



# **Die Gametophyten von *Nipa fruticans* und *Actinophloeus Macarthurii* Becc. msc., sowie ein Versuch die Systematik der Angiospermen durch die haploide Generation zu ergänzen**

<https://hdl.handle.net/1874/295637>

H. qu. 92, 1925 42

DIE GAMETOPHYTEN VON NIPA FRUTICANS UND  
ACTINOPHLOEUS MACARTHURII BECC. MSC., SOWIE  
EIN VERSUCH DIE SYSTEMATIK DER ANGIOSPERMEN  
DURCH DIE HAPLOIDE GENERATION ZU ERGÄNZEN



A. RADERMACHER

u.

2

A. qu.  
192









A. S. 1072, 0/16

DIE GAMETOPHYTEN VON NIPA FRUTICANS UND  
ACTINOPHLOEUS MACARTHURII BECC. MSC., SOWIE  
EIN VERSUCH DIE SYSTEMATIK DER ANGIOSPERMEN  
DURCH DIE HAPLOIDE GENERATION ZU ERGÄNZEN

ACADEMISCH PRELIPSCHRIFT

TEIL VEREINIGUNG VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR  
IN DE WIS- EN NATUURKUNDE VAN DE RIJS-

DIE GAMETOPHYTEN VON NIPA FRUTICANS UND  
ACTINOPHLOEUS MACARTHURII BECC. MSC., SOWIE  
EIN VERSUCH DIE SYSTEMATIK DER ANGIOSPERMEN  
DURCH DIE HAPLOIDE GENERATION ZU ERGÄNZEN.

FACULTeit DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VER-  
DELFTEN OP MAANDAG 29 OCTOBER 1925 DES  
NAMIDDAGS TEN VIER UUR DOOR

ARNOLD RADERMACHER,  
GEBORN 22 APRIL



N. V. BOEKHANDEL EN DRUKKERIJ  
VERLAGEN E. J. HOUT - LEIDEN



*A. au. 1925, 1925*

**DIE GAMETOPHYTEN VON NIPA FRUTICANS UND  
ACTINOPHLOEUS MACARTHURII BECC. MSC., SOWIE  
EIN VERSUCH DIE SYSTEMATIK DER ANGIOSPERMEN  
DURCH DIE HAPLOIDE GENERATION ZU ERGÄNZEN**

---

**ACADEMISCH PROEFSCHRIFT**

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR  
IN DE WIS- EN NATUURKUNDE, AAN DE RIJKS-  
UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN  
RECTOR-MAGNIFICUS DR. J. PH. SUYLING, HOOG-  
LEERAAR IN DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERD-  
HEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER  
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE  
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VER-  
DEDIGEN OP MAANDAG 19 OCTOBER 1925, DES  
NAMIDDAGS TEN VIER UUR, DOOR

**ARNOLD RADERMACHER,**  
GEBOREN TE AKEN.



---

N.V. BOEKHANDEL EN DRUKKERIJ  
VOORHEEN E. J. BRILL, LEIDEN  
1925.



Hilft und Beistand leistend, welche ich durch Vermeidung überaus großer  
Pflegerie, dass ich mich in dieser Hinsicht nicht zu weit auslassen darf, und  
dass das, was ich hier zu sagen habe nicht nur eine große Freude für  
sich ist, im Allgemeinen es hängt sehr mit der Höhe der Bildung zusammen,  
schwerer ist der Bestandtheil der die ich hier, wie ich an dieser  
Stelle schon sagte, für alle, was ich zu einem weiteren der Bildung  
von großem Nutzen, eine Sache, deren ich mich mit großer Schwere  
Kritik nicht leicht ganz entledigen kann, denn was vernünftigerweise ich  
bekannt, dies ist nicht, was bei hohen ist, sondern es ist nicht  
und nicht zu helfen, und so sage ich an dieser Stelle alles, was die  
zur Schaffung haben.

Demnach sehr dankbar ich bin, Königlich Professor Wissenschaften für  
Ihre gütlichen Vorlesungen über Pflanzengeschichte, die mir einen neuen  
Blickpunkt eröffneten.

Für Ihren Unterricht über Professor Nitzsche's naturliche  
der Morphologie des Thierreichs, sehr verdienstvoll Professor Jürgens,  
war und wird die Stunden die ich Ihnen habe, die sorgfältig die Arbeit, die  
Interesse der Pflanzengeschichte der Aufnahmestunde hinsichtlich der Bildung  
schon sehr viel, und die weitere hohen Qualitäten eines Lehrers  
habe ich den Vorzug, bei Ihnen zu haben, können es nicht sein. Vor  
allem aber kann ich mich nicht so sehr über die Pflanzengeschichte  
verlassen, die von Ihnen ist.

**LISSY RADERMACHER ZUGEEIGNET.**

wird mir in Bezug auf meine Lehrtätigkeit sehr dankbar sein. Für  
dieser meine Stelle ich bin.

Ich bin sehr dankbar, dass Sie, ein so großes Wissen in der Pflanzengeschichte  
haben. Herr Professor Nitzsche, dankt Ihnen sehr, dass Sie sich  
so sehr bemühen, vermacht ich nicht, dass Sie für mich die besten  
sündigen Unterricht. — Ich bin sehr dankbar, dass Sie für mich  
sind, ich bin sehr dankbar, dass Sie für mich die besten  
sündigen Unterricht.

Denn Herr Professor Nitzsche, dankt Ihnen sehr, dass Sie sich  
so sehr bemühen, vermacht ich nicht, dass Sie für mich die besten  
sündigen Unterricht. — Ich bin sehr dankbar, dass Sie für mich  
sind, ich bin sehr dankbar, dass Sie für mich die besten  
sündigen Unterricht.

mir Ihre Vorlesungen in der Pflanzengeographie mit all ihren interessanten Einzelheiten ein neues Feld der Betrachtung, wofür ich Ihnen an dieser Stelle danke.

Und nun zu Ihnen hochgeschätzter Lehrer und Promotor! Was ich Ihnen alles verdanke vom ersten Tage an, dass ich Sie, geehrter Herr Professor WENT, zu kennen die Ehre habe, lässt sich gar nicht in diesen Zeilen wiedergeben. Durch Ihre Vorlesungen und durch Ihre Übungen erhielt für mich die Botanik ein ganz anderes Aussehen. Dadurch ist der Kreis meines Wissens breiter geworden. Durch Ihre Leitung gelangte ich tiefer in das Verständnis der Wissenschaft, die mich von frühester Jugend ständig begeistert hat. — Mit Rat und Tat haben Sie mir weiter beim Zustandekommen der nachstehenden Arbeit zur Seite gestanden. Welchen Vorteil und Nutzen habe ich als Ihr Schüler aus den Unterhaltungen, die ich den Vorzug hatte mit Ihnen im Laboratorium sowohl als auch in Ihrem Hause zu pflegen, ziehen können. Doch nicht nur als Lehrer habe ich Ihnen am heutigen Tage zu danken, den ich mit Ihrem zuvorkommenden Beistande erreicht habe, sondern auch als Mensch. Für alle Anliegen, womit ich zu Ihnen gekommen bin, haben Sie immer und stets ein williges Ohr gehabt. Ihr Haus wird mir immer als freundliche Gaststätte in Erinnerung bleiben und für meine Aufnahme in den Kreis Ihrer Familie spreche ich Ihnen hiermit meinen Dank aus. Aber da meine Worte nur schwach sind, so schliesse ich mit einem aufrichtigen Dank für alles, was ich bei Ihnen lernen und erfahren durfte.

Last not least Ihnen meine Herrn Dr. HIRSCH und Dr. KONINGSBERGER für guten Rat und durchdachte Vorschläge, für den Empfang des Fremden in Ihren Häusern, für alles das danke ich Ihnen und Ihren Frauen an dem Tage, der ein Markstein auf meinem Lebenswege ist.

## I N H A L T.

---

	Seite
Einleitung . . . . .	IX
a. Geschichte . . . . .	1
b. Material . . . . .	2
c. Methode . . . . .	3
I. a. Der Gametophyt der Palmen . . . . .	5
b. Der Gametophyt von <i>Nipa fruticans</i> . . . . .	6
c. Der Gametophyt von <i>Actinophloeus Macarthurii</i> Becc. Msc. . . . .	9
II. Beschreibung von <i>Actinophloeus Macarthurii</i> Becc. Msc. . . . .	10
III. a. Bisherige Anwendung der Gametophyten beim Bestimmen der Pflanzen . . . . .	13
b. Begründung und Aufstellung eines Gametophytensystems . . . . .	22
c. Übersicht der Pflanzenfamilien mit diesem System; Folgerungen, die sich daraus ergeben . . . . .	33
Schluss.	
a. Zusammenfassung . . . . .	46
b. Literaturangaben . . . . .	48
c. Erklärung der Figuren . . . . .	53



## EINLEITUNG.

### *a. Geschichte.*

„Lorsque le regretté Directeur de l'Agriculture des Indes Néerlandaises, le feu M. TREUB, quitta Java en 1909, il avait l'intention, maintenant, qu'il en aurait le loisir, de s'occuper d'investigations embryologiques. Dans ce but il avait fait pendant les dernières années de son séjour à Java une grande collection de fleurs et de fruits dans différents stades de développement. Malheureusement, il n'a pu commencer ces investigations, une mort prématurée l'ayant arraché à la science, qui espérait encore tant de beaux travaux de ses mains". (75d) Damit wurde ein arbeitsreiches Leben voll von Plänen für die Zukunft abgebrochen. Von dem gesamten Material hat TREUB nämlich nur *Garcinia* bearbeiten können und zwar unter dem Titel: „Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes, nouvelle série de recherches". (70)

Der Rest der Sammlung verblieb der Witwe TREUBS. Diese nun bot die von ihrem Gatten hinterlassene Collection Herrn Professor WENT von der Utrechter Universität an, unter der Bedingung, das Material selbst, oder durch andere, die er damit betrauen wollte, untersuchen zu lassen. Wie ständig und überall, wo Hilfsbereitschaft nötig, ging Herr Professor WENT natürlich auf diesen Vorschlag ein. Dadurch wurde diese grosse und schöne Sammlung nicht nur vor dem Untergange bewahrt, sondern sie

wurde und ist noch immer der Gegenstand lebhafter Untersuchungen, wie sich aus den bisher erschienenen Arbeiten ergibt. Diese sind und werden unter dem Titel: „Reliquae Treubianiae“ veröffentlicht, „comme un dernier hommage au savant à qui la science des pays tropicaux doit tant“. So erhielt dann auch der Verfasser dieser Arbeit von seinem verehrten Lehrer, Herrn Professor WENT, den Auftrag aus der Sammlung TREUB zwei Palmen, die einzigen, die dieser gesammelt hatte, embryologisch zu untersuchen.

### *b. Material.*

Diese Palmenarten waren: *Nipa fruticans* und *Actinophloeus Macarthurii* Becc. Msc.. Von der zuerst genannten Palme ergab sich, dass reichlich Material und dieses auch in den verschiedensten Stadien fixiert worden war. *Actinophloeus* dagegen deckte nach einer gründlichen Untersuchung einen Irrtum TREUBS auf. Aus einer seiner Notizen, welche sich in einer der Flaschen fand, ergab sich, dass diese Blütenknospen, geöffnete Blüten und ziemlich alte Früchte enthalten musste. Zwar zeigten sich Knospen, Blüten und „Früchte“ genau so wie in den übrigen Gefäßen, aber hier wie dort waren alle Blumen Scheinzwitter und was TREUB als Frucht betrachtet hatte, stellte sich als weibliche Blüte heraus. Da er nun bei seinen Untersuchungen die Absicht gehabt hatte, das Hauptgewicht auf die Embryosackentwicklung zu legen, so hatte er von den sogenannten Früchten zunächst nicht viel und dann ferner auch nur ein Entwicklungsstadium konserviert.

Infolgedessen konnte an dem vorhandenen Material von *Actinophloeus* keine Embryosackstudien gemacht werden. Doch dank der liebenswürdigen Zuvorkommenheit von Herrn Dr. LAM, Buitenzorg, wurde es mir möglich, auch über *Actinophloeus* nicht nur Embryosackstudien zu machen, sondern es wurde mir auch die Gelegenheit geboten, diese Palme zu beschreiben. Deswegen möchte ich nicht verfehlen, ihm an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen und zwar nicht nur für die Reichlichkeit des Materials sondern auch für die sorgfältige Art der Sammlung und Fixierung.

*c. Methode.*

Das von TREUB stammende Material von *Nipa frut.* war zur einen Hälfte in Carnoy zur andern in Juel fixiert worden, dasjenige von *Actinophloeus Macarthurii* Becc. Msc. zu ungefähr gleichen Teilen in Carnoy und Alcohol.

Herr Dr. LAM hatte die von mir erbetenen Blüten dieser letzteren Palme teils in Flemming, teils in Carnoy fixiert.

Bekanntlich sind die weiblichen Blüten von *Nipa* nackt. Der Fruchtknoten ist einfächerig und enthält fast immer nur eine einzige Samenanlage. Sind zwei Samenanlagen vorhanden, so ist die eine stets rudimentär. Drei Samenanlagen habe ich bei dieser Untersuchung nur sehr selten gesehen, obwohl sie sich über vierhundert weibliche Blumen erstreckte. Die in Frage kommende Samenanlage ist am Grunde des Fruchtknotens befestigt. Da dieser nun schon in sehr jugendlichem Stadium unterhalb der Narbe zu verholzen beginnt, so schnitt ich, um ein besseres Eindringen der verschiedenen Alcohole, des Xylols und Paraffins zu ermöglichen, die obere Partie weg.

Dasselbe geschah mit der weiblichen Blüte von *Actinophloeus*. Diese aber konnten nun im Gegensatz zu *Nipa* nicht sofort in Alcohol gebracht werden, da sie sich dann beim Schneiden auf dem Mikrotom als viel zu hart erwies.

Deswegen wurden die Stücke, welche die Samenanlage enthielten, zunächst in arsenfreie Fluorwasserstoffsäure (40 % E. MERCK, Darmstadt) gebracht. Zu diesem Zwecke wurden eine entsprechende Anzahl Reagenzgläser mit einer Paraffinschicht ausgekleidet. Hier blieben die Blüten zwei Tage aufbewahrt. Dann wurde die Flüssigkeit erneuert, und in dieser frischen Fluorwasserstoffsäure verweilten sie wieder zweimal vierundzwanzig Stunden. Hinzu zu fügen ist noch, dass die Reagenzgläser mit ihrem Inhalt von Zeit zu Zeit kräftig geschüttelt wurden. Nach Verlauf von vier Tagen wurden die Blumenstücke herausgenommen und unter die Wasserleitung gebracht. Dort wurden sie etwa drei bis vier Stunden ausgewaschen. Hierauf wurden sie nacheinander in Alcohol 30 %, 50 % und 70 % übergeführt. In jedem dieser Alcohole blieb das Material etwa zwölf Stunden.

Da Nipa auch in Alcohol 70% aufbewahrt worden war, setzte von hier an eine gleiche Behandlung beider Palmenblüten ein. Sie wurden dann weiter in Alcohol 80% gebracht und blieben hier vierundzwanzig Stunden. Von dort wurden sie in Alcohol 96% geleitet, worin sie ebensolange aufbewahrt blieben. Durch Alcohol abs., über eine Mischung von Alcohol abs. und Xylol — diese zu gleichen Teilen — kamen sie schliesslich in reines Xylol. Jede dieser Etappen dauerte immer vierundzwanzig Stunden, da sich durch Vorproben herausgestellt hatte, dass kürzere Zeiten die harten Blüten nicht genügend durchtränkten. In Xylol-Paraffin waren sie achtundvierzig Stunden und in dem reinen Paraffin wenigstens ebenso lange.

Alle Schnitte, die 10  $\mu$  dick waren, wurden mit einem REINHOLD und GILTAY Mikrotom (von P. J. KIPP, J. W. GILTAY, opvolger, Delft, Holland) hergestellt.

Die weitere Methode ist aus der Arbeit von RUYSS (50) ersichtlich. Zu bemerken ist jedoch, dass ich zur Färbung nur Haematoxylin nach Heidenhain und eine solche Lösung nach Delafield (Dr. G. GRUEBLER & Co. Leipzig) benutzte. Da sich jedoch beide als gleichwertig herausstellten, — vielleicht ist die Differenzierungszeit bei letzterem etwas kürzer, — so habe ich schliesslich und in der Hauptsache Haematoxylin nach Heidenhain verwandt. Weiter muss ich darauf hinweisen, dass Nelkenöl zwecks Überbringung der Präparate aus Alcohol 96% in Canadabalsam nie verwendet wurde, sondern die Objektgläser wanderten aus Alcohol 96% in Alc. abs., von dort in die oben schon erwähnte Mischung von Alc. abs. Xylol, um schliesslich in Xylol zu kommen. Hier blieben sie wenigstens zwanzig Minuten. Darauf wurden sie in Canadabalsam eingeschlossen.

Die so hergestellten Präparate wurden dann auf eine leicht angewärmte Kupferplatte, die an einem Stativ befestigt war, gelegt. Die Erwärmung geschah mittels einer kleinen Gasflamme. Damit keine Wärme verloren ging, reichten von der rechteckigen Kupferplatte bis zum Tische, worauf diese Einrichtung stand, allseitig Asbestplatten. Dort trockneten die Präparate mindestens acht Tage. Dann wurden sie untersucht.

Die Zeichnungen wurden durch den Zeichenapparat nach Abbé

von CARL ZEISS, Jena, aufgenommen, teils mit homogener Oelimmersion Apert. 130 von ZEISS mit Compensationsokular N<sup>o</sup>. 12. Die Ausführung der Zeichnungen geschah unter meiner Leitung von dem Institutszeichner, Herrn A. DE BOUTER, dem ich an dieser Stelle für seine Bemühungen meinen Dank ausspreche.

## I.

### a. Der Gametophyt der Palmen.

Zu Ende der siebziger Jahre des verflossenen Jahrhunderts finden sich die ersten der wenigen Studien über den Gametophyten der Palmen. ELFVING berichtet (18) bei der Beschreibung der Pollenkörner von *Ptychosperma Kuhlii*, dass diese zwei Kerne ohne Kernkörperchen besitzen.

Etwa fünfundzwanzig Jahre später beschreibt LÖTSCHER (36) die Antipodenverhältnisse von *Loxococcus rupicola*, *Pinanga moluccana* und *P. patella*. Diese sind bei den drei genannten Palmen einander gleich. „Bei *P. moluccana* liegen die drei Antipoden mit nicht grade festen Membranen und mittelstarken Kernen dem Eiapparat gegenüber in einer ziemlich seichten Ausbuchtung des Embryosacks“. Bei *L. rupicola* sitzen dagegen die drei Antipoden auf einen Vorsprung, das ist der einzige Unterschied. Jede Antipode enthält nach LÖTSCHER zwei bis drei Kerne.

BAUCH (4) behandelt dann 1911 eine ganze Reihe von Palmengametophyten. Bei *Phoenix* beobachtet er einen zweikernigen Embryosack, an dessen Spitze noch drei vollständig degenerierte Zellen liegen, die Reste früherer Tetradenzellen. *Licuala* hat einen achtkernigen Embryosack, der von zwei Integumenten umgeben ist. Diese sind manchmal so dicht miteinander verwachsen, dass sie kaum mehr noch auseinander zu halten sind. Der Embryosack von *Sabal* erweitert sich gegen die Chalaza und erhält somit eine hantelförmige Gestalt mit verschiedenartigen Enden. In dem vordern Teil bildet sich das Endosperm, die hintere Partie bleibt jedoch als Höhlung bestehen, *Zalacca* löst das Nucellusgewebe bis auf die äusserste Schicht auf. Dadurch wird erreicht, dass bei der spätern, mächtigen Vergrößerung des Embryosackes der Eiapparat an der Mikropyle liegen bleibt.

An dem Scheitel des jungen Embryosacks von *Dypsis* zeigen sich oft noch die Reste der Tetradenzellen. Sie sind verschleimt und verkümmert. Der vollständig entwickelte Embryosack ist achtkernig, gleich wie er das auch bei *Calyptrocalyx* ist. BAUCH sieht bei *Heterospatha* die Embryosackmutterzelle. *Nephrosperma* und *Verschaffeltia* lassen beide Antipoden erkennen, die lange erhalten bleiben und auf einem in den Embryosack hineinragenden Vorsprung von Nucellargewebe sitzen. *Ptychococcus* weist in einer zweikernigen Embryosackzelle der Mikropyle zu noch zwei kleine, stark färbbare Zellen auf. Drei derartige Zellen zeigen sich dann auch bei *Areca*. Es sind die restierenden Tetradenzellen. Im Embryosack selbst findet BAUCH hier nur einen oder zwei Kerne.

PALM (43) berichtet, dass bei den Pollenkörnern von *Areca* die Tetradenteilung gleichzeitig statt hat. Die Embryosackmutterzelle wird nach BAUCH bei *Cocos* in der ersten oder zweiten Zellreihe des Nucellus angelegt. Es können auch zwei Embryosackmutterzellen dort entstehen, doch kommt dann nur eine zur Entwicklung, die andere degeneriert. Auch bei *Cocos* treten im Embryosack die Reste der Tetradenzellen auf, die zur Mikropyle hin gelegen sind. Hieraus ergibt sich, dass die der Chalaza benachbarte Zelle zur primären Embryosackzelle wird.

SÖDERBERG (60) sieht die simultane Tetradenteilung bei der Bildung der Pollen von *Chamaedorea corallina*. SÜSSENGUTH (63) zählt bei der haploiden Generation von *Ch. glaucophylla* 13 Chromosomen, und JÖNSSON beschreibt 1879 die Tetrade von *Ch. latifolia*.

Soweit reichen die bisherigen Daten über die Palmengametophyten. Aus dem Ganzen ist ersichtlich, dass bis jetzt noch nie die Bildung und Entwicklung der haploiden Generation eines Vertreters dieser Familie systematisch verfolgt worden ist. Dies hat natürlich seine Gründe, die einmal in der Besorgung des notwendigen und entsprechend konservierten Materials liegen und zum andern in der Beschaffenheit der Palmenblüte selbst zu suchen sind.

#### b. Der Gametophyt von *Nipa fruticans*.

Die Entwicklung des Embryosacks.

In der dritten Reihe des Nucellus entsteht die Archespor-

zelle. (fig. 1). Ob sie Deckzellen bildet und wieviele hat sich nicht feststellen lassen. Die später sich zeigende Embryosackmutterzelle liegt auf jeden Fall viel tiefer im Nucellusgewebe (fig. 2). Ausserdem unterscheiden sich beide Zellen durch ihre Tinktion. Jene ist dunkel granuliert, diese dagegen viel heller. Jene besitzt einen kleinen Kern, diese hingegen einen sehr grossen. In jenem sind keine Kernkörperchen wahrzunehmen, dieser aber weist verschiedene auf. Die Embryosackmutterzelle zeichnet sich von allen andern ihrer Umgebung durch ihre Grösse, Farbe und Granulation des Plasmas aus. Auffallend gross ist der Kern, der fast immer mit zwei Nucleoli versehen ist. Ausserdem erscheint die Embryosackmutterzelle von den sie umgebenden Zellen getrennt, was auf Contraction während des Fixierens zurückzuführen ist. Die die Mutterzelle umschliessenden Zellen fallen ebenfalls durch die Grösse ihrer Kerne auf, doch reicht ihr Umfang bei weitem nicht an denjenigen der Embryosackmutterzelle, obwohl diese Kerne diejenigen der weiter abliegenden Zellen wesentlich an Grösse übertreffen.

Schon sehr früh haben sich die beiden Integumente geformt, die sehr dick sind. Sie bestehen aus drei Zellreihen (fig. 1). Derjenige Teil des äussern Integumentes, welcher der Raphe zugekehrt ist, hat vier Zellreihen. Das äussere Integument deckt das innere nicht. Die aus dem Grunde der drei verwachsenen Fruchtblätter aufsteigende Samenanlage ist anatrop. Hier und da kommt es vor, dass bis zu drei Samenanlagen angetroffen werden. Davon verkümmern stets zwei. Die Samenanlage verholzt sehr früh und stark ebenso wie die sie umgebenden Fruchtblätter.

Bald teilt sich die Embryosackmutterzelle in zwei Tochterzellen, die von einander durch einen lichten Raum, der in der Mitte etwas breiter ist als an den Enden, geschieden sind (fig. 3). Grösse, Farbe und Granulation des Protoplasmas sind dieselben wie bei der Mutterzelle. Die zur Chalaza hin gelegene Zelle ist bedeutend grösser. Die Kerne beider Zellen besitzen einen grössern und mehrere kleinere Nucleoli.

Eine Teilung in vier Zellen ist während der ganzen Untersuchung, die sich auf mehrere hundert Embryosäcke erstreckte, nicht gefunden worden, woraus wohl geschlossen werden darf,

dass aus einer der beiden eben erwähnten Zellen und zwar wahrscheinlich aus der zur Chalaza hin gelegenen sich der entgültige Embryosack bildet.

Die oben genannte Teilung, welche die heterotypische ist, wird schnell von der homöotypischen gefolgt. Sie findet dann im Embryosack statt. Die beiden so entstandenen Kerne wandern zur Mikropyle- respective zur Chalazaseite (fig. 4a, b). Es entsteht eine grosse Vakuole. Reichlich Plasma liegt an den Wänden des jungen Embryosackes. Die Plasmahäufungen sind am stärksten in der Umgebung der beiden Kerne.

Der Kern an der Mikropyle teilt sich zweimal nacheinander, so dass sich hier alsbald vier Kerne befinden; es sind dies zwei Synergiden, ein Ei- und ein Polkern (fig. 5a, b, c). Während dieses ganzen Vorganges bleibt der Antipodenkern scheinbar in ungestörter Ruhe. Erst wenn der Polkern der Mikropyleseite zu wandern beginnt, dann setzt sich auch der Antipodenkern in Bewegung, und er wird somit von diesem Zeitpunkte ab zum zweiten Polkern. Beide Kerne wandern aufeinander zu und zwar der Polkern der Mikropyleseite schneller als der ehemalige Antipodenkern. So kommt es, dass beide Kerne sich in der Gegend der Chalazaseite begegnen. Hier nun legen die zwei Polkerne sich nebeneinander (fig. 6), um sich zum sekundären Embryosackkern zu vereinigen. In diesem Stadium hat der Embryosack zwei Synergidenkerne, einen Eikern und zwei zum sekundären Embryosack verschmolzene Polkerne (fig. 7). So ergibt sich aus der ganzen Entwicklung, dass der Embryosack von *Nipa fruticans* als fünfkerniger Embryosack anzusehen ist.

Die Entwicklung des Pollens.

Die Pollenmutterzelle hebt sich durch dieselben Eigenschaften von den sie umgebenden Tapetenzellen ab, wie die Embryosackmutterzelle von den Nucelluszellen. Dominiert bei dieser die Länge über die Breite, so zeigt die Pollenmutterzelle kaum einen Unterschied beider Ausmasse. Nach der Teilung der Pollenmutterzelle entsteht eine Dyade, die wieder in eine Tetrade zerfällt. Jedoch kommt es auch verhältnismässig häufig vor, dass sich von der Dyade nur eine der Zellen weiter teilt und es entstehen so drei Zellen an Stelle von vier. Wie bei den meisten

Monokotylen, so wird auch hier gleich nach der heterotypischen Teilung eine Zellwand zwischen den beiden Tochterkernen gebildet. Die hierauf entstehende Tetrade formt dann sofort auch wieder sukzessive ihre Zellwände. Die Tetradenkerne fallen durch ihre Grösse auf. Diese sind mit einem Nucleolus versehen, und wenn sie älter werden, so scheinen sie mit einem lichten Hof umgeben. Ferner liegen alle Tetraden in einer Reihe (fig. 8). Sie sind zuerst fest miteinander verbunden. Dieses feste Gefüge lockert sich allmählich, und aus den einzelnen Zellen entstehen die Pollenkörner, welche mit Stacheln versehen sind.

Bei der Zählung der Chromosomen finden sich *a c h t* (fig. 9).

*c. Der Gametophyt von Actinophloeus Macarthurii Becc. Msc.*

Die hier in Frage kommende Embryosackmutterzelle (fig. 10) ist sehr lang gestreckt und tief in dem Nucellus eingelagert. An der der Mikropyle zugewandten Seite liegt ein mächtiger Kern. Die Embryosackmutterzelle ist vollständig von dem sie umgebenden Nucellusgewebe, welches deutliche Spuren von Auflösung erkennen lässt, getrennt. Diese Erscheinung tritt bei der Tetradenteilung noch viel stärker hervor (fig. 11). Ihre Kerne gehören nicht wie gewöhnlich einer Ebene an, sondern sind durch frühzeitiges Auftreten von Einschrumpfungen und Ausbuchtungen der jungen Samenanlage (fig. 12) verschoben. Der ausgebildete Embryosack (fig. 13*a—e*) selbst besitzt zwei Synergidenkerne, einen Eikern, drei Antipodenkerne und einen sekundären Embryosackkern, der aus zwei verschmolzenen Polkernern besteht. Die Antipoden können frühzeitig verschwinden oder gar völlig fehlen. In dem letzteren Falle lässt sich auch kein sekundärer Embryosackkern nachweisen, sondern man findet dann immer nur vier Kerne an der Mikropyleseite. Dieser Zustand der vierkernigen Mikropyleseite ist dauernd und daher dann auch in den ältesten Embryosäcken zu finden. Der sekundäre Embryosackkern zeichnet sich dadurch aus, dass er bei der Färbung ganz tief dunkel wird, so dass selbst stundenlanges Differenzieren meistens kaum genügt, um die beiden Polkerne erkennen zu lassen (13*c*).

Aus dem sekundären Embryosackkern entwickelt sich in einem

protoplasmareichen Wandbelag die Endospermkerne, die sich durch ihre auffallende Grösse sehr gut und schnell von ihrer Umgebung abheben.

Zwei Integumente (fig. 10), von denen das äussere das innere nicht umschliesst sind schon in sehr jungen Stadien an zu treffen. Dieses zeichnet sich durch seine Mächtigkeit aus. Eine Grenze zwischen den beiden Integumenten ist auf dem Längsschnitte fast nicht zu erkennen, wohl dagegen auf Querschnitten (fig 12). Es zeigt sich dann, dass in ältern Stadien das äussere Integument dicker ist, und dass es weiterhin das innere Integument umwachsen hat. Dieses ist durch seine länglichen Zellen von der äusseren Schutzhülle sehr gut zu unterscheiden. Beide Integumente haben eine gemeinsame Eigenschaft, nämlich die, dass sie in noch verhältnismässig jugendlichem Stadium stark verholzen.

## II.

### *Beschreibung von Actinophloeus Macarthurii Becc. Msc.*

Wie im allgemeinen so kommen auch bei der hier zu besprechenden Palme die Blüten in grossen Blütenständen vor. Sie bilden eine zusammengesetzte Ähre, und die Blumen stehen daran in dreiblütigen Monochasien. Diese Knäuel setzen sich aus zwei männlichen Scheinzwittern und einer weiblichen Blume zusammen (fig. 19). Zur Ährenspitze hin wird die weibliche Blüte zurückgebildet, und die Wickel wird dadurch zweiblütig. Die Spitze selbst wird dann nur noch von einer einzigen männlichen Blüte gebildet.

Die dreiblütigen Monochasien entstehen in folgender Weise. Zunächst entwickelt sich ein männlicher Scheinzwitter. (fig. 14). Rechts oder links von diesem bildet sich ein zweiter. Erst verhältnismässig spät erscheint dann zwischen diesen beiden die weibliche Blüte (fig. 15). Sie ist so zu sagen zwischen den beiden ersten eingekeilt (fig. 19). Alle drei Blüten besitzen jede absonderlich eine Braktee. Die beiden, welche zu den männlichen Blüten gehören, verkümmern. Die mittlere dagegen entwickelt sich schwach und bleibt auch noch nach dem Abfallen der Frucht erhalten.

Die diklinen Blüten sind dimorph, wie aus dem Habitusbild

sowohl, als auch aus dem Diagramm der männlichen und weiblichen Blüte hervorgeht. Das männliche Diagramm (fig. 17) zeigt drei Kelchblätter, die in einer rechts oder links drehenden Spirale stehen. Ferner finden sich drei Kronblätter, die in der Knospelage klappig sind. Die Staubfäden, von denen mehr als zwanzig vorhanden sind, stehen scheinbar unregelmässig auf dem Blütenboden verstreut. In der Knospe sind die Antheren der Länge nach am Konnektiv befestigt, später aber sind sie nur noch mit der Spitze des Trägers in Verbindung, an welcher Stelle sie dann beweglich sind. Der Blütenstaub ist pulverig, und der Pollen ist mit einer stacheligen Exine versehen. Der Fruchtknoten ist oberständig und besteht aus drei Fruchtblättern, die durch Nähte eng miteinander verwachsen sind. Die ganze Anlage verholzt frühzeitig, was bei Palmen eine allgemeine Erscheinung ist.

Bei den weiblichen Blüten (fig. 16) bilden die drei Kelchblätter eine rechts drehende Spirale im Gegensatz zu den drei Kronblättern, die dann eine links drehende formen, wobei zu bedenken ist, dass umgekehrte Verhältnisse in gleicher Anzahl anzutreffen sind. Die drei Fruchtblätter sind so innig miteinander verwachsen und zwar schon im jüngsten Stadium, dass sich eine Abgrenzung der einzelnen nicht mehr feststellen lässt. Das Ganze verholzt dann auch sehr früh und zwar hauptsächlich unterhalb der drei dicht behaarten und zungenförmigen Narben. An dieser Stelle hängt im Innern eine anatrophe Samenanlage (fig. 18). Sie charakterisiert sich durch starke Ein- und Ausbuchtungen, wie es schon im vorigen Abschnitt angegeben und erläutert worden ist. Diese Tatsache nun kann unter Umständen drei Samenanlagen vortäuschen. Querschnitte (fig. 12) jedoch lassen immer nur eine einzelne erkennen. Von diesen Faltungen findet man bei Längsschnitten ständig Reste im Embryosack. Es sieht manchmal so aus, als ob die Kerne der haploiden Generation — und zwar ist das bei Palmen scheinbar ein allgemeiner Befund — auf Vorsprüngen oder in Einhöhungen gelegen seien. Diese Erscheinung ist von manchen Forschern, wie z. B. BAUCH (4) als Wucherung im Embryosack beschrieben worden. Auf Querschnitten sieht man jedoch nie etwas Derartiges. Die Samenanlage verwächst auch seitlich, wobei die Mikropyle

sich entsprechend verschiebt, wie ältere Stadien deutlich erkennen lassen (fig. 18).

Die Kelchblätter sowohl die der männlichen als der weiblichen Blüte sind klein und dick, die Kronblätter der männlichen Blume dagegen schlank und zähe. Bei der weiblichen Blüte aber sind sie im Verhältnis zu den Kelchblättern gross und fest.

*Actinophloeus Macarthurii* Becc. ist ein Manuscriptnamen, den diese Palme vor etwa fünfzehn Jahren auf Anweisung von Beccari erhielt. Bis dahin hat sie *Ptychosperma Macarthurii* Wendl. geheissen, unter welcher Bezeichnung sie in den Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg 1885 Bd. II p. 90 zu finden ist. Beschrieben worden ist sie bis heute noch nicht, obwohl sie in verschiedenen reich blühenden Exemplaren im Garten von Buitenzorg vorkommt (fig. 19). Aus dem Briefwechsel, den der Verfasser dieser Arbeit mit Herrn Dr. LAM vom Herbarium und Museum zu Buitenzorg über diesen Gegenstand führte, soll noch folgende Beschreibung von *Actinophloeus* Mac. Becc. hinzugefügt werden.

Palma gracilis, rare monocaulis, plerumque caespitosa; caules 1—20, glabrae, laeves, griseae vel viridi-griseae, 7—8 M. altae, usque ad 8 cM. diametro, internodia caulis basi circiter 12—16 cM. longa, apice brevissima; folia alterna, 7 vel 8 eodem tempore adsunt, longe vaginantes, vagina 30—60 cM. longa, caulis apicem includens, extus striata, viridis, intus laevis, pallida, apice, petioli pede propinquo, 2 productis deltoideis, usque ad 9 cM. longis suffulta; petioli 16—32 cM. longi, solidi, subtus convexi, supra concavi, folii lamina 130—230 cM. longi, 60—110 cM. lata, aequaliter pinnisecta, segmentis utrinque 21—24 haud oppositis, folii apice confluentibus, basi longitudinaliter deorsum plicatis, supra carinatis, 40—80 cM. longis,  $5\frac{1}{2}$ — $9\frac{1}{2}$  latis, basi cuneatis, marginibus integris parallelis, apice oblique (folii apice perpendiculariter) eroso-dentatis.

Spadix infrafrondalis, novella ex folii axilla orta, eo tempore in folii vagina inclusa, pallide flava, deplanata, spathis 2, exteriore apice bidentata, utrinque V-formi, superficie interiore fissa, interiore gladiiforme, utraeque cum folio deciduae; spadices usque ad 6 infra frondes pendentis, minore ex axilla superiore defoliata, aliae ex axillis inferioribus, valde ramosae, basi nonnullis bracteis late vel anguste deltoideis, usque ad 50—80 cM.

longae, 80—100 cM. latae, spicae pendentes, virides; flores 3 in spicae axe glomerulati, 2 laterales masculini primo orti, centralis 1 femineus demum eo tempore ortus, quo flores masculini iam deciderunt, interdum flos femineus abortivus.

Flores masculini flavo-virides, calyce segmentis imbricatis 3.0.25 cM. longo, corolla flavo-viridis, segmentis valvatis, 0.5 cM. exsertis; 0.3 cM. longis, apice deltoideis; stamina  $\infty$  (in flore 26 vidi), introrsa, petalorum basi inserta, alba, filamentis filiformibus 0.3 cM. longis, antheris longe oblongis, albis, dorsifixis, thecis 2 longitudinaliter fassis; ovarii rudimentum sterile, glabrum, album, ovoideum, cavitate centrale lobata, in stylum album, filiformem, 0.6 cM. longum contractum.

Flores feminei (alabasrum tantum vidi) flavo-virides, 0.3 longi, breviter obpyriformes, calycis segmentis 3 imbricatis, corollaeque segmentis 3 imbricatis, omnia glabra; staminum rudimenta nulla; ovarium album, glabrum, ovoideum, apice stylo crasso conoideo viridiusculo ornatum, 1-loculatum; ovulum 1, parietale.

Fructus (fig. 21) a primo virides, dein flavi, denique carminorubri, ellipsoidei, apice styli rudimento crasso solido ornati, fructu deciduo calyce persistente, denique rubro-flavo; semen unicum sulcatum, in mesocarpio succi pleno sapore leviter acido inclusum; albumen aequabile, album.

V. H. 45; XII. A. 47; XII. C. 3; XII. E. 60: Patria ignota.

V. K. 2; X. D. 83: Nova Guinea: Sekar (leg. WARBURG n<sup>o</sup>. 2507).

### III.

#### *a. Bisherige Anwendung der Gametophyten beim Bestimmen der Pflanzen.*

Der erste Versuch, der überhaupt je gemacht worden ist, um die Pflanzen an der Hand der Geschlechtsorgane einzuteilen, rührt von TREUB (70b) aus dem Jahre 1891 her. Es war das eine Folgerung, die er aus dem Embryosackstudium der Casuarinen zog. Hierdurch fühlte er sich veranlasst, die Angiospermen in Chalazogamen und Porogamen zusammen zu fassen. Zu jenen rechnete er als alleinige Gruppe die Casuarinen und zu diesen die Monokotylen und Dykotylen. Leider sind auf diesem Gebiete bisher keine neuen Tatsachen mehr erschienen und so ist es bei diesem viel versprechenden Ansatz geblieben.

Die erste Anwendung der Gametophyten wird gemacht, um den Anschluss der Monokotylen an die Ranunculaceen fest zu stellen. Hier wie dort sieht MOTTIER (39), dass die Reduktionsteilungen ständig in der Embryosackmutterzelle stattfinden. Die Tetraden sind meistens in der Längsachse gelagert, bei *Ranunculus abortivus* und *R. septentrionalis* sind sie dagegen T-förmig angeordnet. Einen Übergang zwischen beiden stellt *R. recurvatus* dar. Im allgemeinen sterben die funktionslosen Makrosporen ab und werden somit nicht durch die heranwachsende verdrängt. Der so entstehende Raum wird von der allmählich sich vergrößernden Protoplasmamasse angefüllt. Normalerweise liegt die Teilungsspindel der Makrospore, die zum primären Embryosackkern wird, in der Achse des jungen Embryosacks. Weiter läuft in beiden Gruppen die Ausbildung des Embryosacks auf acht Kerne aus, wobei sich die acht Kerne durch ihre Grösse auszeichnen. Schliesslich sind hier bei mehreren Vertretern mehrere Embryosäcke vorhanden, welche in der Funikulusebene liegen.

Die Ähnlichkeit zwischen den Embryosäcken der Araceen und Compositen ist zuerst CAMPBELL (9d) aufgefallen. Er sucht das dadurch zu erklären, "that the Compositae seem to have retained a very primitive type of ovule i. e. the solitary terminal ovule such as appears to be the most primitive type known in the angiosperms". Weitere Vergleiche und Folgerungen werden dann ferner nicht mehr gezogen.

Der früheste Versuch nun ein vollständiges System an der Hand der haploiden Generation aufzustellen stammt von PH. VAN TIEGHEM (67). Zur Grundlage seiner Klassifikation sämtlicher Pflanzen legt er das Ei. Dass dieser Versuch von vornherein zum Tode verurteilt war, ist eigentlich sehr begreiflich; denn abgesehen davon, dass es ihm zunächst an genügendem und vollständig untersuchtem Material fehlte, das grosse und unbefriedigte Lücken in seinem System unausgefüllt liess, so lag doch der Cardinalfehler in der Einseitigkeit der Behandlung dieser Materie. Diese charakterisiert sich hauptsächlich darin, dass weder der Sporophyt noch die restierenden Teile des Gametophyten bei dem Aufsetzen dieses Systems berücksichtigt werden. Die darauf folgende Zeit hat dann auch bestätigt, dass es un-

möglich ist, an der Hand eines einzelnen Merkmals ein System aufzustellen. Das Positive an VAN TIEGHEMS System zu erwähnen, und seine Schwächen zu erörtern würde viel zu weit führen und auch ganz aus dem Rahmen dieser Arbeit fallen. Doch soll eben noch eine Bemerkung des Verfassers selbst über seine Klassifikation die sich gegen Ende, der in Frage kommenden Arbeit befindet, angeführt werden: „En somme, dans les diverses directions que l'on vient de signaler, l'oeuvre ici ebauchée n'est encore, on le voit, ni complète, ni parfaite. Il y a donc lieu, désormais, par une série de retouches locales, de la compléter et de la perfectionner“, wozu ja das Nötige schon oben bemerkt worden ist.

Nachdem FRITSCH (22) die Chalazogamie, die doppelte Befruchtung u. s. w. besprochen hat, um die Stellung der Monokotylen am Ende eines Systems zu begründen, das als Ausgangspunkt die Phylogenie hat, fährt er fort: „Unsere gegenwärtige Kenntnisse über den feinern Bau der Sexualorgane und den Befruchtungsvorgang reichen also nicht hin, um daraus sichere Folgerungen in Bezug auf die Organisationshöhe der Monokotylen und Dikotylen zu ziehen. Jedoch kann nicht geleugnet werden, dass es Dikotylen sind (*Casuarina*, *Peperomia*), welche sich dem Verhalten der Gymnospermen am meisten nähern (unter den bisher genauer untersuchten Formen)“.

1907 versucht PORSCH (45) den Abstand der Gymnospermen und Angiospermen auf Grund der weiblichen Sexualorgane zu überbrücken. Dabei geht er vom ältesten Typus wie *Sequoia* aus, wo eine Vielheit von Archegonien gebildet werden, und die durch je einen Pollen befruchtet werden. Bei *Ephedra* wird die Zahl der Archegonien, die sich schon beim Cupressaceentyp verringert hat, noch stärker heruntergedrückt. In diesen beiden Gruppen befruchtet der Pollen zwei Archegonien. Dann schaltet PORSCH ein hypothetisches Stadium mit nur mehr noch drei Archegonien ein. In diesem Falle wird auch kein Prothallium mehr entwickelt. Der Vertreter für den Typus mit zwei Archegonien ist *Balanophora*. Die Tätigkeit des Pollens ist hier wie in den vorhergehenden Gruppen. Die folgende Abteilung enthält polargelagerte Archegonien. Das untere wird steril, und es wird Durchgangsstelle für den Pollenschlauch, wofür als Beispiel

*Casuarina* und *Carpinus* dienen. Daran schliesst sich der Typ, dessen Vertreter *Alnus* ist, wo der Pollenschlauch an dem degenerierten Archegon vorbei wächst. Schliesslich erhält man als letztes Stadium den Typus der Angiospermen, wo der Pollenschlauch sich direkt zum Ei wendet, was ja bekanntlich im achtkernigen Embryosack der Fall ist. Diesen interpretiert PORSCH in folgender Weise. Die beiden entgegengesetzten Zellgruppen sind zwei Archegonien. Die Synergiden sind analog den Halszellen, der Polkern entspricht der Bauchkanalzelle und die Eizelle der Eizelle. Das an der Chalazaseite gelegene Archegonium ist degeneriert, nur die Bauchkanalzelle (der untere Polkern) ist davon noch in Funktion und zwar bei der Bildung des Endosperms. So schliesst er, dass „das Archegon das einzige ist, was dem weiblichen Gametophyten sämtlicher Kormophyten gemeinsam ist, es ist ihr charakterisierendes Grundorgan“.

Viel skeptischer als FRITSCH drückt sich einige Jahre später und zwar 1908 A. ERNST (16c) über diese Dinge aus. Er behauptet: „nach dem bisherigen Stande unserer Kenntnisse ist es wenig wahrscheinlich, dass die Entwicklungsvorgänge im Embryosacke wesentliche Merkmale zur Feststellung der Beziehungen der Angiospermen untereinander und zu den Gymnospermen liefern werden“.

Den Typus des einen Embryosacks aus dem des andern abzuleiten versucht SAMUELS (51) was eben hier erwähnt werden soll. So soll der sechszehnkernige Embryosack aus dem achtkernigen, der durch fünf Teilungen der Embryosackmutterzelle entsteht, dadurch gebildet werden, dass die Mutterzelle nun sechs Teilungsschritte macht. Aus diesen Embryosackverhältnissen will SAMUELS jetzt ein Embryosacksystem aufbauen, wobei er verschiedene Prototypen festsetzt, die ihrerseits wieder in verschiedene Typen zerfallen.

NITZSCHKE (41) versucht dem Anschluss der *Helobien* an die *Nymphaeaceen* und somit der Verbindung der Monokotylen mit den Dikotylen auf Grund der Embryosackentwicklung nachzugehen. Untersucht werden von diesem Forscher von den Dikotylen: *Cabomba* und *Brasenia*, von den Einkeimblättrigen: *Limnocharis*, *Butomus*, *Alisma Plantago* und *Echinodorus*. Dabei

ergibt sich u. a., dass alle Samenanlagen anatrop sind, dorsal gelegen und zwei Integumente besitzen. Die Archesporzellen treten bei den Monokotylen als Abschluss einer axialen Zellreihe auf, eine Erscheinung, die auch bei *Cabomba* festzustellen ist, wenn zwar auch nur in seltenen Fällen. Alle untersuchten Pflanzen zeigen die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle. Die unterste Tetradenzelle wird zur primären Embryosackzelle, welche sich in allen beobachteten Fällen durch dreimalige Teilung zum achtkernigen Embryosack weiter fort entwickelt. Entweder degenerieren die Antipoden oder sie bleiben erhalten, wobei es vorkommen kann, dass sie Zellen bilden. Hinsichtlich der untersten Makrospore von *Cabomba* und *Limnocharis* ist noch zu bemerken, dass ihre Teilung in einer zur Achse schiefen Richtung erfolgt.

Alle Gruppen weisen doppelte oder vierfache Archesporzellen auf, welche auf ein Archespor zurückgehen, deren Ähnlichkeit sich noch fernerhin aus der Art und Weise ihrer Lagerung erklärt, die, wie NITZSCHKE findet, in einer Ebene liegen, die senkrecht zur Funikulusebene steht. Was nun die Entwicklung all dieser Archesporzellen anbetrifft, so geht dasselbe bei den Cambomeen und Butomeen bis ungefähr zum gleichen Stadium, aber nie so weit, dass mehrere ausgebildete Embryosäcke zu gleicher Zeit vorkommen. *Alisma* und *Echinodorus* weisen wohl mehrfache Archesporzellen der Regel gemäss auf, doch kommt es niemals zur Ausbildung mehrerer Embryosackmutterzellen, geschweige denn Embryosäcken. Aus seiner Untersuchung meint NITZSCHKE feststellen zu können, dass die Gruppen, die er untersucht hat, sehr eng miteinander verknüpft sind und zwar derartig, dass die Monokotylen an die Nymphaeaceen anzuschliessen seien.

Bei DAHLGREN (12) ist von einem System überhaupt nicht zu sprechen, da es sich hier lediglich um die Zusammenfassung verschiedener, bis dahin bekannter Typen handelt. Er geht als Anhänger der *Coulter'schen* Embryosackentwicklung bei seiner Gruppierung von der Anzahl der Kernteilungen aus. So gelangt er zu vier Typen von Embryosäcken, die gar nichts mit denen von SAMUELS zu tun haben, wie RUTGERS meint. Die erste Gruppe enthält die sogenannten Embryosäcke, die durch fünf Teilungen

entstehen. Auf diese hier erwähnte erste Dahlgrenschen Gruppe werde ich in einem spätern Abschnitt ausführlicher zurückkommen. Die zweite Gruppe umfasst Embryosäcke, die aus vier Teilungsschritten gebildet sind, und wohin *Penaea*, *Oenothera*, *Codiaeum*, *Clintonia* und *Lawia* gehören. Dann folgen alle diejenigen bis dahin untersuchten Pflanzen, deren Embryosäcke durch drei Kernteilungen geformt worden sind, wie *Podostemon*, *Dicraea*, *Cypripedium*, *Helosis* und *Statice*. Die vierte Abteilung endlich schliesst Vertreter derjenigen Embryosäcke ein, die durch Zweiteilung des Kerns sich gebildet haben, wozu Dahlgren die von ihm selbst untersuchte *Plumbagella* rechnet.

Der leitende Gedanke bei dieser Aufstellung ist die Zahl der Kernteilungen und weiter wird bei der Gruppierung kein einziges anderes Motiv berücksichtigt. Dass es aber unmöglich ist mittels eines einzigen Kennzeichens ein Pflanzensystem zusammenzustellen, braucht wohl weiter nicht begründet zu werden, wenn man andererseits bedenkt, dass die moderne Systematik zur Vermehrung und Vertiefung ihrer Merkmale, eine ganze Reihe von andern Wissenschaften in Anspruch zu nehmen gezwungen worden ist.

1919 sucht SCHÜRHOFF (39) die Angiospermen an die Gymnospermen auf Grund der sechszehnkernigen Embryosäcke anzuschliessen. Er geht dabei aus von JOHNSON (30), der den Embryosack von *Peperomia hispidula* entdeckte. Dieser ist mit seinen sechszehn Kernen nach CAMPBELL (9a) und ERNST (16c) nicht eine abgeleitete, sondern eine primitive Anlage. Sie besteht aus einer Eizelle einer Synergidenzelle und vierzehn Kernen, die schliesslich mit einander verschmelzen. Die Eizelle des Embryosackes von *P. hispidula* ist der Gymnospermeneizelle gleich zu setzen. Die eine Synergide ist nach SCHÜRHOFF äquivalent der Bauchkanalzelle. Die restierenden Kerne stellen das Prothallium respective das Endosperm der Gymnospermen dar.

Fast gleiche Verhältnisse zeigt *Pandanus*. Über *Peperomia pellucida* und *P. magnoliifolia* gelangt er zum Embryosack mit einer Eizelle, zwei Synergiden und mit einem sekundären Embryosack, der aus sieben Kernen besteht. Hieran schliesst sich dann eine Diskussion über den Wert der zweiten Synergide, wobei

SCHÜRHOFF zu dem Ergebnis kommt, dass die zweite Synergide aus dem Prothallium stammt. Die Reste hiervon, und zwar noch nicht zellig differenziert, sind die Polkerne; die Antipoden aber entsprechen dem zelligen Prothallium. In dieser Weise hat er also auf Grund der weiblichen Gametophyten die Angiospermen an die Gymnospermen angeschlossen.

SÜSSENGUTH (63) verbindet u. a. mit den Gametophyten als Ausgangspunkt die Monokotylen mit den Polycarpiceen, wobei er von der Pollenentwicklung ausgeht. Bekanntlich wird im allgemeinen bei den Monokotylen gleich nach der heterotypischen Teilung zwischen beiden Kernen eine Zellwand angelegt, während bei den Dikotylen dies erst nach der Tetradenteilung statt hat. Die Tetraden der Monokotylen entstehen demnach sukzessive, die der Dikotylen dagegen simultan. Dann betrachtet SÜSSENGUTH mit Berücksichtigung der Literatur die Ausnahmen in beiden Gruppen, wobei er so auf die Anordnung der Tetradenzellen zu sprechen kommt. Er fasst sie, ausgehend von ihrer Lage, in eine Reihe von Gruppen zusammen. Dann folgert er für die Verwandtschaft der Monokotylen mit den Dikotylen: „*Cabomba* stimmt mit den *Helobiae* überein, was die Entwicklung des Pollens angeht“. Zum selben Schlusse gelangt er für *Asarum* und *Tacca*. Und was die *Dioscoreaceen* anbetrifft, so sind diese in den hier erwähnten Punkten eng mit den Dikotylen verknüpft. Schliesslich kommt der Verfasser infolge seiner Betrachtungen und Vergleiche zu dem Ergebnis, dass der Entwicklung des Pollens als systematisches Kennzeichen ein grosser Wert beizulegen ist.

Bei der Betrachtung der Makrosporenentwicklung findet er, dass die *Ranunculaceen* mit den *Sparganiaceen*, *Araceen*, mit *Triglochin*, *Lilaea*, *Ornithogalum* u. s. w. grosse Antipoderzellen gemein haben. Diese bleiben bei den genannten Vertretern noch lange erhalten, was noch weiter für alle Gruppen charakteristisch ist.

F. L. RUTGERS (49) geht bei der Betrachtung über ein natürliches System von dem allerdings sehr richtigen Standpunkte aus, dass der Gametophyt genau so wie der Cormophyt einen Komplex von morphologischen Eigenschaften darstellt. Um nun

in systematischer Hinsicht Klarheit in diese Materie zu bringen, ist es nach ihm notwendig, eine Reihe von Prozessen genauer zu studieren. Darunter befindet sich zunächst der Vorgang der Reduktionsteilung und die Bildung der Makrosporen, was sicherlich in seinen Einzelheiten auch heutzutage noch lange nicht aufgelöst ist. Was nun die Vakuolenbildung nach RUTGERS angeht, so kann hier sein Standpunkt, der ja derselbe ist wie der von ERNST (16c) nicht ganz geteilt werden. Gewiss, „Polarisation (vacuolation) is a function of the embryosac (developing megaspore). It does not accompany the megaspore-formation, but its development“. Bis hierhin kann man RUTGERS beipflichten, dann hört es aber auf; denn „It (nämlich die Vakuolisierung. Anmerk. vom Verfasser) commences as soon as megaspore development begins“ kann doch nicht so ganz unterschrieben werden. Hier schliessen wir uns der Ansicht BANNIERS (8) an. Dieser sieht bei *Erophila*-Kleinarten, dass „der Kern sich ziemlich früh teilt. Der Embryosack verharret längere Zeit im zweikernigen Stadium. Im allgemeinen besitzt der Embryosack dann noch keine Zentralvakuole. Erst kurz vor den Kernteilungen, wodurch der Embryosack vierkernig wird, bildet sich diese Vakuole“. BANNIER findet selbst einmal einen Embryosack, der vier Kerne enthält, ohne dass sich bis zu diesem Stadium irgend etwas von einer Zentralvakuole zeigte. — Und es lässt sich sogar denken, dass die Bildung der Vakuole ganz unterbleibt. — Hiermit wird natürlich auch die zweite Folgerung von RUTGERS, nämlich, dass „in the two-nucleate stage of a normal embryosac the nuclei are always separated by the large central vacuole (the embryosac is polarised)“, in ihrer allgemeinsten Erweiterung hinfällig.

Die Art und Weise der Lagerung der Tetradenzellen und die Tatsache, dass bald die eine, bald die andere von diesen Makrosporen sich zum Embryosack weiter entwickelt hat RUTGERS sehr richtig als „questions most probably of systematical interest“ erkannt. Da dies aber nach seinem Urteil aus dem Bereiche seiner Untersuchung fällt, so ist er darauf nicht näher eingegangen. Ihn interessieren zunächst die Reduktionen, die während der beiden ersten Teilungen stattfinden. Dabei stellt er vier Typen auf, solche mit vier, drei und mit zwei Tochterzellen.

Der vierte Typus umfasst jene Gruppe, wo die Embryosackmutterzelle sich nicht teilt. In den beiden ersten Abteilungen findet hetero- und homöotypische Teilung vor der Embryosackentwicklung statt, in der dritten Gruppe sehen wir jene vor der Embryosackentwicklung und diese im Embryosack selbst auftreten, während im vierten Falle beide Teilungen in den Embryosack verschoben worden sind. Alles das sind natürlich Merkmale, die bei der Systematisierung sicher von grossem Werte sind.

Dann betrachtet er das Auftreten von Zellwänden, respektive den Ausfall davon, worauf in einem spätern Abschnitte eingehend zurückgegriffen werden soll.

Characteristisch für den Entwurf eines natürlichen Systems ist dann ferner die Entwicklung der Kerne und ihre Spindelbildung, an der Mikropyle, dem sicherlich beizupflichten ist. Doch glaube ich, dass es von Fall zu Fall entschieden werden muss, — wenigstens vorläufig, wo unsere Kenntnisse von dem Werdegang des Gametophyten noch so gering sind, — aus welchen von den zwei Kernen die zwei Synergiden, Ei- und Polkern entstehen, und dass es nicht so einfach ist, wie RUTGERS meint, dass „The upper sister nuclei (womit die beiden Kerne gemeint sind, die aus der horizontal gelegenen Spindel entstehen) are the synergids, the other two (aus der Vertikalspindel) being the egg and the upper polar nucleus“. Schon die so oft stattfindende Reduktion der vier Kerne warnt vor solch einer Verallgemeinerung.

Diese Reduktion nun hat RUTGERS auch sehr richtig als ein Merkmal, das in der Systematik verwendet werden kann, erkannt, ebenso wie die Reduktion der Kerne an der Chalazaseite. Darum ist es eigentlich zu verwundern, dass er bei der Aufstellung seines Systems eine Vermehrung der Anzahl der Antipodenkerne ganz aus seiner Beschauung lässt, selbst, wenn „the antipodal apparatus of no interest from a phylogenetical point of view“ wäre, was ja vorläufig auch noch sehr fraglich ist.

Die Ursache, weshalb die Arbeit von RUTGERS so eingehend behandelt worden ist, ist darin zu suchen, dass er bisher der einzige gewesen ist, der ein natürliches System an der Hand

der Entwicklung des weiblichen Gametophyten aufbauen will. Was sein Werk nun von all den bisherigen, die diesen Gegenstand behandeln, abhebt, ist, dass er zur Charakterisierung seines Systems nicht nur eine Entwicklungsstufe, oder nur ein Merkmal ins Auge fasst, sondern mehrere, wenn auch zwar nicht erschöpfend. Fehlerhaft an dem Ganzen ist allerdings, dass er sein natürliches System ohne Berücksichtigung des Sporophyten aufstellt.

*b. Begründung und Aufstellung eines Gametophytensystems.*

Um Irrtümer zu vermeiden muss von vornherein darauf hingewiesen werden, dass das in diesem Abschnitt zu behandelnde System der weiblichen Gametophyten gar keinen Anspruch darauf macht, als etwas Selbständiges behandelt zu werden, sondern dieses Gametophytensystem ist nur als eine Ergänzung, als Stütze und Ausbreitung der allgemeinen Systematik zu betrachten. Losgelöst von dieser wird es der Einseitigkeit verfallen und damit ebenso wertlos, wie alle früheren Versuche, die in dieser Richtung angestellt worden sind, verbunden aber damit, wird das Gametophytensystem einen neuen Beitrag zur Vertiefung der Systematik liefern.

Bekanntlich ist das Systematisieren ein Vergleichen. In früheren Jahrhunderten sind die verschiedenen Formen der Pflanzenwelt miteinander verglichen und zusammengefasst worden, um eine Übersicht über das Pflanzenreich zu erhalten, und es war eine Sache des Gefühls, der Feinheit des Unterscheidungsvermögens ein Pflanzensystem aufzustellen, oder eine Pflanzengruppe hier oder dort in einem System unterzubringen. Heutzutage hat sich das auch noch nicht viel verändert. Man sucht jetzt die verwandtschaftlichen Verhältnisse zu erklären. Dazu dient u. a. die Descendenztheorie und soll das System „natürlich“ sein und damit den modernen, wissenschaftlichen Forderungen genügen, dann müssen die phylogenetischen Beziehungen so weit wie möglich klar und deutlich in den Vordergrund treten.

Im Laufe der Zeit sind zur systematischen Botanik eine Reihe von Hilfswissenschaften hinzugetreten wie die Phytopaläontologie, die Physiologie, Anatomie, Organographie, Pflanzengeographie, u. s. w. Sie sind wesentliche Faktoren bei der Beurteilung der

Stellung einer Pflanze im System oder selbst von Pflanzengruppen darin geworden.

*Jetzt tritt eine neue Richtung hinzu.* Es sind *die Ergebnisse der cytologischen Forschung*, die bisher nur in der Systematik in ihrer Qualität, als sie den Generationswechsel betrachten, berücksichtigt worden sind.

Bekanntlich baut sich ein Naturgesetz aus wesentlichen Merkmalen auf. Diese hat man bis jetzt beim Sporophyten gesucht und gefunden. Aber nur teils; denn immer bleiben noch Lücken, die die Stellung von einzelnen Individuen oder Gruppen im System schwankend erscheinen lassen. Diese Tatsache hat natürlich ihren Ursprung in der Unvollkommenheit der Systematik und ihrer Hilfswissenschaften. Hier nun ergänzend zu wirken, tritt die Cytologie auf. Sie betrachtet u. a. den Gametophyten, seine Entstehung und seine Entwicklung bis zur reifen Eizelle, genau so wie die Systematik bisher den Sporophyten beschaute, vom Keimling bis zum ausgebildeten Individuum. Beide zusammen stellen den Lebenskreislauf der Pflanze dar, und eine Systematik, welche nur auf der diploiden oder nur auf der haploiden Phase beruht, muss von vornherein unvollendet sein. An dieser Einseitigkeit der Behandlung der Materie sind die Systeme von VAN TIEGHEM und DAHLGREN, die in einem andern Abschnitt besprochen wurden, gescheitert.

Demnach sind möglichst viele Merkmale zusammen zu tragen. Betrachtet man diese genauer, dann folgt, dass man beim Zusammenfassen aller Kennzeichen zweierlei Arten von Merkmalen des Sporophyten zu unterscheiden hat. Die einen sind die äussern und befassen sich z. B. mit Stellung, Zahl und Form der Kronblätter oder mit der Art der Behaarung, der Zahnung, Lappung oder Stellung der Laubblätter; die andern sind die innern wie Struktur und Leitung der Gefässe u. s. w. Und es erhebt sich jetzt die Frage, ob es nicht auch beim Gametophyten solche innere und äussere Kennzeichen gibt. Wenn solche bestehen, oder doch wenigstens die Möglichkeit, einmal solche Merkmale zu beschreiben, vorhanden ist, dann wird die Cytologie sicher einer der Grundpfeiler der Systematik werden.

Was nun die innern Merkmale angeht, wie Struktur des Pro-

toplasmas und der Kerne des Gametophyten, so muss offen gestanden werden, dass wir bis jetzt herzlich wenig davon wissen, sodass von einer Benutzung dieser Qualitäten kein Gebrauch gemacht werden kann.

Anders verhält es sich mit den äussern Merkmalen. Ein jeder kennt Embryosackmutterzelle, Dyade, Tetrade, den acht-, mehr- und minderkernigen Embryosack, Tatsachen also, die beim flüchtigen in Augenschein nehmen allen Pflanzen mehr oder weniger gemein sind, ohne besonderes Unterscheidungszeichen. Sieht man aber genauer zu, so geht es hier wie anderswo mit dergleichen Dingen. Der Unterschiede sind genügend, zwar noch nicht allzu reichlich, aber doch so viele, dass man einmal versuchen kann, damit ein System zu begründen und aufzustellen, besonders, wo hinzukommt, dass diese Klassifikation auf Selbständigkeit absolut keinen Anspruch erhebt, sondern nur wirken wird im Verbande mit den andern Hilfswissenschaften der Systematik. So ist der Gebrauch dieses Systems bei zweifelhaften Stellungen von einzelnen Pflanzenindividuen oder auch ganzer Pflanzengruppen gedacht, welche erst cytologisch in Bezug auf ihre Embryosackentwicklung untersucht werden müssen. Bei den vergleichenden Studien, die sich daran anschliessen werden, wird sicher die ein oder andere Zweideutigkeit eliminiert werden können, womit dann das hier gesetzte Ziel erreicht ist.

Das hier angegebene System zerfällt nach der Auffassung von ERNST (16c) in zwei Abteilungen und ist daher in zwei Plänen dargestellt. Die erste Tafel V. umfasst die Sporenbildung und reicht vom Archespor bis zur Tetradenteilung, respektive bis zu den Tochterzellen, von denen eine sich im Embryosack weiter fortbildet. Sie sind in einer Längsreihe angeordnet, die mit Nummern versehen ist, welche von 1 bis 58 reichen, wobei hinzugesetzt werden muss, dass diese Anzahl bei weitem nicht erschöpfend ist, wie sich aus der nachstehenden Betrachtung ergeben wird. Die zweite Tafel enthält einiges über die Sporenkeimung und zwar über die Ausbildung des Embryosackes, wobei die Mikropyleseite mit *M* und die Chalazaseite mit *C* bezeichnet ist.

Der Ausgangspunkt des Systems bildet die Archesporzelle. Sie

ist dargestellt durch den punktierten Kreis links in der Figur, der mit einem Punkt und umgebenden kleinen Kreis versehen ist. Der Kreis ist punktiert, um anzudeuten, dass die gesammte Archesporzelle nicht unbedingt aufzutreten braucht, sondern, dass die daraus entstehende Embryosackmutterzelle sich auch aus „irgend einer andern Zelle“ des Nucellus sofort entwickeln kann. Sie kann degenerieren, deshalb ist sie mit einem Punkt versehen, und sie kann sich zu einer Embryosackmutterzelle mit oder ohne Deckzellen weiter entwickeln. Aus diesem Grunde ist sie mit einem kleinern Kreise bezeichnet. Die Embryosackmutterzelle kann erhalten bleiben, wie aus Nummer 57 ersichtlich ist, oder sie wird zurückgebildet, was in Nummer 58 durch den Punkt angedeutet wird. In diesem Falle verliert die Pflanze die Eigenschaft der sexuellen Fortpflanzung. Dasselbe tritt ein, wenn beide Kerne der Dyade zurückgebildet werden, wie Nummer 53 zeigt, was noch bei einer ganzen Reihe von Fällen, die in dieser Tabelle nicht angeführt sind, vorkommen kann.

Der dritte Kreis umfasst die Dyade, welche zunächst in zwei Gruppen, von denen jede vier Nummern enthält, zerfallen. Bei der ersten sind aus Raummangel nur zwei Nummern dargestellt und von der zweiten alle vier. Beide Gruppen unterscheiden sich durch die Zellwände. Die erste, welche Nummer 1 und 2 enthält, zeigt solche. Diese fallen bei der zweiten Gruppe, N<sup>o</sup>. 53—56 weg. Da bei beiden das Schicksal der Kerne das gleiche ist, wird die letzte Abteilung betrachtet, und es ist in N<sup>o</sup>. 53 zu sehen, dass die beiden Dyadenkerne, wie schon bemerkt, verschwinden können. Das Gegenteil hiervon stellt N<sup>o</sup>. 56 dar, wo beide Kerne erhalten bleiben. Bald kann der untere (Chalazaseite) N<sup>o</sup>. 54, bald der obere Kern 55 (Mikropyleseite) zur weiter sich fortbildenden Makrospore werden. Diese Fälle sind natürlich alle zwischen 1 und 2 einzuschalten.

Es kann nun auch vorkommen, dass der obere oder untere Kern der Dyade sich noch einmal teilt, während der entsprechende andere Kern ungeteilt bleibt. Es sind zwei Hauptgruppen zu unterscheiden, auch wieder wie vorhin, je nachdem eine

Zellwand bei der Dyade auftritt oder nicht. Diese umfasst die Nummern 3—8, jene die von 24—37. Aus dem oben angeführten Grunde enthält nur die letzte Gruppe ungefähr alle vorkommenden Fälle. Sie zerfällt in zwei Teile, welche die Nummern 24—30 und 31—37 umfasst. N<sup>o</sup>. 24 zeigt, dass alle Makrosporen sich im Embryosack weiterentwickeln können und ist somit identisch mit N<sup>o</sup>. 37. Der Unterschied beider Nummern ist in der Lage der Zellwand begründet. In N<sup>o</sup>. 25 und N<sup>o</sup>. 31 bildet die untere Makrospore sich weiter. Auch diese beiden sind gleich bis auf die Lage ihrer Zellwand, die in dieser Gruppe ein charakteristisches Merkmal ist. In N<sup>o</sup>. 26 und N<sup>o</sup>. 32 entwickelt sich der mittlere Kern, der im ersten Falle zur Mikropyleseite im zweiten zur Chalazaseite hin von der Zellwand aus gerechnet liegt weiter, N<sup>o</sup>. 27 und 33 lassen den an der Mikropyle gelegenen Kern sich weiter bilden. Beide Makrosporen liegen an der gleichen Seite der Zellwand, und man wird sicherlich ohne vorherige Untersuchung, *woher* dann die Kerne stammen, beide Nummern für äquivalent halten. Ein Studium aber der Entwicklung dieser Makrosporen wird entweder auf 27 oder auf 33 führen, und erkennen lassen, dass man es hier mit ganz verschiedenen Fällen zu tun hat, obwohl sie augenscheinlich gleich sind. Ebenso verhält es sich mit N<sup>o</sup>. 25 und N<sup>o</sup>. 31 und vielen andern. N<sup>o</sup>. 28 lässt die beiden mittleren Makrosporen, N<sup>o</sup>. 29 die beiden äussern und N<sup>o</sup>. 30 die beiden zur Mikropyle hingeliegenden sich weiter im Embryosack teilen. Entsprechende Fälle müssen auch zwischen 31 und 37 eingeschoben werden, da hier bei der Dyade im Gegensatz zur Gruppe 24—30 sich der durch eine Zellwand von dem obern getrennte untere Kern zweiteilt. Ein Fall ist jedoch wieder wegen seiner Identität mit N<sup>o</sup>. 29 angegeben, nämlich N<sup>o</sup>. 35. N<sup>o</sup>. 36 zeigt die beiden obern Makrosporen an, die sich weiterentwickeln, die im Gegensatz von N<sup>o</sup>. 30 durch eine Zellwand getrennt sind u. s. w. Zu dieser Gruppe gehört eine nicht hier eingezeichnete und zwar diejenige, wo zwischen den drei Kernen je eine Zellwand vorkommt. Degeneration und Erhaltenbleiben der einzelnen Zellwände und Kerne wird sicher eine ganze Reihe Details als Kennzeichen für die Systematik der Entwicklung des Gametophyten liefern, was hier nur eben ange-

deutet und womit dann auf die Vielseitigkeit der Fälle, die vorkommen können, hingewiesen werden soll.

Die folgende Gruppe umfasst die Tetraden und damit die sich an diese schliessende, weiter bildende Makrospore. Vorläufig werden einmal die Nummern 9—27 betrachtet. N<sup>o</sup>. 9 stellt den Fall dar, wo die untere Makrospore sich zum Embryosack entwickelt. In N<sup>o</sup>. 10 übernimmt das der vorletzte in N<sup>o</sup>. 11 der zweite und in N<sup>o</sup>. 12 der erste Kern, wenn die Zählung der Kerne von der Mikropyle aus statt findet. Von der folgenden Abteilung sind in der Tabelle nur drei Vertreter N<sup>o</sup>. 13, N<sup>o</sup>. 14 und N<sup>o</sup>. 15 eingezeichnet. Hieraus ist zu ersehen, dass zunächst die beiden Kerne, die an der Chalaza liegen, sich weiter bilden können, umgekehrt findet dasselbe bei den beiden Kernen an der Mikropyle statt. N<sup>o</sup>. 14 illustriert die Entwicklung der beiden innern Kerne und die Degeneration der beiden äussern, wovon natürlich auch das Entgegengesetzte vorkommen kann. Weiter ist noch der Fall möglich, der auch nicht eingezeichnet ist, dass — von der Mikropyle angezählt — der erste und dritte resp. vierte Kern sich fortbilden, etwa so wie N<sup>o</sup>. 46 respektive N<sup>o</sup>. 44 darstellen, aber ohne Zellwände und wobei dann die übrigen Kerne verschwinden. Bei regelmässiger Entwicklung werden die daraus entstehenden Embryosäcke alle „anormal“ werden — oder auch „normal“. Die sich daran anschliessende Abteilung lässt nur einen einzigen Kern verschwinden. Dieser kann an erster, zweiter, dritter oder vierter Stelle liegen, wie die Nummern 16, 17, 18 und 19 zeigen. Die übrigen drei Kerne treten in den Embryosack, wobei sie unter Umständen noch einen „normalen“ Embryosack formen können, doch davon später. In N<sup>o</sup>. 20 gehen alle vier Makrosporen in den Embryosack. Im allgemeinen ist dann ihre Lagerung etwas anders. Diese ist als systematisches Merkmal gewiss von Bedeutung, sie muss aber nicht anders sein, sondern kann, wie in der Tabelle chematisierend angedeutet ist, auch in einer Reihe liegen. Die hier behandelte Tetrade ist ohne Zellwände, und die Tochterzellen liegen, wie schon hervorgehoben in einer Reihe. Das sind natürlich die einfachsten Fälle. Betrachten wir den ersten genauer, so wissen wir, dass zunächst

einmal eine, zwei und drei Zellwände gebildet werden können; diese in Verbindung mit der eignen Reduktion und den verschiedenen einzelnen Kernen und Kerngruppen gebracht, gibt ein gewaltiges Bild der Möglichkeiten, die vorkommen und als systematisches Kennzeichen von Wichtigkeit sein werden. Angeführt in der Tabellē von N<sup>o</sup>. 38—52 ist der Fall, wo zwei Zellwände an der Chalazaseite entstehen. Dabei komme ich noch einmal auf die Arbeit von RUTGERS zurück, worauf im vorigen Abschnitt hingewiesen worden ist. Er gibt in seiner Figur 4 ein Bild der Entwicklung der Embryosackmutterzelle bis zur Tetrade und behauptet davon, dass diese Tabelle "presents a fully worked out schema of all further possibilities". Die erste Gruppe, diejenige, die zwei Wände zur Seite der Mikropyle hin bildet, ergibt bei näherer Beschauung, dass in seiner Tabelle zunächst einmal die hier oben erwähnte Zweizellwandbildung fehlt und natürlich auch alles das, was drum und dran hängt. Ferner sind andere solcher Wandbildungen mit all ihren Verschiebungen und Komplikationen gar nicht erwähnt. Ganz abgesehen davon, dass das Auftreten und Verschwinden der Kerne nicht in den Kreis der Betrachtung gezogen worden ist. Daraus geht hervor, dass man nicht vorsichtig genug sein kann, wenn man beabsichtigt die Reihe der Kennzeichen abzuschliessen. Das ist dann auch einer der Gründe gewesen, weshalb das hier zu behandelnde System mit der natürlichen Zahlenreihe behandelt wird. Es lassen sich so immer neue Fälle daran hängen, oder dazwischen schieben, wie das ja auch schon bereits während dieser Abhandlung vorgekommen ist; dabei braucht die ganze Anordnung nicht verändert zu werden, sondern kann ihre ursprüngliche Form beibehalten.

Nach dieser Abschweifung kehren wir wieder zu unserer Tafel zurück und sehen uns die Nummern 38—52 an. Es ergibt sich daraus, dass hier zwei Zellwände im Gegensatz zur Tabelle von RUTGERS an der Chalazaseite stehen. Aus N<sup>o</sup>. 38—41 ist ersichtlich, dass jedes Mal ein Kern und zwar der erste, zweite, dritte oder vierte in den Embryosack übertritt. Vom Standpunkt des Klassifizierens aus sind N<sup>o</sup>. 40 und N<sup>o</sup>. 41 bei weitem am interessantesten. Wenn sich dieser Zustand in der jungen Samen-

anlage vorfindet, so wird es fast unmöglich sein zu sagen, welche von den beiden Nummern hier zutreffend sind; denn beide ähneln einander sehr stark.

Vollständig unmöglich aber wird es sein die entsprechenden Nummern festzusetzen, wenn die angedeuteten Zellwände frühzeitig verschwinden. Dann ist N<sup>o</sup>. 40 analog N<sup>o</sup>. 11 und N<sup>o</sup>. 41 analog N<sup>o</sup>. 12. Dass N<sup>o</sup>. 40 dann nicht N<sup>o</sup> 11 und 41 nicht 12 ist, lässt sich einzig und allein, wenigstens soweit der Stand unserer Kenntnisse in dieser Beziehung heutzutage reicht, nur aus dem *vergleichenden Entwicklungsgang* und in diesem Falle dann auch wahrscheinlich eindeutig bestimmen. Die Nummern 42—47 umfassen Beispiele, wo zwei Tochterzellen verschwinden. Die Fälle, wo ein oder zwei Zellwände unterdrückt werden, die noch zu weitem Combinationen Anlass geben, sind nicht in der Tabelle gezeichnet. Vergleichend wird jetzt auf N<sup>o</sup>. 47 und N<sup>o</sup>. 15 hingewiesen, die auch nur wieder aus ihrer Vorgeschichte als verschieden erkannt werden können und auseinander zu halten sind. N<sup>o</sup>. 48—51 enthält *alle* Fälle, wo eine Makrospore unterdrückt wird, jedoch nur unter der Voraussetzung, dass beide Zellwände auf dieser Stufe ständig erhalten bleiben, sonst erhält man wieder Tochterzellen, die äusserlich in anderer Beziehung zu einander stehen. Bei N<sup>o</sup>. 52 treten alle Makrosporen in den Embryosack über. Anders wird die Sache hier, wenn die eine oder beide Zellwände unterdrückt werden. Geschieht das letztere so ist N<sup>o</sup>. 52 identisch mit N<sup>o</sup>. 20, und nur ein Studium der vorhergehenden Entwicklungsreihe wird darüber Auskunft geben können, ob man es im vorliegenden Falle mit N<sup>o</sup>. 20 oder N<sup>o</sup>. 52 zu tun hat.

Damit sind einige Fälle betrachtet worden aus der Fülle des gegebenen Materials und zwar aus dem Grunde, um zu zeigen, dass tatsächlich *gleich scheinende Entwicklungsstufen* nach lange *nicht gleich zu sein brauchen* sondern dass diese *Gleichheit nur aus der Entwicklung abgeleitet* werden kann, worauf im nächsten Abschnitt noch näher eingegangen werden wird. Damit verlassen wir diese Tabelle und wenden uns zur zweiten.

Wir gehen von dem Embryosack aus in den nur *eine* Makrospore übergetreten ist. Dann ist Taf. VI. zu sehen, dass diese sich nach kürzerer

oder längerer Zeit zweiteilt. Der eine Kern wandert zur Seite der Mikropyle, der andere zur Chalazaseite. In der Figur 1 ist diese erste Teilung der Makrospore im Embryosack doppelt gezeichnet und zwar ober- und unterhalb einer Horizontalen, die von der Makrospore aus nach *A* führt. Zuerst soll auf diesen obern Abschnitt eingegangen werden, welcher die Kerne an der Mikropyleseite in seinen einzelnen Stufen enthält. Zunächst teilt er sich, wie aus der Darstellung ersichtlich ist, in zwei Kerne. Von diesem Punkte gehen drei Äste aus. Der höchste enthält Fälle, wo beide Kerne sich noch einmal geteilt haben. Beim mittlern Zweig ist die Teilung nur mehr noch bei einem Kerne eingetreten und bei dem darauffolgenden hat jede weitere Kernteilung aufgehört.

Wenn vier Kerne an der Mikropyle entstehen, dann ist der Gang der Dinge gewöhnlich so, dass aus einem Kern ein Eikern, aus zwei andern zwei Synergiden und aus dem vierten ein Polkern wird, wie aus N<sup>o</sup>. 1 zu ersehen ist. Degeneriert dieser, so ergibt sich N<sup>o</sup>. 2. N<sup>o</sup>. 3 hat nur eine Synergide, einen Eikern und die beiden andern Kerne sind zu Polkernen geworden. Bei N<sup>o</sup>. 4 ist nur eine Synergide verschwunden. Werden Polkern und eine Synergide reduziert, dann ergibt sich Bild N<sup>o</sup>. 5. In N<sup>o</sup>. 6 sind auch nur noch zwei Kerne, davon ist der eine Ei- und der andere Polkern. N<sup>o</sup>. 7 enthält nur den Eikern und N<sup>o</sup>. 8 ist noch im Besitze des Polkernes. N<sup>o</sup>. 9 leitet zu *A* über und davon wird im Verbande mit N<sup>o</sup>. 16, 21 und 24 später zu sprechen sein; denn das bringt uns auf die Apogamie. Die Fälle N<sup>o</sup>. 1—9 sind nur wieder einige aus einer ganzen Reihe, und es kann nicht oft genug betont werden, dass die Tabellen weiter nichts als Beispiele geben und den Stoff durchaus nicht erschöpfend behandeln wollen und somit das System mit seinen Details nur andeutungsweise darstellen.

N<sup>o</sup>. 10 geht aus dem zweikernigen Stadium durch Teilung eines Kernes hervor. Aus der Figur ist ersichtlich, dass der Embryosack eine Synergide, einen Ei- und einen Polkern enthält. Dagegen hat N<sup>o</sup>. 11 nur noch einen Eikern und eine Synergide. Bei N<sup>o</sup>. 12 ist wohl die eine Synergide degeneriert, dafür aber

tritt hier wieder der Polkern auf. Dieser ist in N<sup>o</sup>. 13 allein vorhanden. N<sup>o</sup>. 14 und N<sup>o</sup>. 15 zeigen zwei andere Entwicklungen des Polkerns, die bei dieser Gelegenheit von der Mikropyle kommen, ein Fall also, der vorläufig nur theoretischen Wert hat, wie das ja überhaupt bei vielen Nummern der Fall ist. Dabei muss aber eins bemerkt werden, dass unsere Kenntnisse nämlich vom Werdegang des Embryosackes d. h. unser Wissen von den Embryosackformen nicht sehr gross ist. Es ist dabei zu bedenken, dass uns einige hundert Fälle teils selbst nur sehr ungenau bekannt sind, was natürlich eine verschwindend geringe Menge ist zu dem, was die gesamte Pflanzenwelt bietet, und woraus man wohl schliessen kann, dass manche Fälle noch theoretischer Natur sind. Dass Antipoden verschwinden, wie aus N<sup>o</sup>. 3—7 an der Chalazaseite zu sehen ist, ist uns plausibel. Und es ist uns das geläufig, weil wir es doch schon öfters gefunden haben. Würden aber die Verhältnisse umgekehrt liegen und denkbar ist doch gewiss die Möglichkeit eines ganz oder teilweise erschwindens des Sexualapparates, so würden wir dieses anstandslos annehmen.

Teilt der aus der Makrospore entstandene Kern sich nicht mehr, und wird er so zur Eizelle, so ergibt sich N<sup>o</sup>. 22, und N<sup>o</sup>. 23 entsteht, wenn dieser eine Kern zum Polkern wird.

Auf der Chalazaseite liegen ähnliche äussere — nicht innere; denn davon wissen wir bis jetzt noch nichts — Kennzeichen vor, wie die Nummern 1—7 zeigen. N<sup>o</sup>. 8 soll den Fall demonstrieren, dass die Antipoden sich bis zu einer bestimmten Anzahl vermehren, und N<sup>o</sup>. 9 stellt den Embryosack dar, wo die Antipoden sich bis zu einer unbestimmten Anzahl, unendlich, vervielfältigt haben. Die Ziffern von N<sup>o</sup>. 11—16 geben Entwicklungen der Antipoden wieder, wie sie aus dem dreikernigen Stadium entstehen können. Dasselbe ist angedeutet in den Fällen, wo ursprünglich zwei Kerne an der Chalaza liegen, nämlich in den Nummern 18—21 und N<sup>o</sup>. 23 und 24 sind schliesslich Embryosäcke, die einkernig sind.

Die verschiedenen Nummern der Mikropyleseite, die fortan den Zusatz „M“ erhalten werden, und der Chalazaseite, die jetzt

„C“ heisse, müssen nun mit einander kombiniert werden, um einen vollständigen Embryosack zu erhalten. Der Übersichtlichkeit wegen sind sie hier auseinander genommen worden. M 1 und C 1 ergeben dann den sogenannten „normalen“ achtkernigen Embryosack, der im nächsten Abschnitt näher betrachtet werden soll. M 1 kann mit C 1, 2, 3, 4, u. s. w. zusammen treten, was natürlich auch von M 2, 3, 4, etc. in Bezug auf alle C gilt, so dass man aus den wenigen hier angeführten Beispielen eine Fülle reeller und hypothetischer Embryosäcke erhält. Dabei haben alle Formen eigentlich das gleiche Recht und die gleiche Möglichkeit eben viele Arten von Embryosäcken zu formen. Woran es nun liegt, dass grade der achtkernige Embryosack so häufig ange-  
 troffen wird, lässt sich vorderhand noch nicht sagen. Durch sein öfteres Auftreten ist aber noch lange nicht bewiesen, dass diese Form die normale sein soll. Auf jeden Fall geht aus der Reihe der Combinationen eine grosse Anzahl von Embryosäcken hervor.

„A“ stellt nun den apogamen Embryosack dar, wobei unter Apogamie verstanden werden soll, dass die diploide Eizelle sich unbefruchtet zum Keimling entwickelt. Die apogamen Embryosäcke sind in der Zeichnung durch einen Punkt bezeichnet, der mit einem kleinen Kreise umgeben ist (siehe in Tafel 2 N<sup>o</sup>. 9 etc.). Aus der Zeichnung ist ersichtlich, dass auch bei der Apogamie die *Entstehung* eines solchen Embryosacks an Reichhaltigkeit nichts zu wünschen übrig lässt. So kann „A“ aus „M“ 9, wobei mit diesem Buchstaben die Kerne an der Mikropyle gemeint sind, in Verbindung mit jeder einzelnen Form von „C“ entstanden sein. Dasselbe gilt von den Nummern 16, 21, 24. Dadurch repräsentiert „A“ eine Summe von Embryosäcken, die in ihren Funktionen und auch in ihrem äussern sehr weitgehend übereinstimmen; denn es können und werden ja meist alle übrigen Kerne degeneriert sein, ehe die Eizelle soweit ist, dass sie sich zum Embryo entwickelt. Wenn man dann bei der cytologischen Untersuchung ein solches Stadium erwischt, so sagt das Wort apogam ohne im Besitze der vorhergehenden Entwicklungsstufen zu sein, absolut nichts, wie sich aus dem Vorstehenden ableiten lässt, und die Stellung eines derartigen Em-

bryosacks ist vollständig unklar. Fest umschrieben aber ist z. B. so ein Embryosack durch M 16, C 12, wo irgend eine beliebige Zahl zu C genommen ist, und wo für M in diesem Falle vorausgesetzt wird, dass es eine diploide Eizelle enthält. Das gilt jedoch auch nur wieder unter der Annahme, dass der Weg der Kerne von der Embryosackmutterzelle aus bis zur Tetrade bekannt ist. Ein solcher Embryosack und zwar jeder, nicht nur der apogame ist dann eindeutig bestimmt, und dieser hat innerhalb des Systems wahrscheinlich einen genau fixierten Platz.

Bestätigt wird diese Stellung dann, wenn anverwandte Familienmitglieder dieser Pflanze denselben Ort einnehmen, resp. umgekehrt, *die Pflanze gehört zu einer bestimmten Gruppe, weil unter andern Merkmalen, die in diese Richtung weisen, auch die Interpretation des Werdeganges des Embryosacks analog derjenigen Embryosäcke der übrigen Familienmitglieder ist.* So wird der Embryosack und seine Entwicklung ein systematisches Merkmal des Individuums und der Familie. Hierdurch trägt dann das System der Embryosäcke bei, die Stellung der einzelnen Pflanze oder gar einer Gruppe zu befestigen.

c) *Übersicht der Pflanzenfamilien mit diesem System; Folgerungen, die sich daraus ergeben.*

Im Nachstehenden soll einmal gezeigt werden, wie das System anzuwenden ist. Voraussetzung dazu ist natürlich die Entwicklungsgeschichte des einzelnen Embryosackes von der Archespor- oder Embryosackmutterzelle an bis zum völlig ausgebildeten Embryosack. Ausgehend von dem Standpunkt, dass nur die Kardinalpunkte innerhalb der Entwicklungsreihe fest zu setzen sind, ist das Ende der Sporenbildung (Tetraden) mit Zahlen der natürlichen Zahlenreihe versehen, desgleichen das Ende der Sporenkeimung. Der Einfachheit wegen sind diese Hauptpunkte bei der Darstellung des Entwicklungsganges als eine gemischte Zahl dargestellt, wovon die ganze Zahl, die Ziffer der Sporenbildung also diejenige aus Tabelle 1 darstellt. Der Zähler des Bruches beleuchtet die Verhältnisse an der Seite der Mikropyle, während der Nenner dagegen die Kernentwicklung an der Chalaza wiedergibt. Es bedeutet z. B.  $9\frac{17}{18}$ , dass eine Tetradenteilung statt-

findet, wie bei Nummer 9 in Tafel V angegeben ist. Die Weiterentwicklung folgt dann aus Tafel VI N<sup>o</sup>. 17, welche, da über 18 stehend, andeutet, dass wir es hier mit den Kernen an der Seite der Mikropyle zu tun haben, und 18 stellt diejenigen an der Chalaza vor. Um die Darstellung noch mehr zu vereinfachen, wird auch schliesslich der Bruchstrich weggelassen, und das Ganze stellt sich dann in folgender Form dar:  $9_{18}^{17}$ . Ein Fragezeichen will in der nachstehenden Übersicht besagen, dass diese Entwicklungsstufe bisher nicht untersucht worden ist und ein horizontaler Strich bedeutet dass, wenn der Embryosack sich in diesem Stadium befindet, die diesbezüglichen Kerne verschwunden sind. Bekanntlich ist die Tabelle nun sehr unvollkommen. So fehlt z. B. darin der weit geläufigste Fall, dass die Tetradenkerne mit Zellwänden umgeben sind. Statt dessen nun kommt in der Tabelle eine Tetrade ohne Zellwände vor. Im Nachstehenden habe ich mich nun bei der Anwendung dieser Tetrade bedient und dann Zellwände vorausgesetzt. Es sei dann, dass eine besondere Bemerkung in andre Richtung weist. In der Formel  $9_{18}^{17}$  ist demnach 9 nicht das dargestellte Bild in der Tabelle wohl aber dasselbe *mit* Zellwänden. Kommt nun ein Fall nicht in der Tabelle vor, so steht ein X dafür in der Formel. Bei den Piperaceen und an andrer Stelle findet man, dass die angewandte Formel mit zwei multipliziert werden soll, womit bezeichnet wird, dass man es mit einem sechszehnkernigen Embryosack zu tun hat; denn diese Vermehrung der Kerne ist nach Ernst (16c) „nicht zu vergleichen mit der Vermehrung der Kernenzahl, wie sie im achtkernigen Embryosacke sekundär, zum Beispiel durch Teilung der Kerne in den Antipodenzellen, also nach erfolgter Zellbildung im Embryosacke, eintritt. Der Vorgang der freien Kernteilung, der im Embryosack der Gymnospermen zur Bildung einer grossen Anzahl freier Kerne führt, bei den meisten Angiospermen aber nach dem dritten Teilungsschritt eingestellt wird, ist bei diesen Formen durch einen vollkommen normalen, dem dritten sich anschliessenden, vierten Teilungsschritt verlängert. Hierin stimmen alle diese Formen, so verschieden auch nach dem vierten Teilungsschritt ihre weitere Ausgestaltung erfolgen mag, völlig überein....“

## MONOKOTYLEDONES.

Alismaceae	6	1	{ <i>Alisma Plantago</i> <i>Echinodorus</i>	Nitzschke	1914
		1			
Butomaceae	9 u. 10	1	<i>Butomus umbellatus</i>	Nitzschke	1914
		1			
		11			
Gramineae	54	18	<i>Limnocharis emarginata</i>	»	»
		1			
		1			
	?	1	<i>Cornucopiae nocturnum</i>	Guignard	1882
		9			
Sparganiaceae.	?	1	<i>Triticum vulgare</i>	Golinski	1893
		11			
Hydrocharitaceae	9	1	<i>Sparganium simplex</i>	Schürhoff	1920
		1			
Cyperaceae	?	1	<i>Hydrocharis nymphoides</i>	Süssenguth	1921
		1			
Palmae	?	1	<i>Cyperus natalensis</i>	Süssenguth	1921
		—			
Araceae	?	1	<i>Chamaedorea concolor</i>	Süssenguth	1921
		23			
		1			
		9			
		1			
	?	5	<i>Nipa fruticans</i>	Radermacher	1925
		1			
		1			
		9			
		1			
		5			
		1			
	?	19	<i>Actinophloeus</i> Macc. Becc.	»	»
		5			
		1			
		1			
		1			
	?	5	<i>Lysichiton camschatcense</i>	Campbell	1900
		1			
		1			
		1			
		1			
		1			
	?	1	{ <i>Aglaonema pictum</i> " <i>simplex</i> " <i>modestum</i> " <i>versicolor</i>	»	1903
		1			
		1			
		1			
		1			
	?	1	»	»	1909
		1			
		1			
		1			
	?	1	»	»	1912
		1			
		1			
	?	1	»	»	1912
		1			
		1			
	?	1	»	»	1908
		1			
		1			
		1			
	?	1	<i>Spathyema foetida</i>	»	1907
		1			
	?	1	{ <i>Dieffenbachia</i> <i>Arisaema triphyllum</i> <i>Nephtytis</i>	»	»
		1			
		1			
	?	1	»	»	1908
		1			
	?	1	»	»	»
		1			
Xyridaceae	6	1	<i>Xyris indica</i> L.	Weinzieher	1914
		1			
Commelinaceae	54	1	<i>Commelina stricta</i>	Guignard	1882
		1			
Pontederiaceae	9	1	{ <i>Pontederia cordata</i> <i>Eichhornia crassipes</i>	R. W. Smith	1898
		1			
Liliaceae	6	1	<i>Tricyrtis hirta</i>	Guignard	1882
		1			
		1			
	9	1	<i>Clintonia borealis</i>	Smith	1911
		—			
	1	1	<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	Guignard	1882
		1			
	6	1	<i>Yucca Gloriosa</i>	»	»
		1			

	?	1	<i>Lilium philadelphinum</i>	Schnarf	1923
		1			
	4 u. 5	1	» <i>subulatum</i>	Campbell	1898
		1			
	2	1	<i>Agraphis nutans</i>	Guignard	1882
		1			
	57	1	<i>Tulipa Gesneriana</i>	Ernst	1901
		1			
	2	1	<i>Agraphis campanulata</i>	Guignard	1882
		1			
	42 u. 34	1	<i>Paris quadrifolia</i>	»	1902
		1			
	37	5 u. 7	<i>Trillium grandiflorum</i>	»	»
		1			
	9	1	<i>Lilium Martagon</i>	Sargant	1896
		1			
	?	1	{ <i>Allium odorum</i>	Tretjakow	1895
		1	{ » <i>fistulosum</i>	Strasburger	1879
	9, 11	1	<i>Narcissus micranthus</i>	Treub et	1880
Amaryllidaceae	u. 12	1		Mellink	
		1			
	?	1	<i>Cyrtanthus sanguineus</i>	Farrell	1914
		1			
	?	1 u. —	<i>Atamosco texana</i>	Pace	1913
		1			
	9	1	{ <i>Haemanthus Katharinae</i>	Stenar	1925
		1	{ » <i>albiflos</i>	»	»
		1	{ <i>Clivia nobilis</i>	»	»
	6	1	<i>Galanthus nivalis</i>	»	»
		1			
	54	1	<i>Crinum latifolium</i>	»	»
		1			
	9	1	<i>Jaxiolirion montanum</i>	»	»
		1			
	9, 10, 11	1	<i>Convallaria majalis</i>	»	»
	u. 12	1			
		1	{ <i>Bomaria Caldasii</i>	»	»
		1	{ <i>Curculigo recurvata</i>	»	»
	9	1	{ <i>Vellozia elegans</i>	»	»
		1	{ <i>Hypoxis decumbens</i>	»	»
		1	{ » <i>villosa</i>	»	»
Taccaceae	?	1	<i>Tacca</i>	Süssenguth	1921
		1			
Dioscoreaceae	?	1	<i>Dioscorea</i>	»	»
		1			
Musaceae	?	1	{ <i>Gross Michel</i>	d'Angremond	1912
		1	{ <i>Appelbacove</i>	»	»
Cannaceae	6	1	<i>Canna indica</i>	Guignard	1882
		1			
Burmanniaceae	?	1	<i>Burmannia coelestis</i>	»	»
		1			
	1	1	» <i>candida</i>	Ernst et	1912
		1		Bernard	

Orchideae	9	1	<i>Burmannia Championii</i>	Ernst et Bernard	1912					
	?	1	» <i>tuberosa</i>	»	»					
	9	1	{ <i>Epipactis</i>	Brown u. Sharp	1911					
		1				{ <i>Calopogon</i>				
			<i>Bletia Shepherdii</i>	Pace	1909					
			<i>Epidendrum cochleatum</i>	Sharp	1912					
			» <i>verrucosum</i>	»	»					
			» <i>globosum</i>	»	»					
	31	1	{ <i>Coelogyne massangeana</i>	»	»					
		18				{ <i>Pogonia macrophylla</i>				
							{ <i>Phajus grandifolius</i>			
								{ <i>Corallorrhiza maculata</i>		
									{ <i>Cypripedium spectabile</i>	
										{ <i>» parviflorum</i>
		{ <i>» candidum</i>								
1	1		{ <i>Broughtonia sanguinea</i>	Sharp	1912					
	19					{ <i>Gyrostachis gracialis</i>				
31	1		{ <i>» cernua</i>	Pace	1914					
	18					{ <i>Gastrodia elata</i>				
31	11		»	Kusano	1915					
	19									

## DICTYLEDONES.

Juglandaceae	57	10	<i>Juglans regia</i>	Karsten	1902								
Piperaceae		1	{ <i>Peperomia pellucida</i>	Campbell	1899								
				{ <i>» hispidula</i>	Johnson	1900							
					{ <i>» Sintensii</i>	»	1907						
						{ <i>» arifolia</i>	»	1914					
							{ <i>» Ottoniana</i>	Brown	1908				
	7	1						{ <i>» resediflora</i>	»	»			
		1							{ <i>» blanda</i>	Häuser	1916		
		2								{ <i>» marmorata</i>	»	»	
											{ <i>» magnoliifolia</i>	»	»
												{ <i>Piper subpeltatum</i>	Palm
54	1												
	1	{ <i>» medicum</i>	Johnson	1902									
?	1												
	1	{ <i>Heckeria umbellata</i>	»	»									
?	1												
Ulmaceae	57	1	<i>Ulmus americana</i>	Shattuck	1905								
Urticaceae		1	{ <i>Urtica dioica</i>	Strasburger	1910								
	9	1											
		1											
	57	1	<i>Elatostemma sessile</i>	»	»								



			<i>Lophogyne capillacea</i>	Went	1909
			<i>Mourera fluviatilis</i>	»	—10
	X	1	<i>Tristicha hypnoides</i>	»	»
			<i>Rhyncholacis macrocarpa</i>	»	»
			<i>Oenone Hulkiana</i>	»	1912
			<i>Cladopus Nymanni</i>	»	»
			<i>Podostemon subulatum</i>	Magnus	1913
	1	1	<i>Hydrobryum olivaceum</i>	»	»
		24	<i>Farmeria metzgerioides</i>	»	»
			<i>Lawia zeylanica</i>	»	»
	1	17	<i>Dicraea elongata</i>	»	»
		18	<i>Sedum calabricum</i>	Rombach	1911
Crassulaceae			<i>Cotyledon gibbiflora</i>	»	»
			<i>Sempervivum annuum</i>	»	»
			<i>Crassula cordata</i>	»	»
	9	1	<i>Rochea coccinea</i>	»	»
		1	<i>Kalanchoe glandulosa</i>	»	»
			<i>Bryophyllum crenatum</i>	»	»
			» <i>calycinum</i>	»	»
Saxifragaceae	36	1	<i>Parnassia palustris</i>	Pace	1912
			<i>Saxifraga ligulata</i>	»	»
			» <i>crassifolia</i>	»	»
	9	1	» <i>cordifolia</i>	»	»
		18	» <i>spontanica</i>	»	»
			<i>Heuchera britoides</i>	»	»
	?	1			
		1	<i>Philadelphus coronarius</i>	v. d. Elst	1909
	57	1	<i>Hydrangea acuminata</i>	»	»
Pittosporaceae			<i>Pittosporum ramiflorum</i>	Bremer	1916
	9	1	» <i>timorense</i>	»	»
Rosaceae	10	1	<i>Eriobotrya japonica</i>	Guignard	1882
			<i>Alchemilla speciosa</i>	Strasburger	1904
	9, 10 u. 11	1	» <i>splendens</i>	»	»
			» <i>gelida</i>	»	»
	31—33	?			
		?	» <i>pentaphylla</i>	»	»
	9	1	» <i>grossidens</i>	»	»
			<i>Rubus biflorus</i>	»	»
			» <i>leucodermis</i>	»	»
	12	1	<i>Rosa cinnamomea</i>	»	»
			» <i>rubiginosa</i>	»	»
	12 u. 11	1	» <i>canina</i>	»	»
Leguminosae	9	1	<i>Cytisus Adami</i>	Tischler	1903
Rutaceae	3	1	<i>Ruta graveolens</i>	Guignard	1882
Polygalaceae	3	1	<i>Polygala myrtifolia</i>	»	»
Euphorbiaceae	9	1	<i>Ceramanthus</i>	Arnoldi	1912

	9	1 24	<i>Codiaeum</i>	Arnoldi	1912
	9	1 u. 1 24 u. 11	<i>Pedilanthus</i>	»	»
	9	1 11	<i>Euphorbia splendens</i>	Weniger	1917
			» <i>procera</i>	Modilewski	1909
			» <i>virgata</i>	»	1911
	9	1 — × 2	» <i>palustris</i>	Dessiatoff	»
			» <i>Preslii</i>	Modilewski	»
			<i>Acalypha</i>	Dessiatoff	»
				Weniger	1917
				Arnoldi	1912
	9	1 1	<i>Euphorbia Rostkoviana</i>	Wurdinger	1910
Staphyleaceae	9	1 1	<i>Staphylea trifoliata</i>	Riddle	1905
Tiliaceae			<i>Tilia platyphyllos</i>	Stenar	1925
	9	1 1	» <i>tomentosa</i>	»	»
			» <i>cordata</i>	»	»
			» <i>vulgaris</i>	»	»
			<i>Entelea palmata</i>	»	»
			<i>Sparmannia africana</i>	»	»
			<i>Corchorus trilocularis</i>	»	»
Malvaceae	?	1 1	<i>Anoda hastata</i>	Guignard	1882
			<i>Sida arborea</i>	»	»
			<i>Malva Alcea</i>	Stenar	1925
			» <i>parvifolia</i>	»	»
			» <i>oxyloba</i>	»	»
			» <i>moschata</i>	»	»
			» <i>neglecta</i>	»	»
			» <i>mauritiana</i>	»	»
			» <i>parviflora</i>	»	»
			» <i>palmata</i>	»	»
			» <i>heterophylla</i>	»	»
			» <i>limensis</i>	»	»
	9	1 1	» <i>silvestris</i>	»	»
			<i>Plagianthus malvifolius</i>	»	»
			<i>Hibiscus Trionum</i>	»	»
			<i>Althaea sulphurea</i>	»	»
			» <i>officinalis</i>	»	»
			<i>Lavatera trimestris</i>	»	»
			» <i>arborea</i>	»	»
			<i>Malope trifida</i>	»	»
			<i>Sidalcea neo-mexicana</i>	»	»
			» <i>candida</i>	»	»
			<i>Malvastrum peruvianum</i>	»	»
			<i>Modiolastrum malvifolium</i>	»	»
Theaceae	9	1 1	<i>Camellia theifera</i>	Cohen Stuart	1916
Guttiferae	9	10 18	<i>Garcinia Kydia</i>	Treub	1901
			» <i>Treubii</i>	»	»

Penaeaceae			<i>Sarcocolla squamosa</i>	Stephens	1908
			» <i>furcata</i>	»	—09
			» <i>formosa</i>	»	»
	9	$\frac{1}{-} \times 2$	<i>Penaea mucronata</i>	»	»
			» <i>ovata</i>	»	»
			<i>Brachysiphon imbricatum</i>	»	»
Thymelaeaceae	9	$\frac{1}{1}$	<i>Daphnopsis Swartzii</i>	Guérin	1915
Lythraceae	9	$\frac{1}{1}$	<i>Lythrum Salicaria</i>	Tischler	1917
			<i>Cuphea jorullensis</i>	Guignard	1882
Melastomataceae	9	$\frac{1}{1}$	<i>Bertolonia marmorata</i>	Ruys	1925
	?	$\frac{1}{1}$	<i>Bellucia grossularioides</i>	»	»
			<i>Miconia racemosa</i>	»	»
			<i>Nepsera aquatica</i>	»	»
	9	$\frac{1}{1}$	<i>Triuranthera Winkleri</i>	»	»
			<i>Kibessia azurea</i>	»	»
			<i>Memecylon edule</i>	»	»
			» <i>floribundum</i>	»	»
			<i>Mouriria anomala</i>	»	»
	9	$\frac{1}{1}$	<i>Pterolepis glomerata</i>	»	1925
Onagraceae			<i>Oenothera Lamarckiana</i>	Geerts	1909
			» <i>biennis</i>	Werner	1915
			» <i>rhizocarpa</i>	Modilewski	1909
			» <i>tetraptera</i>	Werner	1915
			» <i>coccinea</i>	»	»
			<i>Fuchsia</i>	»	»
			<i>Clarkia</i>	»	»
			<i>Epilobium Dodonaei</i>	Modilewski	1909
	9	$\frac{1}{-}$	» <i>angustifolium</i>	»	»
			<i>Circaea lutetiana</i>	Werner	1914
			» <i>quadrisulcata</i>	Ishikawa	1918
			<i>Oenothera nutans</i>	Modilewski	1909
			» <i>pycnocarpa</i>	Ishikawa	1918
			<i>Gaura Lindheimeri</i>	»	»
			» <i>parviflora</i>	»	»
			<i>Godetia spec.</i>	»	»
			<i>Ludwigia prostrata</i>	»	»
			<i>Jussieua repens</i>	»	»
Hallorhagida- ceae	54	$\frac{1}{1}$	<i>Gunnera Hamiltonii</i>	Schnegg	1902
			» <i>chilensis</i>	Ernst	1908
				Modilewski	1908

	54	1	<i>Gunnera macrophylla</i>	Ernst	1908
		1		Samuels	1912
Cynomoriaceae	9	1	<i>Cynomorium coccineum</i>	Juel	1903
		1			
Monotropaceae	?	1	<i>Monotropa uniflora</i>	Shibata	1902
		1			
Plumbaginaceae			<i>Ceratostigma plumbaginoides</i>	Dahlgren	1916
	57	17	<i>Plumbago zeelandica</i>	»	1915
		18	» <i>capensis</i>	»	—16
			» <i>pulchella</i>	»	» »
	57	17	<i>Plumbagella micrantha</i>	»	» »
		20			
Oleaceae	9	1	<i>Jasminum grandiflorum</i>	Guignard	1882
		1			
Gentianaceae	?	1	<i>Gentiana ciliata</i>	»	1901
		18			
	?	1	» <i>campestris</i>	»	»
		8	» <i>tenella</i>	»	»
Borraginaceae			<i>Symphytum officinale</i>	Svensson	1925
			<i>Pulmonaria officinalis</i>	»	»
			<i>Nonnea lutea</i>	»	»
			<i>Borrago officinalis</i>	»	»
			<i>Lithospermum officinale</i>	»	»
			<i>Lappula echinata</i>	»	»
			<i>Myosotis arvensis</i>	»	»
			<i>Asperugo procumbens</i>	»	»
			<i>Cerinthe major</i>	»	»
	9	1	<i>Cynoglossum officinale</i>	»	»
		1	<i>Lycopsis arvensis</i>	»	»
			<i>Anchusa officinalis</i>	»	»
			<i>Heliotropium parviflorum</i>	»	»
			» <i>europaeum</i>	»	»
			» <i>peruvianum</i>	»	»
			» <i>messerschmid-</i> <i>oides</i>	»	»
			» <i>paronychioides</i>	»	»
Hydrophyllaceae			<i>Tournefortia hirsutissima</i>	»	»
			<i>Nemophila nemorosa</i>	»	»
			» <i>arita</i>	»	»
	9	1	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	»	»
		1	» <i>viscida</i>	»	»
			<i>Hydrolea spinosa</i>	»	»
Solanaceae	9	1	<i>Nicotiana Tabacum</i>	Guignard	1902
		1			
Caprifoliaceae	6	1	<i>Lonicera Standishii</i>	»	1882
		1			
Cucurbitaceae	58 u.	37 ?	<i>Bryonia</i>	Tischler	1906
		?			
	9	1	<i>Benincasa cerifera</i>	Kratzer	1918
		1 u. 8	<i>Cucurbita Pepo</i>	»	»

Compositae	9	1	} <i>Luffa aegyptiaca</i>	Kratzer	1918	
	1	u. 8				
	9	1	} <i>Petasites albus</i>	Guignard	1882	
		9				» <i>niveus</i>
		9				<i>Conyza ambigua</i>
	12	1	} <i>Tussilago Farfara</i>	Schürhoff	1920	
		9				
9 u. 57	17	} <i>Hieracium excellens</i>	Rosenberg	1906		
	18				» <i>flagellare</i>	
9	1	} <i>Senecio vulgaris</i>	Strasburger	1879		
	1					

Aus der Übersicht folgt augenscheinlich, dass der Embryosack  $\frac{1}{1}$ , also der achtkernige durch seine grosse Häufigkeit wohl als „normaler“ Embryosack an zu sprechen ist. Das ist aber weit gefehlt; denn aus der Liste dieser wenigen bestimmten Pflanzen ist zunächst einmal zu ersehen, dass jeder achtkernige Embryosack eben *durch seine Entwicklung* noch lange nicht einem andern achtkernigen gleich ist. Der Beispiele sind viele. Hier soll nur eins angeführt werden. Die Embryosäcke von *Xyris indica* und *Drosera rotundifolia* sind beide  $\frac{1}{1}$  also „normal“ d. h. achtkernig. Ihre Entstehung aber weist sehr verschiedene Wege auf, und hierdurch sind sie nicht gleich. Durch diese Ungleichheit, die im vorliegenden Falle systematischen Wert hat, sind die beiden Embryosäcke von einander zu scheiden und von einem „normalen“ kann deswegen bei keinem von beiden gesprochen werden, obwohl alle zwei achtkernig sind. Im vorliegenden Falle ist für die Systematik die Zahl der im Embryosack vorhandenen acht Kerne unwesentlich, dagegen der Ursprung der Makrospore, die sich im Embryosack weiter fort bildet ein wesentliches Kennzeichen. Daraus folgt, dass auch hier wie in der allgemeinen Systematik überhaupt dasselbe Merkmal an der einen Stelle von Bedeutung sein kann, während das gleiche an einem andern Orte belanglos ist. Diese Erkenntnis ist schon möglich an der Hand so weniger Merkmale, die uns heutzutage zur Verfügung stehen. Wie anders würde der „normale“ Embryosack aussehen, wenn uns noch mehr Kennzeichen zur Verfügung stün-

den! Durch eine solche Betrachtung wird auch die erste Gruppe, die DAHLGREN (12) aufstellte, stark erschüttert.

Es würden sicherlich die Embryosäcke von *Hydrocharis* und der *Malvaceen* u. a. nicht einander völlig gleich erscheinen, wenn mehr Details bekannt wären. Deswegen folgt aus der Übersicht, dass jedes Mal der untersuchte — auch der sogenannte normale — Embryosack genau zu beschreiben ist. Dabei ist sicherlich nicht zu verkennen, dass das Resultat derartiger Beschreibungen von allen Dingen von der Exaktheit und Sorgfalt des Beobachters u. s. w. abhängig sein wird.

Fast nirgendwo in alle den Arbeiten findet man eine genaue Beschreibung vom Äussern des Eikerns, höchstens hier und da einmal eine Bemerkung, dass er innerhalb der Eizelle an dem einen oder andern Ende einer Vakuole gelegen ist. Ob die Vakuole gross oder klein, oval oder kreisförmig u. s. w. ist, davon wird nichts gesagt. Das Verhältnis der Eizelle zu den Synergiden wird kaum berührt. Was in Bezug des Eikerns auf die Eizelle gesagt worden ist, gilt natürlich auch von allen übrigen Kernen des Embryosackes. Ganz sicher steht es auch noch nicht fest, aus welchen der beiden Kerne bei der dritten Teilung die beiden Synergiden, der Ei- und der Polkern hervorgehen. Das Wissen hierüber würde sicher von Fall zu Fall eine charakteristische Rolle bei der Determination der Pflanzen mittels des Gametophyten spielen. Auch ist es hierfür wichtig zu wissen, welche von den beiden Synergiden an der Befruchtung teil nimmt. Und dann ist der sekundäre Embryosack zu berücksichtigen. Zuerst ist der Zeitpunkt der Verschmelzung der beiden Polkerne festzulegen, ob er früh, spät oder überhaupt nicht statt hat. Dann ist seine Lage in unmittelbarer Nähe des Eiapparates, des Antipodencomplexes oder auf gleichem Abstände von beiden zu betrachten, ferner ob diese Stellung sofort angenommen wird, oder ob die verschmolzenen Polkerne noch erst wandern ehe sie eine fixierte Lage einnehmen. Alles dies sind uns unbekanntes Dinge, die sich aber beim Aufbau eines Systems der Gametophyten als sehr wertvoll erweisen würden. Auf die Antipoden soll hier nur soweit eingegangen werden, als betont werden muss, dass ihr Verschwinden respektive Bleiben auch nicht ohne Ein-

fluss auf die Stellung einer Pflanze innerhalb des hier angedeuteten Systems sein wird. Dass ihre Form, Anzahl, Lagerung u. s. w. eine Rolle spielen, braucht eigentlich nicht hinzu gefügt zu werden. Auch die Bildung von Zellwänden im ausgebildeten Embryosack sind in den Kreis der Unterscheidungsmerkmale aufzunehmen. Von Bedeutung ist selbstverständlich die Bildung oder Nichtbildung der Zentralvakuole, das längere oder kürzere Verweilen des Embryosackes im zweikernigen Zustande, die Abstände und die Ortsveränderungen, denen die Kerne vielleicht noch in dieser Phase unterliegen. Bei einer solchen Beobachtung des Embryosackes ist schliesslich auch etwas von dem Reichtum oder von der Armut des vorhandenen Protoplasmas zu berichten.

Bei dem vorliegenden Versuch, das natürliche System durch ein System der haploiden Generation zu ergänzen, ist das Vorkommen einer grössern Anzahl von Embryosackmutterzellen ganz ausser Betracht gelassen worden. Wenn diese und andere Fälle auch noch betrachtet worden wären, so würde der Aufbau des Systems einen derartigen Umfang angenommen haben, der weit über den Rahmen dieser Arbeit reichte.

Zum Schluss muss noch bemerkt werden, dass die Übersicht über das bisher untersuchte Pflanzenmaterial uns erkennen lässt, dass die Zahl der beobachteten Objekte verschwindend klein ist, und dass die ganze Methode der Untersuchung noch wesentlich vertieft werden muss, wenn das vorgesteckte Ziel erreicht werden soll.

### Zusammenfassung.

1) Bei *Nipa fruticans* entsteht aus einer Archesporozelle die Embryosackmutterzelle. Diese bildet eine Dyade. Die zur Chalaza zu gelegene grössere Makrospore tritt in den Embryosack und zerfällt an der Seite der Mikropyle in vier Kerne, während sich der eine Kern an der entgegengesetzten Seite nicht weiter teilt. Dieser wird zum Polkern und vereinigt sich mit dem Polkern von der Eiseite zum sekundären Embryosack innerhalb einer Plasmaanhäufung. Der so fertig ausgebildete *Embryosack* ist demnach *fünfkernig*. Seine Eizelle ist gross. Sein Plasmagehalt dagegen gering. Die Samenanlage ist aufrechtstehend und anatrop und mit zwei Integumenten versehen.

Die *Tetraden*, welche zum Pollen werden, *liegen in einer Reihe*. Es sind *acht Chromosomen* vorhanden.

2) *Actinophloeus Macarthurii* Becc. Msc. zeigt eine grosse langgestreckte, vom Nucellusgewebe losgelöste Embryosackmutterzelle, die mit einem gewaltigen zur Mikropyle hin gelegenen Kerne versehen ist. Die Tetradenkerne gehören infolge starker Einfaltungen der jungen Samenanlage verschiedenen Ebenen an. Der ausgebildete Embryosack enthält acht Kerne und ist protoplasmareich. Zu meinem grossen Bedauern, ist es mir infolge der Beschaffenheit des Materials nicht möglich gewesen mehr und genauere Daten über die Embryosackentwicklung von *Actinophloeus Mac.* Becc. zusammen zu tragen.

3) *Actinophloeus Macarthurii* Becc. Msc. wird in dieser Abhandlung *zum ersten Male beschrieben*. Es ist dies eine mittelhohe Palme, deren Heimat wahrscheinlich Neu-Guinea ist, was wenigstens für einige Arten von dieser Gattung feststeht. Die Palme ist eingeschlechtlich mit männlichen Scheinzwittern,

welche sich jedoch auch noch durch die Form und Anordnung der Blütenblätter von der weiblichen Blüte unterscheiden.

4) In der bisherigen Literatur hat sich bis jetzt noch kein System, welches mittels der haploiden Generation aufgebaut gewesen ist, halten können. Der Fehler all dieser Systeme ist in ihrer Einseitigkeit zu suchen; denn die *Cytologie* kann niemals ein selbstständiges System aufstellen, sondern nur *als Stütze der allgemeinen Systematik ihre Mitwirkung verleihen*.

5) Dass so wenig Pflanzen untersucht worden und von diesen nur wenige Merkmale bekannt sind, lässt bei einer Übersicht über die Pflanzenfamilien mittels des hier besprochenen Systems *viele Embryosäcke als gleichartig (äquivalent) erscheinen*, die es bei genauerer Zusicht nicht sind (*Xyris, Drosera*), oder doch nicht zu sein brauchen. Dieses ergibt sich aus den daran angeschlossenen Folgerungen, die uns zeigen, dass wir über die einzelnen Kerne, ihre Lagerung, Lebensdauer u. s. w., Form der Zellwände, Plasmareichtum etc. so zu sagen nichts wissen.

Vorliegende Untersuchung wurde auf Rat und Vorschlag von Herrn Professor F. A. F. C. WENT im Botanischen Laboratorium der Reichsuniversität zu Utrecht ausgeführt. Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht verfehlen meinem von mir so hochgeschätzten Lehrer für das ständige und rege Interesse und seine grosse Mühewaltung, womit er mir hierbei zur Seite gestanden hat, meinen geziemenden Dank auszusprechen.

---

## LITERATUR.

1. AFZELIUS, K., Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*, Acta Horti Bergani Bd. 6. Nr. 3, 1918.
2. ANGREMOND, A. d', Parthenocarpie und Samenbildung bei Bananen, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 30, 1912.
3. ARNOLDI, W., Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen, Trav. Mus. Bot. Acad. Imp. St. Petersbourg, Bd. 9, 1912.
4. BAUCH, K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und physiologischen Anatomie der Palmenblüte, Diss. Berlin, 1911.
5. BOLDINGH, I., Catalogus Herbarii Plantarum in Horto Bogoriensi Cultarum, Editio 1914.
6. BROWN, W. H. u. SHARP, L. W., The Embryosac of *Epipactis*, Bot. Gaz. Bd. 52, 1911.
7. BROWN, W. H., The nature of the Embryosac of *Peperomia pellucida*, Bot. Gaz. Bd. 46, 1908.
8. BANNIER, J. P., Unters. über ap. Fortpfl. bei ein El. Art. v. *Erophila verna*, Rec. d. Trav. Bot. Néerl., 1923.
9. CAMPBELL, D. H., a. Die Entwicklung des Embryosacks von *Peperomia pellucida* Kunth, Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 17, 1899.  
b. Notes on the structure of the Embryosac in *Sparganium* and *Lysichiton*, Bot. Gaz., Bd. 27, 1899.  
c. Studies on the Araceae, Ann. of Bot., Bd. 14, 1900.  
d. Studies on the Araceae; the embryosac and the embryo of *Aglaonema* and *Spathicarpa* Ann. of Bot., Bd. 17, 1903.  
e. Studies in Araceae III. Ann. of Bot., Bd. 19, 1905.  
f. The embryosac of *Pandanus*. prel. note. Ann. of Bot., Bd. 27, 1908.  
g. The development of the flower and embryosac in Liliaceae. Ann. of Bot., Bd. 12, 1898.  
h. The embryosac of *Peperomia*, Ann. of Bot., Bd. 15, 1901.
10. COHEN-STUART, C. P., Sur le développement des cellules génératrices de *Camellia theifera*, Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg, IIIème sér. Bd. 15. 1916.
11. COULTER, J. M. a. Contribution to the life-history of *Ranunculus* Bot. Gaz. Bd. 25, 1898.  
b. Contribution to the life-history of *Lilium philadelphinum*. Bot. Gaz. Bd. 23, 1897.
12. DAHLGREN, K. V. O., Der Embryosack von *Plumbagella*, ein neuer Typus unter den Angiospermen. Ark. för Bot. Bd. 14, 1915.
13. DERSCHAU, M. v., Über disperme Befruchtung von *Nigella arvensis*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 36, 1918.
14. DESSIA TOFF, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *Euphorbia virgata*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 29, 1911.

15. ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II Teil. Palmae, Drude, 1889.
16. ERNST, A., *a.* Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo von *Tulipa Gesneriana*, Flora Bd. 88, 1901.  
*b.* Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 26a, 1908.  
*c.* Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen, Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges. 91. Jahresv. Glarus Bd. 1, 1908.  
*d.* Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 27, 1909.  
*e.* Embryobildung bei *Balanophora*, Flora Bd. 106, 1913.
17. ERNST, A., u. BERNARD C. *a.* Entwicklungsgeschichte des Embryosacks und des Embryo's von *Burmannia candida* und *B. Champonii*, Ann. d. jard. Bot. d. Buitenzorg. IIIème Sér. Bd. 10, 1912.  
*b.* Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos u. d. Endosperms von *Burmannia coelestis* Don. II série Bd. 11, 1912.
18. ELFVING, F., Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jena'sche Zeitschr. f. Naturwiss. N<sup>o</sup>. 13, 1879.
19. ELST VAN DER P., Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceën. Diss. Utr. 1909.
20. ENGLER-GILG, Syllabus der Pflanzenfamilien.
21. FARREL, M. E., The ovary and embryo of *Cyrtanthus sanguineus*, Bot. Gaz. Bd. 57, 1914.
22. FRITSCH, K., Die Stellung der Monokotylen im Pflanzensystem, Englers Jahrb. Bd. 34 Beibl. N<sup>o</sup>. 79, 1905.
23. GEERTS, J. M., Beitrag zur Kennt. d. cytol. u. d. parthen. Sterilität von *Oenothera* Lam. Rec. d. Trav. Néeri. Bd. 5, 1918.
24. GOLINSKI, S. J., Ein Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Androeceums und Gynaeceums d. Gräser. Bot. Centrallbl. Bd. 55, 1893.
25. GOW, I. E., *a.* Morphologie of *Spathygea foetida* Bot. Gaz. Bd. 43, 1907.  
*b.* Embryogeny of *arisaema triphyllum*. Bot. Gaz. Bd. 45, 1908.  
*c.* Studies in Araceae Bot. Gaz. Bd. 46, 1908.
26. GUÉRIN, P., Recherches s. la struct. anatomique de l'ovule et de la graine d. Thyméléacées Ann. d. Jardin Bot. d. Buitenzorg, 2ième Sér. Vol. XIV, 1915.
27. GUIGNARD, L., *a.* Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes, Ann. d. sc. nat. Bot. 6ième série Bd. 17, 1882.  
*b.* Observations sur les Santalacées, Ann. d. sc. nat. Bot. série 7. Bd. 2, 1885.  
*c.* L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes, Ann. d. sc. nat. Bot. sér. 8ième Bd. 11, 1900.  
*d.* La double fécondation dans le Maïs, Journ. d. Bot. Bd. 15, 1901.  
*e.* La double fécondation dans le *Najas major*, Journ. d. Bot. Bd. 15, 1901.  
*f.* La double fécondation chez les Crucifères, Journ. d. Bot. Bd. 16, 1902.  
*g.* Double fécondation chez les Renonculacées, Journ. d. Bot. Bd. 15, 1901.  
*h.* La formation et le développement de l'embryon chez l'*Hypocoum*. Journ. d. Bot. Bd. 17, 1903.  
*i.* La double fécondation chez les Malvacées, Journ. d. Bot. Bd. 11, 1904.
28. HÄUSER, R., Untersuchungen an Makrogametophyten von Piperaceen, Beitr. zur allg. Bot. I, 1916.
29. ISHIKAWA, M., Studies of the embryosac and fertilization of *Oenothera* Ann. of Bot. Bd. 32, 1918.

30. JOHNSON, D. S., A new type of embryosac in *Peperomia*, Johns Hopkins Univ. N<sup>o</sup>. (195), 1907.
31. JUEL, H. O., Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*, Beih. Bot. Centr. Bd. 13, 1903.
32. KARSTEN, G., Über die Entwicklung der Blüten bei einigen Juglandaceen, Flora Bd. 90, 1902.
33. KÖRNICKE, M., a. Untersuchung über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Ber. d. Kerntheil. Verh. d. Naturh. Vereins d. pr. Rheinlande 1896—1897.
34. KÖRNICKE, M., b. Studien an Embryosackmutterzellen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. z. Bonn, 1901.
35. KRATZER, J., Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. Flora Bd. 110, 1918.
36. LÖTSCHER, P. K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanl. Flora Bd. 94, 1905.
37. MAGNUS, W., Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. Flora Bd. 105, 1913.
38. MODILEWSKI, J., a. Zur Embryobildung von *Gunnera chilensis*, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 26a, 1908.  
b. Zur Embryobildung von einigen Onagraceen, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 27, 1909.  
c. Über die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris* u. a. Euphorbiaceen, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 29, 1911.
39. MOTTIER, D. M., Contributions to the embryology of the Ranunculaceae. The Bot. Gazette, 1895.
40. MURBECK, Sv., Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Bot. Not., 1904.
41. NITZSCHKE, J., Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentw. apokarper Nympheaceen u. Helobien, Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 12, 1914.
42. PACE, L., a. Fertilization in *Cypripedium*, Bot. Gaz. Bd. 44, 1907.  
b. The gametophytes of *Calopogon*, Bot. Gaz. Bd. 48, 1909.  
c. *Parnassia* and some allied Genera, Bot. Gaz. Bd. 54, 1912.  
d. Apogamy in *Atamosco*, Bot. Gaz. Bd. 56, 1913.
43. PALM, Bj., Studien über Konstruktionstypen u. Entwicklungswege des Embryosacks der Angiospermen angeführt n. Rutgers. Diss. Stockholm, 1915.
44. PISEK, A., Chromosomenverh., Reduktionst. und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album*), Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62, 1923.
45. PORSCH, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag gehalten a. d. 79 Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte. Dresden 1907.
46. RIDDLE, L. C., Development of the embryosac and embryo of *Staphylea trifoliata*, The Ohio Nat. Bd. 5, N<sup>o</sup>. 6, 1905.
47. ROSENBERG, O., Über die Embryobildung in der Gatt. *Hieracium* Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 24, 1905.
48. ROMBACH, S., Die Entwicklung der Samenknospe bei den Crassulaceen Rec. d. Travaux bot. Néerlandais 1911.
49. RUTGERS, F. L., Embryosac and embryo of *Moringa oleifera* Lam.; the female gametophyte of Angiosperms, Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, 1923.

50. RUYS, J. D., Contribution à l'histoire du développement des Mélastomatacées; énumération des plantes phanérogames anjisspermes examinées au point de vue de la Karyologie. Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg 1925.
51. SAMUELS, J. A., Études s. le développ. du sac embr. et s. la féc. du *Gunnera macrophylla*, Arch. f. Zellf. Bd. 8, 1912.
52. SARGANT, E., The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*, I Oogenesis, Ann. of Bot. Bd. 10, 1896.
53. SCHNARF, K., a. Kleine Beitr. zur Gesch. der Angiospermen, I, II, III. Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 70 u. 71, 1921.  
b. Kleine Beitr. zur Gesch. d. Angiospermen IV, Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 72, 1923.
54. SCHNEGG, H., Beitr. z. Kenntn. d. Gattung *Gunnera*, Flora Bd. 90, 1902.
55. SCHÜRHOFF, P. N., a. Zur Phylogenie des Angiospermen Embryosacks, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 37, 1919.  
b. Der Embryosack von *Tussilago Farfara*, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 38, 1920.  
c. Die Antipodenvermehrung der Sparganiaceen, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 38, 1920.  
d. Die Entwicklungsgeschichte von *Ilex aquifolium*, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 39, 1921.  
e. Zur Polyembryonie von *Allium odorum*, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 40, 1922.
56. SHARP, L. W., a. The embryosac of *Physostegia*, Bot. Gaz. Bd. 52, 1911.  
b. The Orchidembryosac, Bot. Gaz. Bd. 54, 1912.
57. SHATTUCK, C. H., A morphological study of *Ulmus americana* Bot. Gaz. Bd. 40, 1905.
58. SHIBATA, K., Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora*, Flora Bd. 90, 1902.
59. SMITH, R. W., a. A contribution to the life-history of the Pontederiaceae, Bot. Gaz. Bd. 25, 1898.  
b. The tetranucleate embryosac of *Clintonia*, Bot. Gaz. Bd. 52, 1911.
60. SÖDERBERG, E., Über die Pollenentwicklung v. *Chamaedorea corallina*. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 13, 1919.
61. SOUÈGES, R., Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées, Bull. de la Soc. de France, Bd. 57—61, 1913/14.
62. STRASBURGER, E., a. Die Angiospermen und die Gymnospermen, Jena, 1879.  
b. Die Apogamie der Eualchemillen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, 1904.  
c. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47, 1910.
63. SÜSSENGUTH, K., Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen, Beih. z. bot. Centralbl., 1921.
64. STENAR, H., Embryologische Studien I. und II. Akad. Abh. Upsala, 1925.
65. STEPHENS, E. L., A prel. note on the Embryos. of cert. Penaeaceae Ann. of Bot. Bd. 22, 1908
66. SVENSSON, H. G., Zur Embryologie der hydrophilen Borraginaceen und Heliotropiaceen mit bes. Rücksicht auf die Endospermibildung Diss. Upsala, 1925.
67. TIEGHEM, P. VAN, L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification, Ann. d. sc. nat. VIIIème série, Bd. 14, 1901.
68. TISCHLER, G. a. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 24, 1906.

- b. Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami* Poir. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 24, 1902.
- c. Allgemeine Pflanzenkaryologie, im Handbuch d. Pflanzenanatomie v. Linsbauer Bd. II. 1921/22.
- d. Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks v. *Lythrum Salicaria*, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 35, 1917.
69. TRETJAKOW, S., Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 13, 1895.
70. TREUB, M., a. Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes, Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, IIème sér. Bd. 9, 1910.  
b. Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. d. Jard. Bot. Buitenzorg 1891.
71. TREUB, M. et MELLINK, J. F., Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. Arch. Néerl. des Sc. exactes et naturelles Bd. 15, 1880.
72. VANDENDRIES, R., Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. II L'archésporium dans le genre *Cardamine*. La Cellule, Bd. 28, 1912.
73. WEINZIEHER, S., Beitr. z. Entwicklungsgesch. v. *Xyris indica* L. Flora, Bd. 106, 1914.
74. WENIGER, W., Development of embryosac and embryo in *Euphorbia Preslii* and *E. splendens*. Bot. Gaz. Bd. 65, 1917.
75. WENT, F. A. F. C. a. On the development of the ovule, embryosac and egg in Podostemaceae. Rec. d. Trav. Bot. Néerl. Bd. 5, 1908.  
b. Untersuchungen über Podostemaceae. Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. A'dam. II sectie, Deel 16, 1910.  
c. Untersuchungen über Podostemaceae, II Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. A'dam. II sectie Deel 17, 1912.  
d. Reliquiae Treubianiae I. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg 1915.
76. WERNER, E., Zur Ökologie atypischer Samenanlagen, Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. 32, 1915.
77. WETTSTEIN, R., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig u. Wien, Deuticke, 1923.
78. WURDINGER, M., Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosacks v. *Euphrasia Rostkoviana*. Denkschr. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math. naturw. Klasse Bd. 85, 1910.

## ERKLÄRUNG DER FIGUREN.

---

### I. *Nipa fruticans*, Fig. 1—9.

1. Junge Samenanlage mit Archesporzelle und vier Integumenten, wobei die zwei äussern die innern nicht umschliessen. In der Archesporzelle ist ein grosser Kern sichtbar. Vergr. 600 ×
2. Längsschnitt, der die Embryosackmutterzelle im Nucellusgewebe darstellt, der sehr grosse Kern ist hier besonders auffällig, darin befinden sich noch eine grössere Anzahl von Kernen, die wieder durch ihre Dimensionen verschieden sind. Vergr. 1200 ×
3. Stellt den Längsschnitt durch eine Dyade dar, wobei die untere Zelle bedeutend grösser ist als die obere. Es ist nur noch ein grösserer Nucleolus innerhalb der grossen Kerne wahrzunehmen, dagegen viele kleinere. Vergr. 1200 ×
4. Junger Embryosack nach der ersten Teilung der Makrospore *a*, der eine Teilkern ist zur Mikropyleseite gewandert *b*, die andere Hälfte ist an der Chalazaseite gelagert. Vergr. 100 ×
5. Fünfkerniger Embryosack mit vier Kernen an der Mikropyleseite und einem an der Chalazaseite *a*. Eikern (unten) und Antipodenkern (oben), Vergr. 600 × *b*. die zwei Synergiden, Vergr. 600 × *c*. der Polkern, Vergr. 750 ×
6. Die beiden Polkerne in einer Plasmaanhäufung mehr zur Chalaza, als zur Mikropyle hin gelagert. Vergr. 600 ×
7. Vollkommen entwickelter Embryosack mit einem Eikern und zwei Synergiden die beiden Polkerne sind zum sekundären Embryosackkern verschmolzen. Ein ziemlich dichter Plasmastrang zieht sich durch den ganzen Embryosack hindurch. Vergr. 330 ×
8. Die Tetrade der Pollenmutterzelle ist in einer Reihe angeordnet. Vergr. 330 ×
9. Haploide Kernplatte mit acht Chromosomen.

### II. *Actinophloeus Macarthurii* Becc. Msc. Fig. 10—21.

10. Teil einer jungen Samenanlage mit Embryosackmutterzelle und den beiden verwachsenen Integumenten, wovon das innere das äussere an Umfang gewaltig übertrifft. Vergr. 450 ×
11. Stellt eine Tetrade dar, deren einzelne Kerne nicht in einer Ebene liegen. Die untere Schwesterzelle zeichnet sich durch ihre Grösse von den übrigen drei Zellen aus. Vergr. 530 ×
12. Querschnitt durch einen jungen Embryosack, der die Ein- und Ausbuchtungen erkennen lässt, die auf den Längsschnitten als Wucherungen wirken, denen die einzelnen Kerne oder Kerngruppen auf zu sitzen scheinen. Tatsächlich ist die Wand im Innern des Embryosacks glatt. Das äussere Integument zeigt zahlreiche Gefässe, das innere keine. Das äussere umschliesst das innere vollkommen.

13. Vollständig entwickelter achtkerniger Embryosack. *a.* eine Synergide. Vergr.  $700\times$ . *b.* Zweite Synergide und Eizelle. Vergr.  $600\times$ . *c.* Sekundärer Embryosackkern, der sich durch seine starke Färbbarkeit auszeichnet und worin noch schwach ein ziemlich grosser Nucleolus zu erkennen ist. Vergr.  $320\times$ . *d.* enthält zwei Antipoden und *e.* eine, die Vergr. ist bei beiden die gleiche  $660\times$
14. Männlicher Scheinzwitter mit wippenden Staubbeuteln und kräftig entwickeltem Griffel, der jedoch degeneriert ist, plumpe Kelch- und schlanke Kronblätter.
15. Weibliche Blüte, mit behaarter Narbe und gedrungenen Kelch- und Kronblättern.
16. Diagramm der weiblichen Blüte. Die Kelch- und Kronblätter sind in je einer Spirale angeordnet und zwar so, dass die zwei so gebildeten Spiralen entgegengesetzt gerichtet sind.
17. Diagramm der männlichen Blüte. Die Kelchblätter sind in einer Spirale angeordnet, die Kronblätter aber berühren sich nur. Scheinbar unregelmässig sind die Staubgefässe auf dem Blütenboden angeordnet. Der Griffel ist mit drei Narben versehen.
18. Die ursprünglich hängende atrope Samenanlage verwächst sehr bald seitlich.
19. Schema des Blütenstandes an einer Ähre. Zunächst erscheint eine männliche Blüte (oben) darauf folgt wieder eine männliche Blüte (unten) und zwischen beiden eingekeilt erscheint dann zuletzt die weibliche. Die beiden männlichen besitzen je eine Braktee, die früh verschwinden. Es erhält sich dann noch eine Art Wulst, der den drei Blüten gemeinsam ist.
20. Habitusbild aus dem botanischen Garten in Buitenzorg, das uns zeigt, in welcher Art und Weise die Palme dort wächst.
21. Früchte, die sehr lange an der Ähre sitzen bleiben, im Gegensatz zu den männlichen Blüten, die sehr zeitig abfallen.

# STELLINGEN.

---

## I.

De infectie van gerst door *Ustilaga nuda* heeft niet alleen door de bloem, maar ook door de kiemplanten plaats.

## II.

De alveolaire gasdruk is bij luchtademende dieren niet konstant; de verschillen zijn echter gering.

## III.

Bij klierwerking moet er op gelet worden, dat een continue secretie niets zegt omtrent de werking van de cel.

## IV.

Het land van oorsprong van *Cocos nucifera* is tot nu toe onbekend.

## V.

De Pteridophyten zijn af te leiden van vormen die verwant waren met *Anthoceros*.

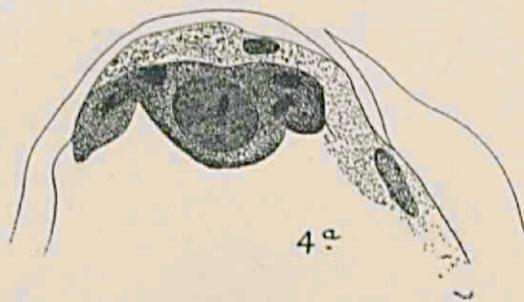
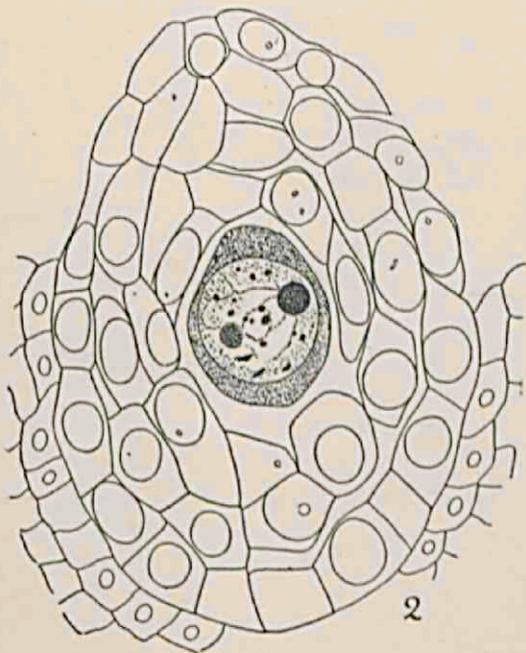
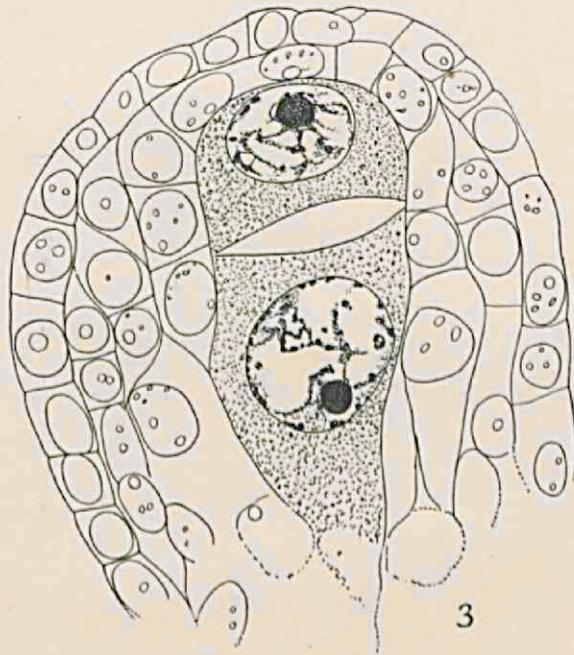
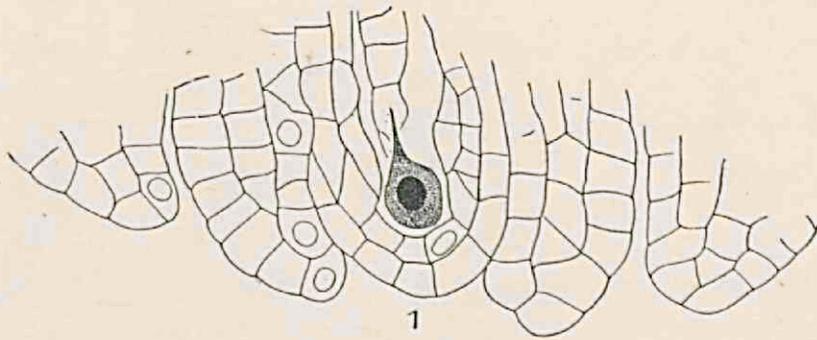
## VI.

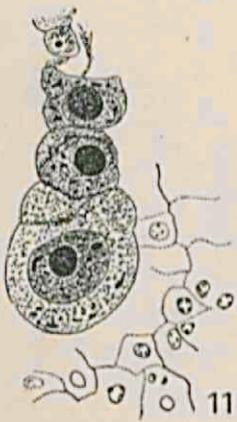
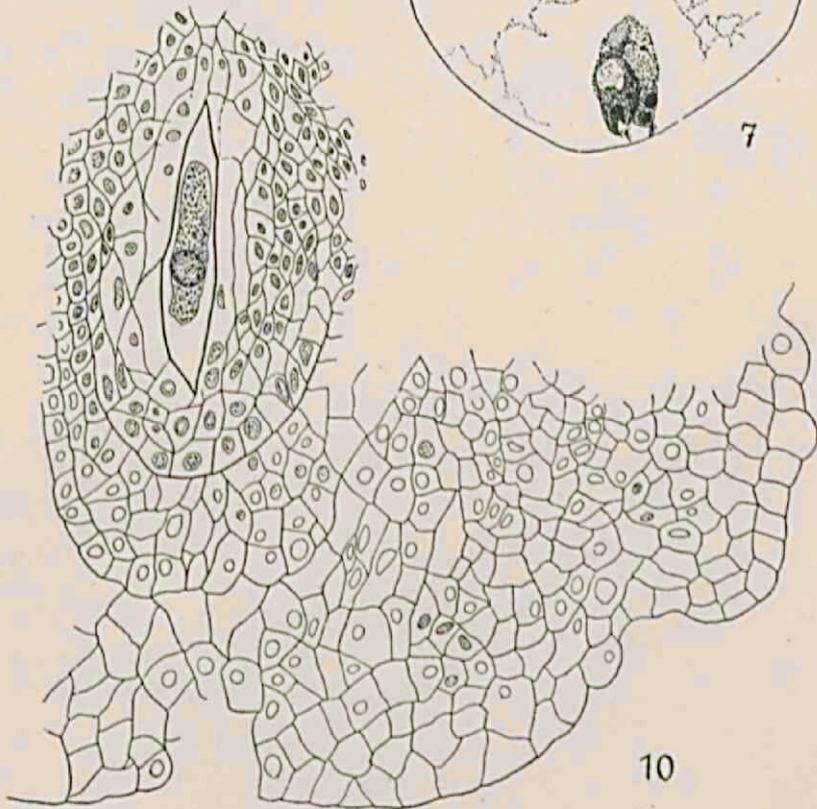
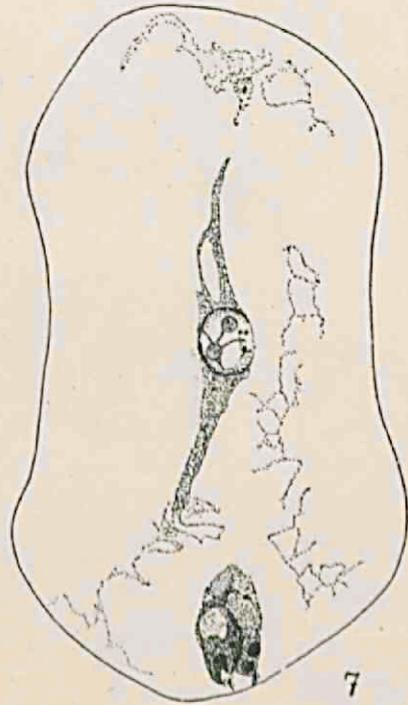
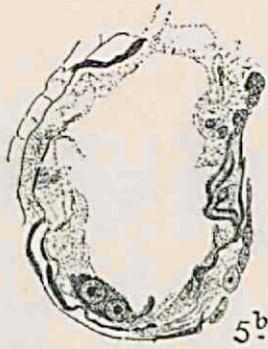
De familierelaties tusschen de meeste recente en fossiele kalkwieren zijn tot nu toe niet opgehelderd.

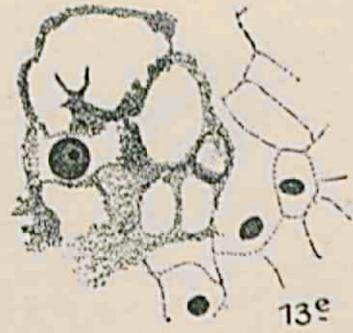
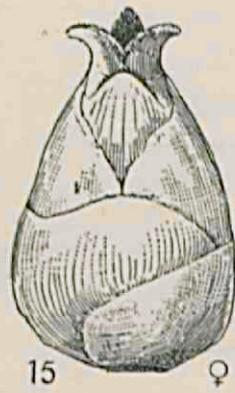
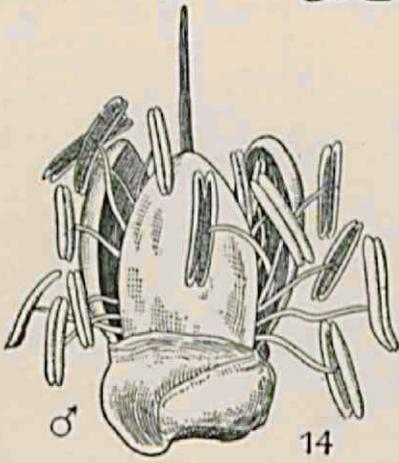
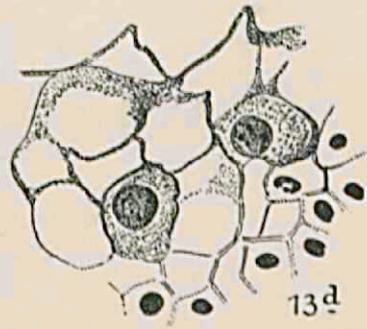
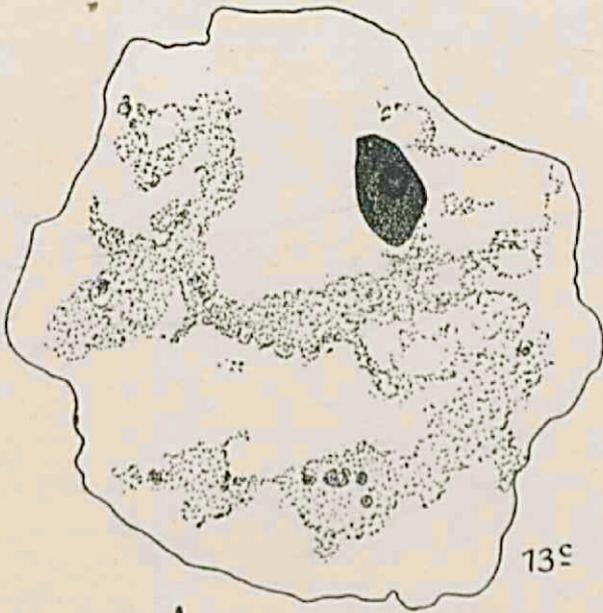
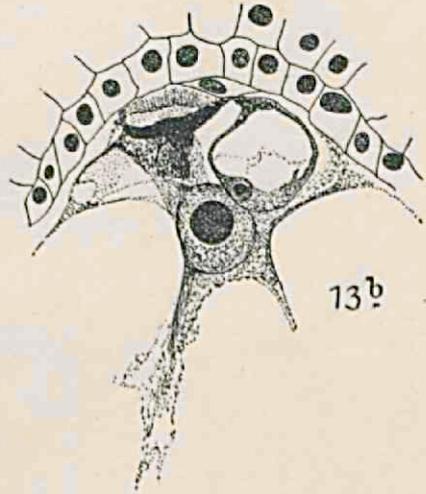
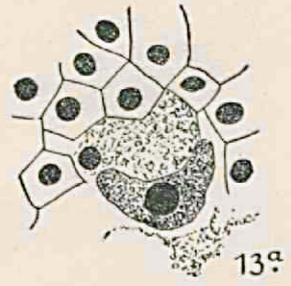
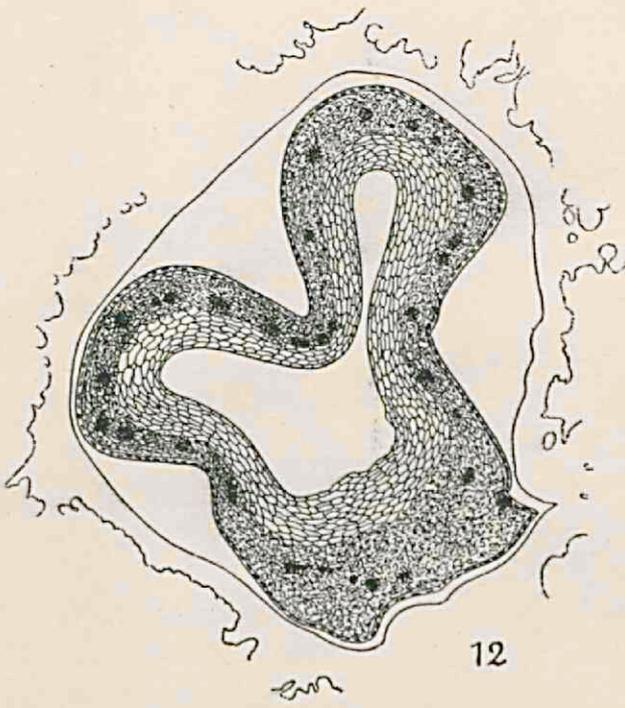
## VII.

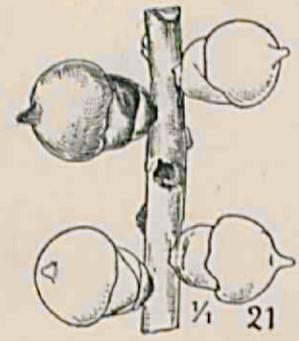
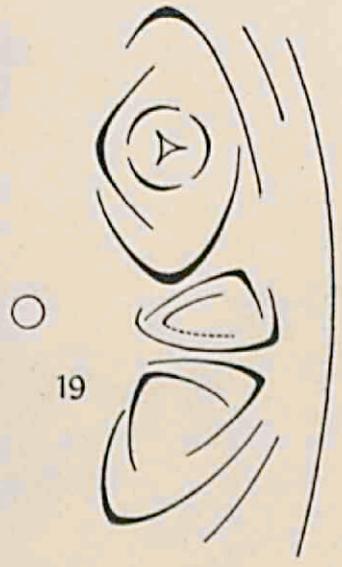
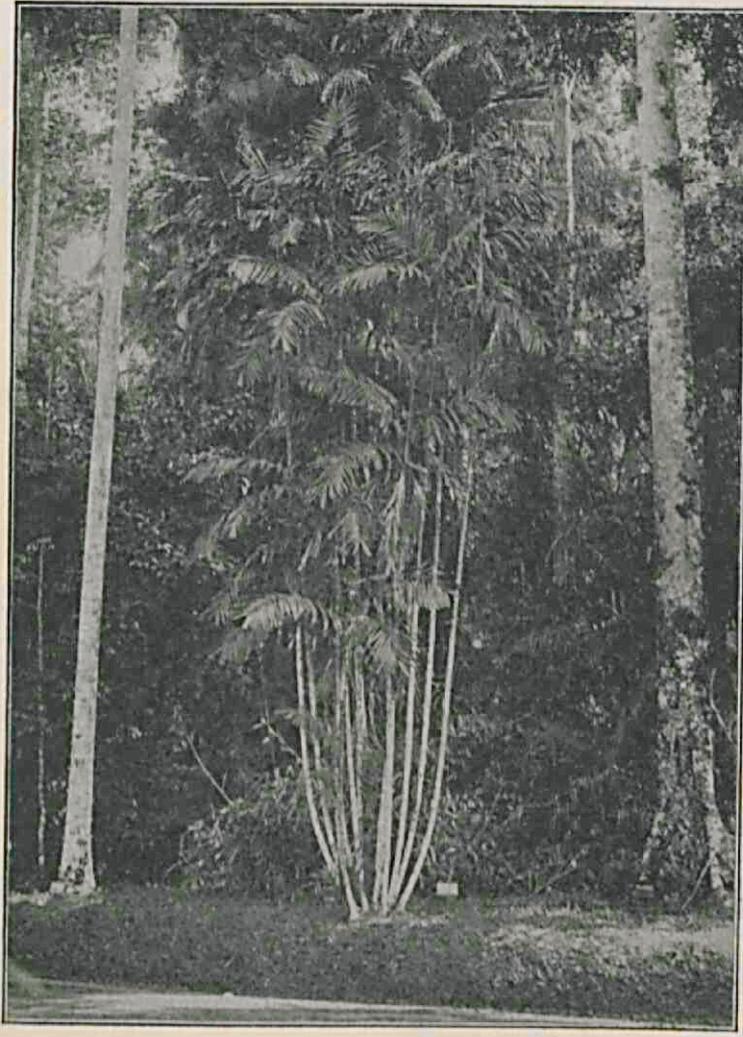
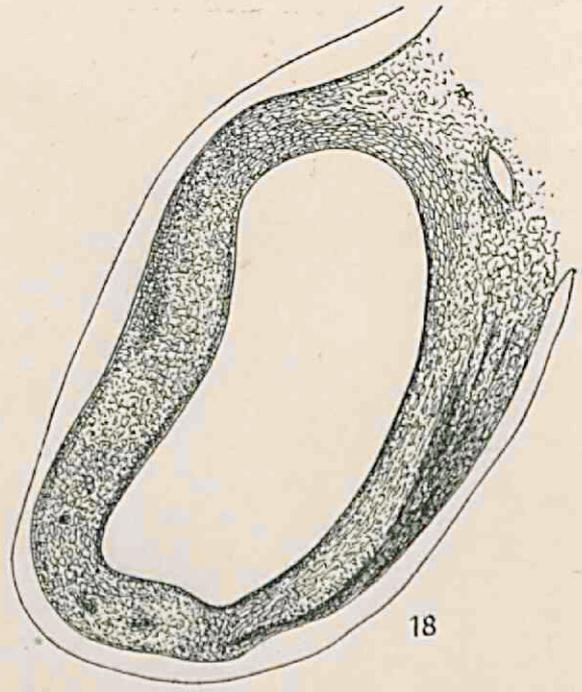
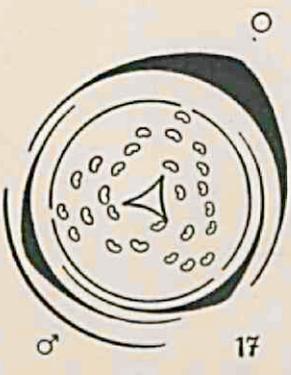
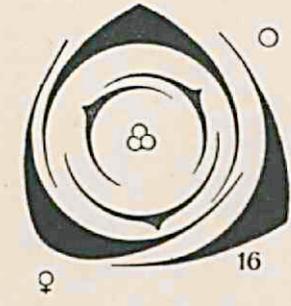
Het is wenschelijk dat aan de Utrechtsche Universiteit een leerstoel voor genetica wordt verbonden.

---

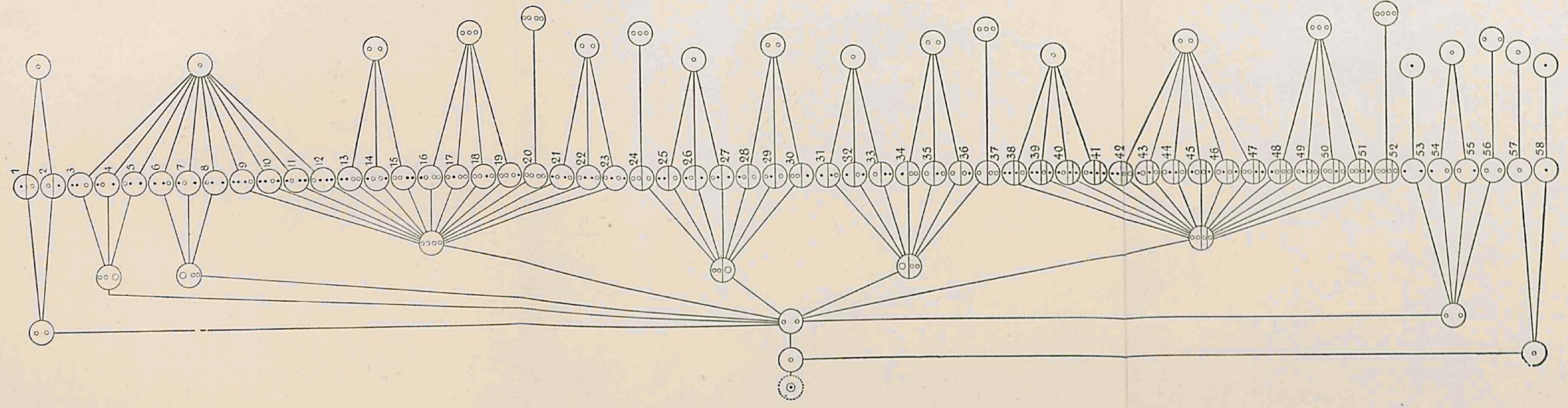


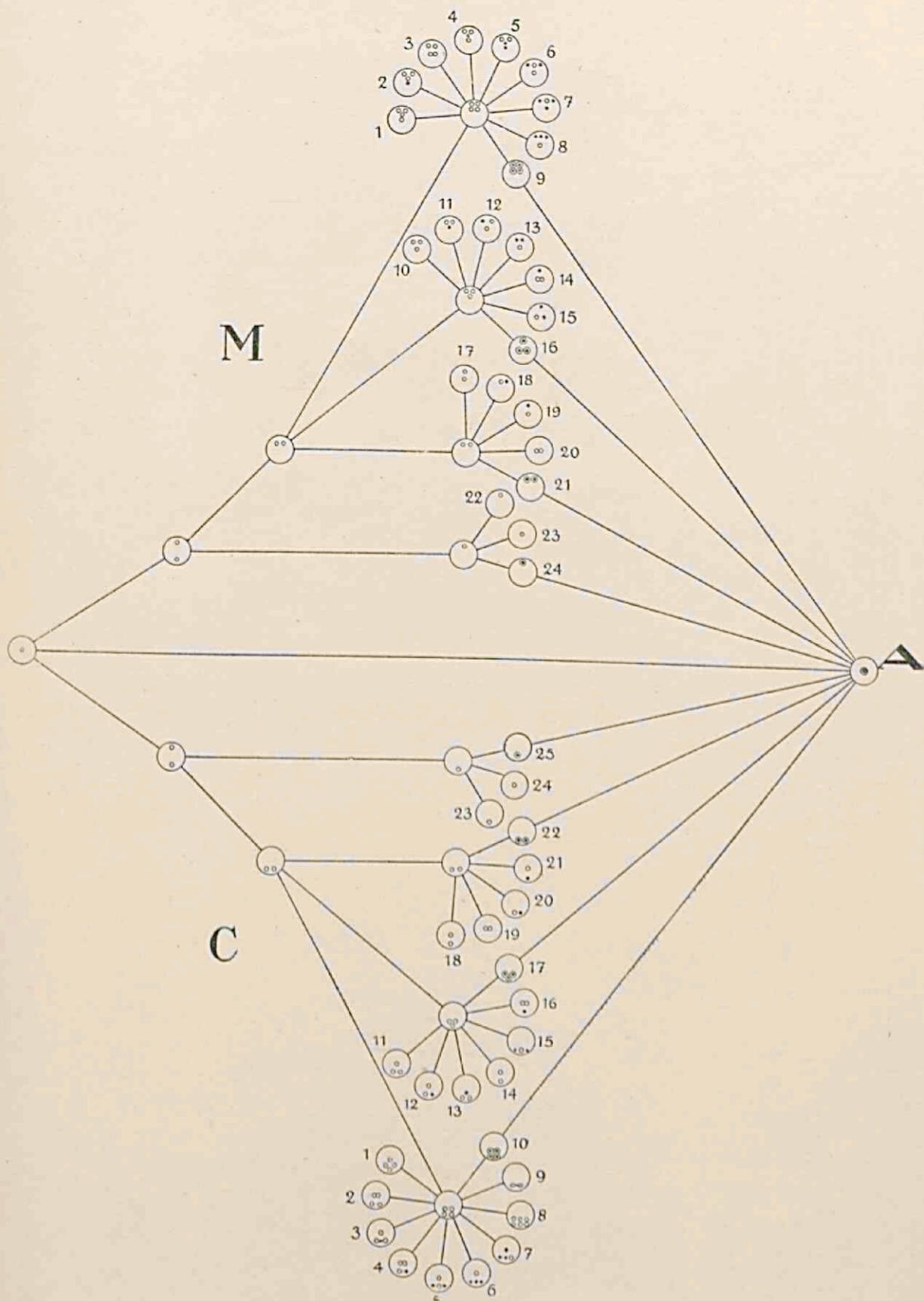












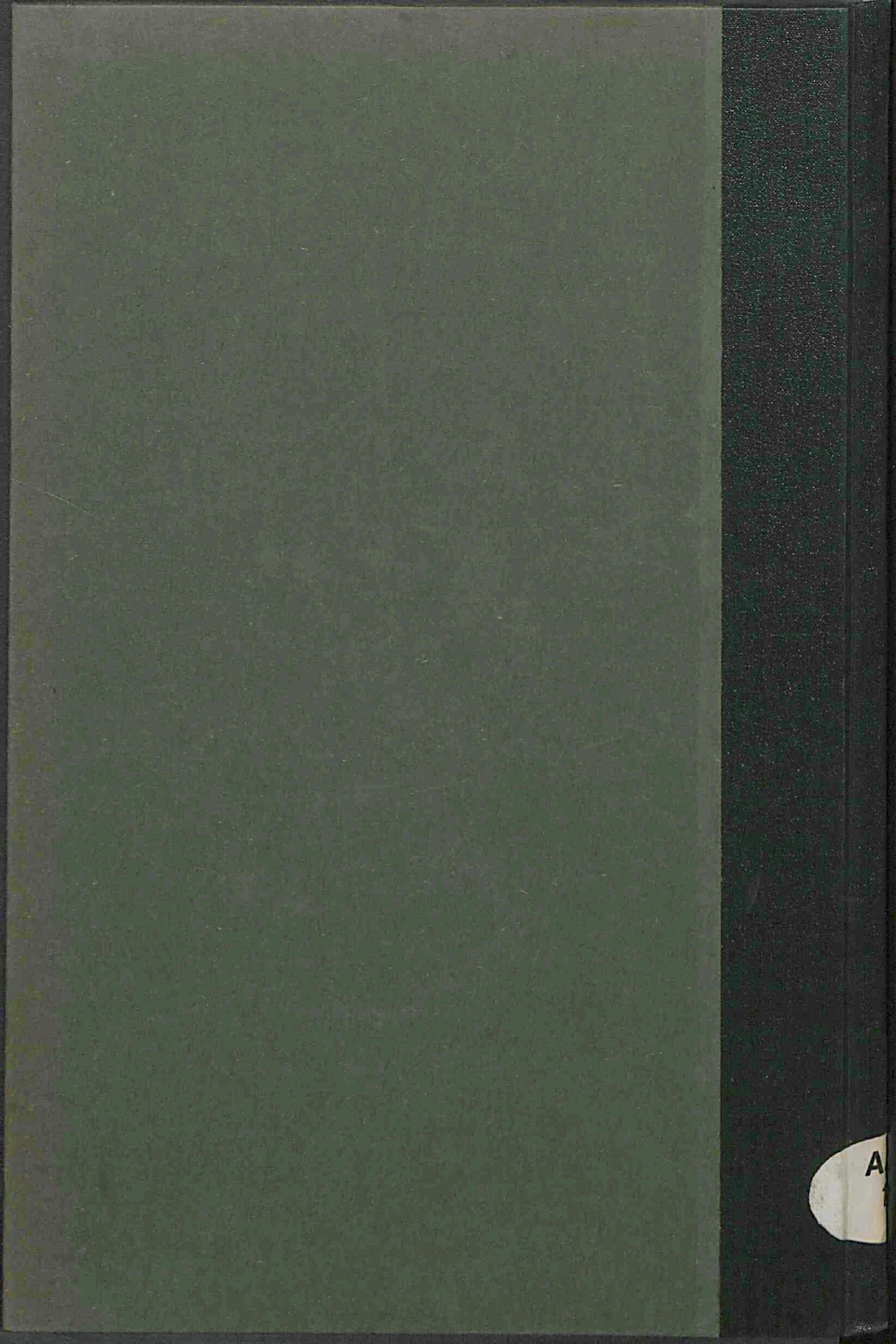












A