mehreren einkernigen Makrosporen beobachtet werden. Die bei der Konkurrenz überwundenen Makrosporen sterben nicht von selbst ab, sondern werden verdrängt. Die Reste dieser Zellen sind in der Regel im Vierkernstadium bereits verschwunden. In manchen Fällen konnten aber zu diesem Zeitpunkte neben der vierkernigen auch noch ein- oder zweikernige Makrosporen festgestellt werden. Zweimal wies das Material zwei benachbarte schief zueinander gelagerte vierkernige Makrosporen auf. Sehr selten konnten ferner neben einem reifen Embryosack auch die ungeschrumpften Reste ein- und zweikerniger Makrosporen beobachtet werden. Ein einziges Mal fanden sich zwei achtkernige Embryosäcke neben den Resten einer dritten Makrospore vor.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Als Tatsache läßt sich daher unbedingt feststellen, daß eine Mehrzahl mehrkerniger in Weiterentwicklung begriffener Makrosporen zumeist in nichtlinearer Anordnung zur Entwicklung kommt. Die gleiche Beobachtung liegt auch für eine andere Familie der *Polycarpicae* vor. Nitzschke hat bei *Cabomba* bereits feststellen können (**37**, p. 253), daß »die Makrosporen bei doppelten Embryosäcken zu zwei und zwei übereinander angeordnet sind, während bei einfachen entweder vier Makrosporen hintereinander liegen, oder die homöiotypische Teilung in T-form erfolgt, wie auch bei allen andern untersuchten Pflanzen«. Es drängt sich nun die Frage auf, ob diese Erscheinung darauf zurückzuführen ist, daß die vier Makrosporen bei haufenförmiger Anordnung dem Nahrungsstrom gegenüber ähnlich situiert sind und daher beim Eintreten der Konkurrenz die gleiche Aussicht auf Weiterentwicklung besitzen. Diese Erklärung erscheint wohl als wahrscheinlich, läßt sich aber deshalb durch das Verhalten von *Aristolochia* nicht als unbedingt bewiesen ansehen. In Anbetracht der stufenförmigen Orientierung der linearen Tetrade ist es hier auch möglich, daß auch bei dieser linearen Anordnung, wenn mehrere Makrosporen zur Weiterentwicklung gelangen, infolge verschiedener Verschiebungen während des Wachstums eine sekundäre haufenförmige Lagerung der Tetradenzellen resultiert, so daß die massig gelagerten mehrkernigen Makrosporen also ebensowohl auf eine ursprünglich lineare als auch auf eine alineare Tetrade zurückzuführen sein könnten. Bezüglich der Entwicklungsfähigkeit der Archespore liegt aber bereits ein analoger wie der hier gegebene Erklärungsversuch von Nitzschke vor. Während es bei Parallelorientierung, also bei einer zur Längsaxe der Samenanlage von Cabomba parallelen Nebeneinanderlagerung dieser Zellen zu einer Vermehrung der Embryosäcke kommen kann, tritt dies dort nicht ein, wo zwei Archespore hintereinander liegen, da in diesem Falle »das Schicksal des einen, welches vor dem andern gelegen ist, bald besiegelt erscheint, da es schnell dem Wachstum des unteren, der Chalaza näher liegenden Archespore zum Opfer fallen muß.« (**37**, p. 238). Auf gleiche Weise wie die Parallelstellung in diesem Falle eine Voraussetzung für die Weiterentwicklung der Archesporzellen bildet, würde sie bei *Aristolochia* das Fortbestehen mehrerer Makrosporen ermöglichen.

Auch hier müssen wir uns wieder vor die Frage gestellt sehen, ob dem betrachteten Merkmal, der Lebensfähigkeit aller vier Makrosporen, eine phylogenetische Bedeutung zukomme und ob es für systematische Zwecke zu verwerten sei. Hiezu hat Nitzschke bereits Stellung genommen. Er will »in dem Bestreben mehrerer Makrosporen, ihre Gleichwertigkeit lange zu bewahren, ein Merkmal großer Ursprünglichkeit sehen« (**37**, p. 257 und 258). Mir will es dagegen scheinen, als ob auch diese Frage, wenngleich viel dafür sprechen dürfte, daß dieses Merkmal in manchen Fällen sekundär wieder auftauchen kann, momentan noch nicht zu entscheiden ist. Zu welchem Resultat man bei der Frage nach der Ursprünglichkeit dieses Merkmals aber gelangen mag, so scheint festzustehen, daß es für systematische Reihenbildung sehr wohl zu verwerten ist. Hiefür dürfte auch schon die große Konstanz und Heterogenität des Verhaltens verschiedener Formenkreise sprechen.

Während die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung dieses Merkmals von Nitzschke aufgeworfen worden ist — aus seiner Darstellung ist es keineswegs zu entnehmen, daß er, wie Palm behauptet (**43**, p. 137), die phylogenetische mit der kausalen Betrachtung vermischt und verwechselt, es ist ihm vielmehr ausschließlich um die phylogenetische und nicht um eine kausale Erklärung zu tun — wurde von Palm der Versuch gemacht, die Erscheinung der gleichartigen Lebensfähigkeit der Zellen mancher Tetraden kausal zu erklären. Er kommt hiebei zu dem Resultate (**43**, p. 144), daß »Etwa 75 Prozent aller bisher beobachteten Fälle . . . keimungsphysiologischer Gleichwertigkeit der Makrosporen . . . durch die wegen des Vorkommens eines mehrzelligen Archespores gleichmäßigere Nahrungsverteilung im Nucellus sicher erklärt werden können . .«. Für das Verständnis der übrigen hier nicht erwähnten Fälle fehlt zur Zeit jede positive Grundlage«. Diese von Palm beobachtete Koinzidenz der keimungsphysiologischen Gleichwertigkeit der Makrosporen und der Ausbildung eines vielzelligen Archespors muß wohl zum Teil tatsächlich in seinem Sinne darauf zurückgeführt werden, daß diese beiden Faktoren zueinander in kausaler Abhängigkeit stehen, zum Teil aber auch darauf, daß sie parallel als Ausdruck der gleichen Ursache auftreten. Günstige Ernährungsverhältnisse, die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

bereits eine Weiterentwicklung mehrerer Archespore verursacht haben, ermöglichen auch die temporäre Weiterentwicklung mehrerer Makrosporen.

Auf die Darstellung der folgenden Stadien gehen die meisten Beschreibungen leider nur sehr wenig ein. In der Regel liegen daher gar keine oder nur ganz ungenaue Angaben darüber vor, ob eine Mehrzahl benachbarter Makrosporen das Zwei-, Vier- oder Achtkernstadium erreichen können. Häufig fehlt auch dort, wo tatsächlich mehrere Embryosäcke beschrieben worden sind, eine Angabe darüber, welche Kernzahl sie aufweisen. Auch die Erscheinung des Auftretens mehrerer reifer Embryosäcke scheint nur ganz selten eine zweckbewußte Überprüfung erfahren zu haben; in den meisten Fällen ist die Angabe ihres Auftretens scheinbar bloß darauf zurückzuführen, daß sie sich zufällig der Beobachtung aufdrängten. Eine Einsicht in diese Verhältnisse wird auch dadurch erschwert, daß es dort, wo mehrere Embryosäcke vorliegen, in vielen Fällen — als Beispiel sei auf die Beschreibung von *Delphinium* (**33**, Taf. XVII, Abb. 9) und *Cabomba piauhiensis* (**8**, p. 378) hingewiesen — nicht zu entnehmen ist, ob sie von verschiedenen Archesporzellen oder von den Zellen einer einzigen Tetrade abzuleiten sind. Trotzdem ist aber die Bedeutung dieses Merkmals bereits von Mottier erkannt worden, indem er (**33**, p. 300) sagt »Although the presence of more than one embryosac has been observed by several investigators in widely separated families, yet further resurch will undoubtedly show the phenomenon to be still more prevalent . . , Just how far this fact will through light upon the origin of the angiosperms remains yet to be seen. but it certainly contributes to the phylogeny of the seed plants«. Es ist ferner auch zweifellos, daß dieses Merkmal bei einer konsequenten Berücksichtigung für die systematische Reihenbildung von großem Wert sein könnte. Wenn man jedoch auf Grund des bisherigen Beobachtungsmaterials überhaupt zu irgendwelchen provisorischen Schlußfolgerungen berechtigt ist, so möchte man behaupten, daß es verhältnismäßig selten zur Ausbildung mehrerer reifer Embryosäcke kommt. Selbst in Formenkreisen, für die man ihr Auftreten als charakteristisch betrachten möchte, den Monochlamydeen und Rosaceen, liegt nur eine begrenzte Zahl von Angaben vor. Dies dürfte sich aber vielleicht doch nur teilweise durch die wenig eingehende Behandlung dieses Merkmals erklären. Es könnte wohl schon jetzt als Tatsache erscheinen, daß selbst bei Vertretern mit mächtigen Archesporgeweben wie zum Beispiel bei *Carpinus* (**2**, p. 415) die Zahl der reifen Embryosäcke gering ist und keineswegs in Proportion zum Umfang des Archespors steht. Aber nicht nur die Ausbildung reifer Embryosäcke, auch das Vorkommen mehrerer Makrosporen mit geringerer Kernzahl ist im mächtigen Archesporgewebe seltener als man erwarten möchte. Darauf ist bereits von Conrad (**5**, p. 413) hingewiesen worden, der hervorhebt, daß es in Anbetracht der außerordentlich großen Mächtigkeit des Archesporgewebes, das zwanzig bis sechzig Zellen aufweisen kann, »has been a matter of surprise that the phenomenon of a twocelled stage or a fourcelled stage in more than one megaspore in the same nucellus does not more frequently occur. This condition, however we may better appreciate when we have learned more of the causes which determine the fate of a cell«. Gerade vom Standpunkt der Zellmechanik dürfte eine eingehendere Behandlung dieser Stadien aber von großem Interesse sein.

Was nun die Beobachtung Nitzschkes betrifft, daß »die in Mehrzahl ausgebildeten Embryosäcke oder ihre Mutterzellen größer waren als die einfachen Embryosäcke« (**37**, p. 235), so konnte ich sie auch für mein Material, wenn auch nicht ausnahmslos, bestätigen. Es scheint mir aber jedenfalls notwendig, an Stelle von Nitzschkes »recht eigentümlichem« (**43**, p. 120), gewissermaßen teleologischem Erklärungsversuch dieser Erscheinung einen streng kausalen zu setzen. Diese von ihm beobachtete Vergrößerung der in Mehrzahl ausgebildeten Embryosäcke läßt sich wohl nicht damit erklären, daß »dort, wo zwei Embryosackanlagen sich in die von der Chalaza kommenden Nährstoffe teilen müssen, jede möglichst nahe an die Nährstoffquelle zu gelangen suchen, oder vielleicht durch ein Verbeiwachsen an der Nebenanlage dieser die Hauptmasse ihrer Nahrung abzuschneiden und sie dadurch nicht nur im Längenwachstum, sondern auch in ihrer Nahrungsaufnahme zu übervorteilen suchen wird« (**37**, p. 235), sondern damit, daß die günstigen Ernährungsverhältnisse, die gerade zur Ausbildung mehrerer Embryosäcke geführt haben, auch ihr besonderes Wachstum veranlassen können.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Der reife Embryosack ist bei *Aristolochia* ebenso wie bei *Asarum* vier bis fünf Zellschichten tief unterhalb der Epidermis gelegen, achtkernig und bipolar gebaut. Die Polkerne verschmelzen in der Mitte des Embryosackes. Die polaren Kerne umgeben sich mit Membranen. Bis zu diesem Zeitpunkt zeigt die Entwicklung der beiden Embryosäcke große Übereinstimmung, in den späteren Stadien weist sie dagegen bedeutende Differenzen auf. Während bei *Asarum* zur Zeit der Reife eine ganz auffallende Prädominanz des chalazalen Poles zu erkennen ist, die in den bereits von Hofmeister (**15**, p. 568) beschriebenen haustoriellen Vergrößerung der drei Antipoden ihren Ausdruck findet, zeigen die chalazalen Zellen bei *Aristolochia* zu diesem Zeitpunkt nur ganz geringe Dimensionen und sind sogar vielfach bereits in Schrumpfung begriffen. Während jedoch die Synergiden und die Eizelle von *Asarum* stets eine ganz geringe Größe aufweisen, nehmen diese Zellen bei *Aristolochia* eine mächtige Entwicklung und erfüllen endlich etwa ein Dritteil des Embryosackes. Diese Verhältnisse dürften wohl von prinzipiellem Interesse sein. Sie lassen ersehen, daß die günstigen Ernährungsverhältnisse, die bei andern *Polycarpicae* zur haustoriellen Vergrößerung der chalazalen Endospermkammer führt, bei zwei so nahe verwandten Gattungen wie *Asarum* und *Aristolochia* ganz verschiedene Reaktionen auszulösen vermag, daß zwei so nahe verwandte Formen sich ferner auch, was die Morphologie der Synergiden und Antipoden betrifft, ganz verschiedenartig verhalten können.

Der Embryosack liegt bei beiden Gattungen im Reifestadium noch vier bis sechs Zellschichten tief im Nucellargewebe eingebettet. Dieses Nucellargewebe besteht an der Chalaza aus langgestreckten größeren Zellen, die etwas dickere, stark tingierbare Zellwände aufweisen. Das innere Integument überragt zu diesem Zeitpunkt das äußere und ist an der Spitze bis auf einen schmalen Mikropylenkanal verwachsen.

Das Stadium der Endospermbildung lag mir leider nur für *Asarum* vor. Bei dieser Gattung folgt jeder Teilung des Endospermkerns unmittelbar eine Wandbildung nach. Die so entstehenden Wände sind zuerst senkrecht zur Längsachse des Embryosackes gerichtet. Auf diese Weise kommt es zur Ausbildung des gleichen Strickleiterstadiums, wie es bereits für die Anonaceen beschrieben worden ist. Dieselbe Modifikation ist von Hofmeister auch für *Aristolochia* festgestellt worden (**15**, Taf. X, Abb. VII). Ob aber die chalazale Endospermzelle bei dieser Gattung eine Vergrößerung zeigt und die haustoriellen Antipoden von *Asarum* funktionell ersetzen kann, bedarf noch der Feststellung. Das Auftreten zellularen Endosperms bei Ausbildung mächtiger haustorieller Antipoden, wie es sich bei *Asarum* findet, bietet aber wohl auch vom Standpunkt der Korrelation der Merkmale großes Interesse.

Die Entwicklung eines Embryos konnte in dem mir zur Verfügung stehenden, je von einem einzigen Standort, dem botanischen Garten von Göteborg, respektive von Wien, stammenden Material leider nicht festgestellt werden. Gerade in Anbetracht dessen erscheint aber die so überaus häufige Entwicklung des Endosperms bei *Asarum* auffallend. Die Vermutung läßt sich nicht abweisen, daß wir es hier mit einer parthenogenetischen Endospermbildung zu tun haben. In diesem Sinne würde es jedenfalls auch sprechen, daß Hofmeister (**15**, p. 569) in einem Falle deutlich beobachten konnte, daß die (Endosperm-) Zellbildung im Embryosack eintrat, bevor der Pollenschlauch . . . den Scheitel des Embryosackes erreicht hatte. Sollte sich dies aber tatsächlich bestätigen, so könnte die Tatsache, daß wir es hier wohl mit der Ausbildung parthenogenetischen Endosperms, nicht aber mit der Entwicklung eines parthenogenetischen Embryos zu tun haben, mit der Art der Polarität des Embryosackes in Beziehung gebracht werden. Die relative Begünstigung des chalazalen Poles, wie sie in dem gewaltigen Wachstum der Antipoden zum Ausdruck kommt, dürfte es in diesem Sinne auch verständlich erscheinen lassen, daß der primäre Endospermkern über den Eikern die Vorherrschaft gewinnt.

Auf diese morphologische Betrachtung möchte ich mich vorläufig beschränken und von einem embryologisch-phylogenetischen Vergleich der *Polycarpicae* einstweilen noch absehen. Für einen solchen Vergleich scheint nicht nur das Befundmaterial der andern Familien noch nicht auszureichen, er würde auch erst eine Ergänzung der hier gegebenen Beschreibung als wünschenswert erscheinen lassen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Es erübrigt mir nur noch Herrn cand. phil. Hans Neumayr für seine bereitwillige Materialbeschaffung meinen Dank auszusprechen. Bei der Herstellung von Präparaten leistete mir der unterdessen dahingeschiedene Präparator des I. Zoologischen Instituts in Wien, Herr Karl Bergmann, vortreffliche Dienste.

Literaturverzeichnis.

1. Andrews F. M., Development of the embryosac of Jeffersonia diphylla. Bot. Gaz XX, 1895.
2. Benson M., Contributions to the embryology of the Amentiferae. Trans. Linn. Soc. III, 10, 1894.
3. Bernard Ch., Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. Journ. d. Bot. 6e sér. 1903.
4. Chodat R. et Bernard C., Embryologie du Cytinus hypocystis. Arch. d. Scienc. phys. et nat. XIII, 1902.
5. Conrad A. H., A contribution to the life history of Quercus. Bot. Gaz. XXIX, 1900.
6. Cook M. T., The embryogeny of som Cuban Nymphaeaceae. Bot. Gaz, XLII, 1906.
7. — Development of the embryo-sac and embryo of Castalia odorata and Nymphaea advena. Bull. Torr. bot. Club 29, 1902.
8. — Notes on the embryology of the Nymphaeaceae. Bot. Gaz, XLVIII, 1906.
9. Coulter J. M. and Chamberlain Ph., Morphology of Angiosperms. New York and London 1903.
10. Coulter J. M., Contribution to the life-history of Ranunculus. Bot. Gaz. XXV, 1898.
11. Ernst A. und Schmid E., Embryosackentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma. Ann. du jard. bot. Buit., 1913.
12. Gohlke K., Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreich. Stuttgart u. Berlin 1913.
13. Herms W. B., Contributions to the life-history of Asimina triloba. Ohio, Nat. VIII, 1907.
14. Himmelbaur W., Berberidaceen und ihre Stellung im System. Denkschr. d. mathem.-naturw. Klasse d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien 1913.
15. Hofmeister W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abhdlg. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. VI.
16. Holferty G. M., Ovule and embryo of Potamogeton natans. Bot. Gaz. XXXI, 1901.
17. Holmgren J., Zur Entwicklungsgeschichte von Butomus umbellatus. Svensk bot. Tidskr. Bd. 7, 1913.
18. Jacobsson-Stiasny E., Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceae. Sitzgsber. d. kais. Ak. d. Wiss. Wien 1914.
19. — Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen I. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken. Sitzgsber. d. k. Ak. d. Wissensch. 1916.
20. Juel H. O., Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von Cynomorium. Beihefte z. bot. Centralbl. XIII, 1903.
21. Jönsson B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Acta Univ. Lund. XVI, 1880.
22. Karsten G., Über die Entwicklung der weiblichen Blüten einiger Iuglandaceen. Flora 90. Bd. 1902.
23. Körnicke M., Studien an Embryosackmutterzellen. Sitzungsber. der niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde. Bonn 1901.
24. Lange L., Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaft innerhalb der Pflanzengruppe der Ranales. Diss. Königsberg 1913.
25. Lloyd F. E., Comparative embryology of the Rubiaceae. Mem. Torr. Bot. Club VIII, 1902.
26. Longo B., Osservazioni sulle Calycanthaceae. Ann. d. reale Istit. bot. di Roma 1902.
27. Malte M. O., Embryologiska och Cytologiska Undersökningar öfver Mercurialis annua L. Diss. Lund 1910.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

28. Maneval W. E., The development of Magnolia and Liriodendron including a discussion of the primitivness of the Magnoliaceae. Bot. Gaz. LVII, 1914.
29. Mann G., The embryosac of Myosurus minimus. Trans. Bot. Soc. Edin. V. XIX, 1891.
30. Mez C. u. Lange L., Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Ranales. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 12. Bd., 1914.
31. Mez C. und Gohlke K., Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 12. Bd., 1914.
32. Mirande M., Recherches sur le developpement des Cassythacées. Ann. Scienc. nat. 9e sér., II., 1905,
33. Mottier D. M., Contribution to the embryology of the Ranunculaceae. Bot. Gaz. 20., 1895.
34. Murbeck Sv., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 36, 1901.
35. — Über die Embryologie von Ruppia rostellata Koch. K. Sv. Vet.-Ak. Handl. Bd. 36., 1902.
36. — Über die Organisation, Biologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Neuradoideen. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Bd. 12., 1915.
37. Nitzschke J., Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphäaceen und Helobien. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 12. Bd., 1914.
38. Osawa J., Cytological and experimental Studies in Citrus. Journ. of the Coll. of Agr. 1912, IV.
39. — On the development of the Pollengrain and embryo-sac of Daphne with special reference to the sterility of Daphne odora. Journ. of the Coll. of Agr. 1913, IV.
40. Osterwalder A., Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. L. Flora 85, 1898.
41. Overton J. B., Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Bot. Gaz. XXXIII, 1902.
42. Pace L., The Gametophyte of Calopogon. Bot. Gaz. XLVIII, 1909.
43. Palm Bj., Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm 1915.
44. Péchoutre P., Contribution a l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. Scienc. Nat. Bot. LT. XVI., 1902.
45. Roncati F. X., La formazione dell' endosperme nell' Anona. Atti Ac. Sc. Nat. Catania 18, 1905.
46. Treub M., Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes. Ann. jard. bot. d. Buit. 27, 1911.
47. Rosenberg O., Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia und rotundifolia. K. Svensk. Vet. Ak. Handl. 43, 1909.
48. Samuelsson G., Über die Pollentwicklung von Anona und Aristolochia und ihre systematische Bedeutung. Svensk bot. Tidskr. 8, 1914.
49. Schacht H., Über Pflanzen-Befruchtung. Pringsheims Jahrbücher, I. 1858.
50. Seaton S., The development of the embryo-sac of Nymphaea advena. Bull. of the Torr. Bot. Club 35, 1908.
51. Shibata K., Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa. Biolog. Zentralbl. 22, 1902.
52. Shreve F., The development and anatomy of Sarracenia purpurea. Bot. Gaz. XLII, 1906.
53. Solms-Laubach H., Über den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceae und Hydnoraceae Bot. Zeit. 32, 1874.
54. — Die Entwicklung des Ovulums und des Samens bei Rafflesia und Brugmansia. Ann. jard. bot. Buit. 1897.
55. Soueges M. R., Recherches sur l'embryogenie des Renonculacées. Bull. Soc. bot. d. Fr. 57, 1910, 55*a*.—58, 1911.
56. Strasburger E., Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 37, 1902.
57. — Die Samenanlage von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen. Flora 95. Bd., 1905.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

58. Strasburger E., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histolog. Beiträge 1909.
59. — Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47, 1910.
60. Tschernogarow M., Mem. d. l. soc. d. nat. d. Kiew 1915.
61. Täckholm G., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von Lopezia coronata Andr. Svensk Bot. Tidskr. 8, 1914.
62. Velser J., Zur Entwicklungsgeschichte von Akebia quinata Dec. Diss. Bonn 1913.
63. Wettstein R. v., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien 1911.
64. Yasui Kono, Studies of Diospyros Kaki I. Bot. Gaz. LIV. 1915.
65. York H. H., The embryosac of Nelumbo. Ohio, Nat. IV 8, 1904.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

Aristolochia Clematitis.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Samenanlage. Stadium der Entwicklung des Int. int. Zeiss Obj. 4 + Zeiß Ocul. 6. Vergröß. ungef. 450.

» 2. Anlage des Int. ext. Vergröß. wie oben.

» 3. Junges Archespor. Zeiß Ölimm. + Ocul. 6. Vergröß. ungef. 950.

» 4. Vorkommen einer doppelten Tetrade. Zeiß Ölimm. + Ocul. 6. Vergröß. ungef. 950.

» 5. Heterotypische Teilung in Archespor. Zeiß Ölimm. + Ocul. 6. Vergröß. ungef. 950.

» 6. Andeutung eines zweizelligen Archespors. Zeiß Ölimm. + Zeiß Ocul. 6. Vergröß. ungef. 950.

» 7. Habitus der Samenanlage zur Zeit des Auftretens der Makrosporen. Zeiß Obj. 4 + Ocul. 6. Vergröß. ungef. 450.

» 8. Reifer Embryosack. Zeiß Ölimm. + Ocul. 6. Vergröß. ungef. 950.

» 9. Reifer Embryosack mit angrenzender zweikerniger Makrospore. Zeiß Ölimm. + Ocul 6. Vergröß. ungef. 950.

» 10. Ausbildung mehrerer Embryosäcke. Zeiß Ölimm. + Ocul. 6. Vergröß. ungef. 950.

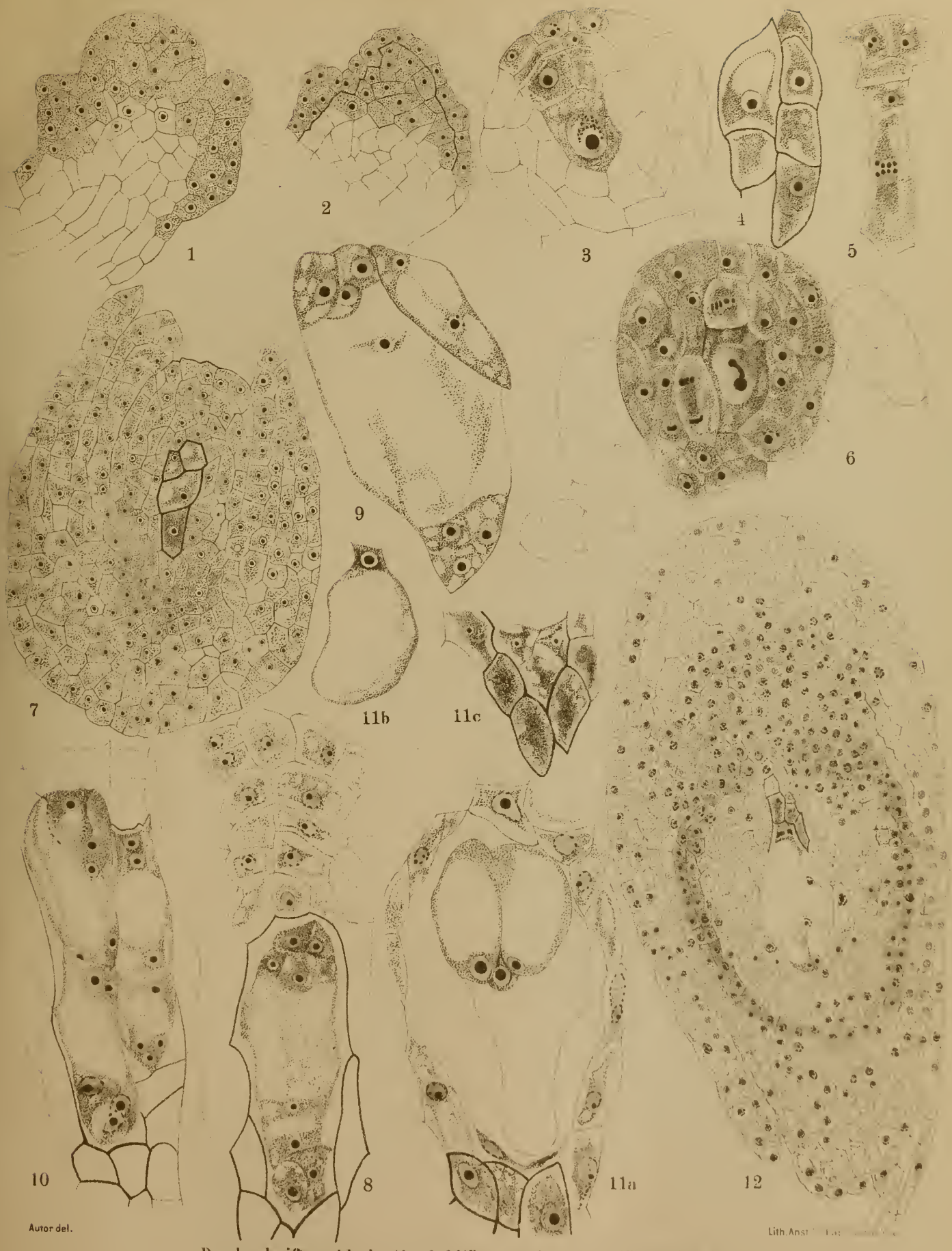
» 11a. Reifer Embryosack; maximale Größe der Synergiden. Zeiß Ölimm. + Ocul. 6. Vergröß. ungef. 950.

» 11b. Eizelle dieses Embryosackes. Vergröß. wie oben.

» 11c. Antipoden dieses Embryosackes. Vergröß. wie oben.

(Gezeichnet mit Anwendung von Zeiß Zeichenapparat.)

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Asarum europaeum.

Fig. 1. Stadium der Makrosporenbildung. Zeiß Olimm. + Zeiß Ocul. 6. Vergröß. 1000 (halbe Größe).

» 2a. Embryosack vor Verschmelzung der Polkerne; oben ist der Eikern, unten eine Antipode sichtbar. Zeiß Obj. 4 + Zeiß Ocul. 6.

» 2b. Die beiden andern Antipoden des reifen Embryosackes. Vergröß. wie in 2a.

» 3. Habitusbild der Samenanlage zur Zeit der Reife des Embryosackes. Zeiß Obj. 16 + Ocul. 12. Vergröß. beil. 300.

» 4. Embryosack nach Verschmelzung der Polkerne. Zeiß Obj. 4 + Ocul. 8.

» 5. Stadium der Endospermbildung; oben Reste der Synergiden, unten zwei mächtige Antipoden. Zeiß Obj. 4 + Zeiß Ocul. 6.

» 6. Späteres Stadium der Endospermbildung; oben Eizelle, unten eine Antipode in maximaler Größe. Zeiß Obj. 4 + Zeiß Ocul. 2.

(Fig. 1 gezeichnet mit Anwendung von Zeiß Zeichenapparat; die anderen Fig. frei.)

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Autor del.

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 95

Autor(en)/Author(s): Jacobsson-Stiasny Emma

Artikel/Article: Zur Embryologie der Aristolochiaceae (mit 2 Tafeln und 3 Textfiguren). 65-77