

LIBRARY OF THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

ANNALES
DU
JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

(Volume XXVII.)
DEUXIÈME SÉRIE.
VOLUME XII.

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG.

DIRIGÉES PAR

J. C. KONINGSBERGER

Directeur du Jardin

ET

CH. BERNARD

Docteur ès Sciences.

(Volume XXVII).

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME XII.



LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE

CI-DEVANT


E. J. BRILL

LEIDE — 1913

.N5613
Y.27

TABLE DES MATIÈRES.

	Pag.
ERNST (A.) und SCHMIDT (Ed.), Über Blüte und Frucht von Rafflesia . Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen	1
Figurenverklärung zu Tafel I—VIII	55
RUTGERS (A. A. L.), The Fusariums from cankered Cacao-bark and Nectria cancri <i>Nova species</i>	59
Description of Plates	64
DOCTERS VAN LEEUWEN—REIJNVAAN (W. und J.), Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger Dischidia -Arten	65
Figurenerklärung zu Tafel XIII—XVI	91
HUNGER (Dr F. W. T.), <i>Recherches expérimentales sur la mutation chez Oenothera Lamarckiana, exécutées sous les tropiques</i>	92
Mit Tafel XVII—XXXII.	



ANNALES
DU
JARDIN BOTANIQUE
DE
BUITENZORG.

DIRIGÉES PAR

J. C. KONINGSBERGER

Directeur du Jardin

ET

CH. BERNARD

Docteur ès Sciences.

(Volume XXVII).
DEUXIÈME SÉRIE.
VOLUME XII.
1^{re} PARTIE.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1913.

ÜBER BLÜTE UND FRUCHT VON RAFFLESIA.

MORPHOLOGISCH-BIOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICH-ZYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

VON

A. ERNST UND ED. SCHMID.

(Hierzu Tafel I—VIII.)

Seit vor nahezu hundert Jahren der englische Gouverneur Sir STAMFORD RAFFLES und sein Begleiter Dr. J. ARNOLD im Hinterlande von Benkoelen (Sumatra) eine Blüte von aufsehenerregenden Dimensionen und Formen gefunden haben, die nachher von R. BROWN als *Rafflesia Arnoldii* beschrieben wurde, ist über diese und später entdeckte, verwandte Pflanzen eine umfangreiche Literatur entstanden. SOLMS-LAUBACH hat dieselbe in seiner 1891 erschienenen Arbeit „Ueber die Spezies in der Gattung *Rafflesia*“ zusammengestellt, ihre wichtigsten, der Charakteristik der aufgestellten Arten dienenden Ergebnisse zusammengefasst und durch sorgfältige, vergleichende Untersuchungen an den ihm zugänglichen Materialien vielfach berichtigt und ergänzt. Dem gleichen Autor haben wir auch die ersten Untersuchungen über den Bau des Thallus, über Entwicklung und Bau des Ovulums und des Samens von *Rafflesia* und anderer *Rafflesiaceen*, sowie deren monographische Bearbeitung in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ und im „Pflanzenreich“ zu verdanken. Eingehendere entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen sind bis jetzt an *Rafflesien* noch nicht ausgeführt worden. Fixierung und Konservierung der meisten in den botanischen Sammlungen vorhandenen *Rafflesia*-Materialien haben sich dafür als ganz

oder nahezu unbrauchbar erwiesen. So sind also u.a. die entwicklungsgeschichtlich-zytologischen Vorgänge der Pollenentwicklung, die Vorgänge der Pollenentleerung, Bestäubung und Befruchtung unerforscht geblieben, der Verlauf der Embryosack-, Embryo- und Endospermentwicklung erst teilweise festgestellt. Einen Teil dieser Lücken in der Kenntnis der Gattung *Rafflesia* auszufüllen, ist der Hauptzweck der nachfolgenden Ausführungen.

Der Erstzeichnende von uns hat sich während eines Aufenthaltes im malayischen Archipel (August 1905 bis Juni 1906) bemüht, speziell zum Zwecke embryologischer und zytologischer Untersuchungen *Rafflesien* zu sammeln und zu präparieren. Es gelang, von einer Rafflesiaart, *R. Patma* Bl., ein für die beabsichtigte Untersuchung völlig ausreichendes Material, von zwei weiteren Arten, (*R. Rochussenii* T. et B. und *R. Hasseltii* Sur.) wenigstens einiges Vergleichsmaterial zu gewinnen.

Unser Untersuchungsmaterial stammt von den nachfolgenden Standorten:

1. *Rafflesia Patma* Bl. von der Insel Noesa Kambangan, gegenüber Tjilatjap an der Südküste Javas. Seit *Rafflesia Patma* im Oktober 1824 von C. L. BLUME (1828, S. 3) auf dieser Insel entdeckt und im Mai 1847 von JUNGHUHN (1852, S. 263) noch in so grosser Menge angetroffen wurde, „dass er keinen Schritt vorwärts tun konnte, ohne einige Individuen zu zertreten“, hat diese Insel wohl den grössten Teil des in den botanischen Sammlungen vorkommenden *Rafflesia*-Materialies geliefert. Aus diesem wie aus anderen Gründen (Ausrottung der ursprünglichen Wälder, Einsammeln der *Rafflesia* zu Heilzwecken für Chinesen) ist *Rafflesia Patma* auf der „Blumeninsel“ verhältnismässig selten geworden und auf eine kleinere Anzahl von Standorten in den erhalten gebliebenen, ursprünglichen Waldpartien beschränkt. Eine Beschreibung der Pflanzenwelt dieser Standorte hat Schimper in seiner Pflanzengeographie (1898 S. 365) gegeben. Mit Hilfe einiger Eingeborener gelang es, in drei Tagen (15.—17. April 1906) ausser etwa 50 verschieden alten Knospen männlicher und weiblicher Blüten eine offene männliche Blüte und vier verschieden alte Früchte einzusammeln.

2. *Rafflesia Rochussenii* T. et B. aus den Wäldern am Salak bei Buitenzorg. Das Untersuchungsmaterial dieser Art wurde von dem bekannten Pflanzensucher PAJAN eingesammelt und am 20. April 1906 im Laboratorium zu Buitenzorg fixiert. Es besteht aus zwei jüngeren männlichen und einer älteren weiblichen Knospe, sowie einer wohl entwickelten Frucht.

3. Zum Sammeln der grossen Rafflesiaarten Sumatras (*Rafflesia Arnoldii* Br. und *Rafflesia Hasseltii* Sur.) wurde eine Reise ins Padangeroberland von Sumatra gemacht. Nach vergeblicher Durchforschung des von BECCARI (s. bei SOLMS-LAUBACH 1891, S. 233) angegebenen Standortes bei Ajer Mantjoer¹⁾ in der Anehschlucht, sowie weiteren ergebnislosen Excursionen in den Wäldern am See von Manindjau und an den Vulkanen Merapi und Singalang, wurden in den Wäldern am Boekit telago koem-

1) Wie Seite 11 erwähnt ist, war in dieser Gegend etwa ein Jahr vor meinem (A. ERNST) Aufenthalt in Padang Pandjang eine schöne Rafflesiablüte gefunden und hernach in Padang Pandjang photographiert worden. Die Photographie fand unter den im Padanger-Oberland niedergelassenen Europäern ordentliche Verbreitung, und ein schwedischer Kaufmann, der einige Monate später das Padanger-Oberland bereiste und ebenfalls eine solche Kopie zu sehen bekam, soll den Leuten für die Beschaffung einer ähnlichen Blüte 1000 Gulden versprochen haben, offenbar in der Hoffnung, mit der wunderbaren Blume in Europa ein grossartiges Geschäft zu machen. Dieses noch in aller Erinnerung stehende Ereignis war nicht geeignet, mir das Sammeln von Untersuchungsmaterial zu erleichtern, da ich nicht in der Lage war, den hochgespannten Erwartungen der Leute entsprechende Offerten zu machen. Im Hause eines Bahnaufsehers in der Anehschlucht wurde z. B. eine von der Cissuswurzel abgeschnittene und schon halb in Fäulnis übergegangene Blütenknospe aufbewahrt, die man mir auch für 10 Gulden nicht abgetreten hätte. Auch um Mitteilung des Standortes ersuchte ich vergebens, und der einen kleinen Handel mit Insekten und anderem Getier treibende Aufseher meinte, er wolle eben, wenn dort wieder eine Blüte aufrete, das »Geschäft selber machen».

Dass ich nach weiterem, ergebnislosem Suchen schliesslich doch noch zu dem oben erwähnten Material kam, verdanke ich der freundlichen Vermittlung des damaligen Assistent-Residenten von Padang Pandjang, des Herrn C. LULOLFS. Er liess bei den ihm unterstellten Distrikt- und Kampongvorstehern, sowie den Aufsehern der staatlichen Kaffeeplantagen Erkundigungen nach der von mir gewünschten und beschriebenen Pflanze anstellen. Es ergab sich dabei, dass die meisten derselben die Pflanze teils aus eigener Anschauung kannten oder von derselben doch schon gehört hatten. Unter der Leitung eines eingeborenen Plantagenaufsehers und des Dorfvorstehers von Djao wurde dann auch die erfolgreiche Excursion auf den Goenong telaga koembang (d. h. »Berg mit dem Bienensee») ausgeführt. Die uns begleitenden Eingeborenen nannten die offene Rafflesiablüte *Tindawan biring* (tindawan = Pilz, biring = Masern, Scharlach) oder *tindawan mata hari* (Sonnepilz).

bang (i. d. Nähe von Padang Pandjang) 1200⁰ m ü. M. drei kleinere und eine kopfgrosse, unmittelbar vor dem Oeffnen stehende Blütenknospe, sowie auf derselben Cissuswurzel eine schöne junge Frucht gefunden. Alle vier Blütenknospen sind weiblich. Die zur Unterscheidung zwischen *R. Arnoldii* und *R. Hasseltii* in Betracht kommenden Merkmale des Perigons wie der Columna in der grössten Blütenknospe sprechen für die Zugehörigkeit dieser Knospen und damit wohl auch der Frucht zu *Rafflesia Hasseltii* Sur. Dieser Fund ist also auch in floristischer Beziehung bemerkenswert, da von dieser *Rafflesia*art vorher (SOLMS-LAUBACH, 1901, S. 9) weder weibliche Blüten noch Früchte gefunden worden sind.

Von allen drei *Rafflesia*arten ist etwa die Hälfte des gesammelten Materials zu Sammlungs- und Demonstrationszwecken ganz oder halbiert in Alkohol aufbewahrt worden. Das für die zytologische Untersuchung bestimmte Material wurde schon an Ort und Stelle in kleine Stücke zerschnitten und in der für solche Untersuchungen üblichen Weise fixiert.

Als Fixierflüssigkeiten wurden verwendet: Abs. Alkohol, Alkohol mit Essigsäure; für Antheren und Partien junger Fruchtknoten auch Chromessigsäure und Chromosmiumessigsäure. Eine Schwärzung des Materials und des konservierenden Alkohols ist an den zur Untersuchung fixierten Blütenteilen vollständig ausgeblieben. Es scheinen die dunkeln Extraktivstoffe, welche bei Konservierung der ganzen Knospen und Früchte so störend auftreten (s. HEINRICHER, 1906, S. 58), in den peripherischen Geweben der Cupula und in der Borke der Cissusliane, vielleicht auch in den schwarzbraunen Niederblättern der *Rafflesia*, enthalten zu sein. Alle Teile der Columna, welche für die zytologische Untersuchung präpariert worden sind, sind davon vollkommen frei. Unsere Untersuchungen haben auch gezeigt, dass das Material in ausgezeichneter Weise fixiert und sehr leicht und schön färbbar ist.

An diesem fixierten Material haben wir die Vorgänge der Pollen- und Embryosackentwicklung, Bestäubung und Befruchtung, Endosperm- und Embryobildung eingehend studiert und

geben nun, nachdem einige Ergebnisse bereits in einer vorläufigen Mitteilung veröffentlicht worden sind (A. ERNST und ED. SCHMID 1909) eine eingehende Darstellung dieses Teils unserer Untersuchung. Mit derselben verbinden wir die Mitteilung anderer Beobachtungen und Untersuchungen, welche an den Standorten von *Rafflesia* und an den von eingeborenen Sammlern überbrachten Materialien im frischen Zustande, speziell in Bezug auf Morphologie und Biologie der Blüten und Früchte, gemacht worden sind.

In der Darlegung der entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse gehen wir in Text und Zeichnungen von der am eingehendsten untersuchten *Rafflesia Patma* aus und ziehen die beiden anderen Rafflesiaarten nur dann zum Vergleich heran, wenn die infolge des spärlichen Materials lückenhaft gebliebenen Ergebnisse in besonders wichtigen Punkten Uebereinstimmung oder Abweichungen ergeben haben. Als Vergleichsobjekt wurde ferner *Brugmansia Zippelii* Blume benutzt, die auf zwei Excursionen ebenfalls eigenhändig in den Wäldern der Tjiapoesschlucht am Vulkan Salak bei Buitenzorg, gesammelt worden war. Unser *Brugmansia*material umfasst neben einer grossen Anzahl verschieden weit entwickelter Knospen auch eine offene Blüte und 5 verschieden alte Früchte.

Die Präparate für die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen sind vom Präparator unseres Laboratoriums, Herrn K. FRANK, hergestellt worden. Die Einbettung der zu schneidenden Objekte wurde in altbekannter Weise unter Verwendung von Xylol als Lösungsmittel des Paraffins vorgenommen. Die Dicke der Schnitte wurde je nach den zu untersuchenden Entwicklungsstadien variiert. Von Färbungen wurde hauptsächlich die Safranin-Gentianaviolett färbung nach FLEMMING ausgeführt, die sehr gute Resultate lieferte.

I. Zur Morphologie und Biologie der Blüte von *Rafflesia*.

Die Blüten von *Rafflesia* und *Brugmansia* werden bekanntlich auf den unmittelbar unter der Erdoberfläche dahinstreichen-

den und den über der Erde zur Ausbildung gelangenden Wurzeln verschiedener *Cissus*-arten gefunden. An den vom Erstzeichnenden besuchten Standorten sass die Mehrzahl aller Knospen, Blüten und Früchte auf den dem Boden aufliegenden Teilen der Lianen, einzelne allerdings fast vollkommen in faulendem Laub und Moos versteckt. Doch ist dieses Vorkommen auf der Erdoberfläche durchaus nicht allgemeine Regel. An einem der Standorte von *Rafflesia Hasseltii* am Boekit telaga koembang (Padanger-Oberland, Sumatra) sassen in dem Lianengewirr, das sich über den mächtigen Bretterwurzeln eines *Ficus* ausbreitete, die Reste von drei vertrockneten männlichen Blüten in ca. 1½ Meter Höhe über dem Erdboden. Jüngere Stadien waren an jenem Standorte leider nicht vorhanden; doch war die eingetrocknete, becherförmige Cupula der drei männlichen Blüten samt einigen Fetzen der ausgetrockneten Schuppenblätter deutlich erhalten. Über ähnliche Funde hat vor langer Zeit auch schon TEIJSMANN (1856, S. 280) berichtet.

Die Anlage der Floralpolster erfolgt an den im Boden verlaufenden, wie an den dem Substrat aufliegenden Lianenwurzeln zumeist auf der Oberseite, zuweilen auf den Flanken, sehr selten auf der erdwärts gewendeten Unterseite. Im letzten Fall kommt es wohl, wie HEINRICHER auch für *Brugmansia* beschreibt (1906, S. 62), bei der weiteren Entwicklung zu Wachstumskrümmungen, welche eine günstigere Lagerung der sich entfaltenden Blume bezwecken. Dass es dabei ohne Gestaltsveränderung nicht abgeht und die Blüten häufig ihren symmetrischen Bau verlieren, scheint ausserordentlich häufig zu sein. Mehrere der in unserem Besitz befindlichen Blütenknospen, auch unsere offene Blüte von *Rafflesia Patma*, sind unregelmässig ausgebildet.

Über die zeitliche Entwicklung der *Rafflesia*-blüten ist noch sehr wenig bekannt. Von *Rafflesia Arnoldii* berichtete schon RAFFLES (siehe bei R. BROWN, 1821, S. 228), dass die Entwicklung der Blüte vom ersten Sichtbarwerden der Knospe bis zur vollen Entfaltung der Blüte drei Monate dauere, und er fügt bei, dass die Blüte nur einmal im Jahre erscheine und zwar am Ende der Regenzeit. Vermutlich verhalten sich die

einzelnen Arten in dieser Beziehung verschieden; nicht ausgeschlossen ist, dass bei den wechselnden Bedingungen verschiedener Standorte auch die Blütezeit derselben *Rafflesia*art variieren wird. Unsere eigenen Funde sind alle in der Zeit von Mitte April bis Ende Juni gemacht worden. Auf Noesa Kambangan speziell wurden Mitte April neben grossen Früchten und den Rindenbechern gänzlich verschwundener Blüten Knospen sehr verschiedener Grösse gefunden. Nehmen wir also auch für *R. Patma* eine Entwicklungsdauer der Blüte von drei Monaten an, so müsste sich die ganze Blütezeit über mindestens 7—8 Monate erstrecken. Da seinerzeit BLUME (1828, S. 3) die Insel im Oktober besucht hat und neben Knospen ebenfalls mehrere offene Blüten fand, ist ziemlich sicher, dass unter besonders günstigen Verhältnissen das ganze Jahr hindurch Knospen, Blüten und Früchte gebildet werden. Die meisten der bis jetzt bekannt gewordenen Standorte von *Rafflesia*arten sind zu abgelegen, als dass an denselben eine Lösung dieser und anderer biologischer Fragen ohne unverhältnismässig grosse Opfer an Zeit und Geld möglich wäre. Von grösster Bedeutung wäre es daher, wenn es gelingen sollte, grössere Mengen der *Rafflesia* beherbergenden Lianen an solche Orte zu verpflanzen, an denen andauernd Beobachtungen und Experimente vorgenommen werden können. Dass es möglich ist, auf diese und auch auf andere Weise *Rafflesia* in Kultur zu erhalten, haben schon längst die von TEIJSMANN (1856) im botanischen Garten zu Buitenzorg ausgeführten Versuche gezeigt. Es gelang ihm nämlich, reife Samen von *Rafflesia Arnoldii* auf Wurzeln von *Cissus scariosa* Bl. und *Cissus serrulata* Rxb. zur Keimung zu bringen. Nach anderthalb Jahren waren an den Wurzeln der infizierten Cissuspflanzen nicht nur in der Nähe der Infektionsstellen, sondern auch in grösseren Abständen von denselben Floralpolster bis zur Grösse eines Hühnereies entstanden. Von diesen Knospen gelangte (s. SOLMS-LAUBACH, 1877, S. 263) nur eine einzige zur Entfaltung, und zwar erst drei Jahre nach Aussaat der Samen, doch wurden in den nachfolgenden Jahren, nach einem Bericht von SCHEFFER, fortwährend neue Blüten erzeugt.

Die an der von *Rafflesia* bewohnten Cissuswurzel entstehende Protuberanz birgt bekanntlich einen Blütenstand, der an seiner Basis drei alternierende, fünfgliederige Wirtel von Niederblättern trägt und mit einer einzigen Blüte endigt. Während der ersten Entwicklung bleibt der ganze Blütenspross von den mitwachsenden Geweben der Wurzel umschlossen. Wir sind im Besitze eines Wurzelstückes mit einem mehr als halbkugelig vorgewölbten Floralpolster von 4 Zentimeter Durchmesser, an welchem erst in der Scheitelpartie ein schmaler Riss in der umgebenden Wurzelrinde sichtbar ist. Während der weiteren Entwicklung wächst der Blütenspross aus der becherartig am Grunde zurückbleibenden Rinde heraus, und diese umkleidet fortan bis zur Fruchtreife die basalen Partien, die Cupula, von Blüte und Frucht. Der sichtbar werdende Scheitel der Blütenknospe wird nun von den dünnen, braunen Hüllblättern überwölbt. Diese stellen ihr Wachstum vor Beendigung der Blütenentwicklung ein und werden nach und nach auseinander gedrängt. So wird der Scheitel der Blüte allmählig frei und die glatte Aussenseite der noch dicht zusammenschliessenden Perigonblätter hebt sich in zuerst elfenbeinweissem, später rötlichem Farbenton von den dunkel rotbraunen bis schwarzen Niederblättern kontrastreich ab.

Schnitte durch solche Blütenknospen zeigen, dass auf diesen Stadien die Innenseite der Perigonblätter, wenigstens an den gegen den Innenraum grenzenden Partien, ebenso das Diaphragma und die Columna mit all ihren charakteristischen Skulpturen und verschiedenen Farbentönen schon ausgebildet sind. Uebrigens scheinen lange nicht alle Knospen zum Abschluss ihres Entwicklungsganges zu kommen. Von den drei im Padanger-Oberland gesammelten Knospen von *Rafflesia Hasseltii* war die eine abgestorben und in ihren innern Teilen gänzlich zerstört. Auch unter den auf Noesa Kambangan gesammelten Knospen von *Rafflesia Patma* fanden sich mehrere abgestorbene vor. Ähnliche Erfahrungen hat HEINRICHER bei *Brugmansia Zippelii* gemacht (1906, S. 63). Die Blüten der von uns untersuchten *Rafflesia*-arten sind schon ausführlich durch SOLMS-LAUBACH (1891)

und KNUTH (1904, S. 269) beschrieben worden. Wir beschränken uns daher auf wenige Mitteilungen über den für die Fortpflanzung wichtigsten Teil, die Columna. Da über die Grössenverhältnisse offener Blüten nur wenige genaue Angaben vorliegen (SOLMS-LAUBACH, 1891, S. 202) seien zunächst noch einige Masszahlen von der in unserem Besitz befindlichen offenen Blüte von *Rafflesia Patma* (♂) mitgeteilt. Dieselbe ist, wie schon oben erwähnt wurde, nicht völlig regelmässig ausgebildet, da sie in ihrer Entwicklung einseitig durch einen grösseren Stein gehemmt worden ist. Der grössere Durchmesser dieser Blüte, deren Perigonblätter bereits stark zurückgerollt sind, beträgt 27 cm. Sie ist also nach den von SOLMS-LAUBACH (1891) angeführten Mitteilungen von BLUME, ZOLLINGER und HAAK etwa von mittlerer Grösse. Die Perigonlappen haben, von der Ansatzstelle des Diaphragmas aus über die Oberseite bis zum Rande gemessen, eine Breite von 12.5 cm. Das Diaphragma hat eine ungleiche Breite von 4.5—6.5 cm und lässt eine Öffnung mit einem grössten Durchmesser von 11.5 cm frei. Die tieferliegende Columna genitalis mit einem Durchmesser von 12.5 cm ist daher, mit Ausnahme der äussersten Randzone, unbedeckt.

Androeceum und Gynoeceum von *Rafflesia* sind Teile der Columna genitalis, die in männlichen und weiblichen Blüten, abgesehen von den verschiedenen Geschlechtsorganen, ziemlich gleichartig gebaut ist. An ihrer Basis ist sie bei *Rafflesia Patma* von zwei, bei *Rafflesia Hasseltii* von nur einem wulstförmig vortretenden Ring umgeben, der den Uebergang in die Perigonröhre vermittelt. Der obere Rand der Columna ist scheibenförmig verbreitert und trägt im Mittelfeld seiner Oberseite eine nach der Blütengrösse offenbar verschiedene Anzahl von teils kegelförmigen, teils nach vorn keilförmig verbreiterten Fortsätzen mit narbenartigem Scheitel. An unserer offenen Blüte von *Rafflesia Patma* sind 45 solche Fortsätze, die Prozessus der älteren Autoren, vorhanden. Sie haben eine Höhe von ca. 15 mm; 9 derselben bilden eine mittlere Gruppe, die von einem inneren Kreis aus 14 und einem äusseren aus 22 umschlossen wird. Auf der Columnascheibe der erhaltenen Hälfte

der grossen weiblichen Blüte von *Rafflesia Hasseltii* sind 22 ganze und 4 angeschnittene Prozessus vorhanden, sodass ihre Gesamtzahl in dieser Blüte ebenfalls ca. 45 betrug. Bei beiden Arten stehen die mittleren Fortsätze ziemlich senkrecht auf der Scheibenfläche, während die äusseren mehr oder weniger schief auswärts gerichtet sind.

In den männlichen Blüten sitzen die Antheren auf der Innenseite des unten verbreiterten Scheibenrandes in grubenartigen Vertiefungen. In jüngeren Blütenknospen ist ihr Scheitel der Columna zugekehrt, in älteren Knospen und der offenen Blüte dagegen abwärts gerichtet.

Der Fruchtknoten der weiblichen Blüte von *Rafflesia* enthält keine einheitliche Fruchtknotenöhle. Sie wird vertreten durch ein System zahlreicher, anastomosierender Hohlräume, die durch dickere und dünnere, von Leitbündeln durchzogene Gewebeschichten voneinander getrennt sind und an ihrer Wandung zahlreiche Samenanlagen tragen. Als Narbe der Blüte funktioniert bei *Rafflesia* wie bei *Brugmansia* eine breite, papillenbesetzte Ringzone des Scheibenrandes der Columna.

Der Nachweis, dass diese Ringzone als Narbe dient, ist zuerst von SOLMS-LAUBACH (1876, S. 484) erbracht worden. Allerdings waren in den von ihm untersuchten Materialien keine Blüten vorhanden, welche an der als Narbe aufgefassten Stelle Pollenkörner oder Schläuche im Gewebe hätten nachweisen lassen, doch deutete der im unteren Teil der Columna verfolgbare Verlauf der Pollenschläuche mit Sicherheit auf diesen Ursprung hin. Leider gestattete auch unser Untersuchungsmaterial in diesem Punkte keinen weitergehenden Beweis. Von unseren samenhaltigen Früchten der drei untersuchten *Rafflesia*-arten enthalten einige in den Leitgeweben der Fruchtknotenöhle grosse Mengen von Pollenschläuchen. Dagegen sind die oberflächlichen Gewebe der Columna und damit auch die Narbenfläche schon so weit zerstört oder umgebildet, dass das Suchen nach Pollenschläuchen in diesen Partien ohne Erfolg war. Von den älteren Autoren, TELSMANN und BINNENDIJK ausgenommen, waren die Spitzen der Prozessus auf der Scheiben-

fläche als Narben aufgefasst worden. Der grossen Aehnlichkeit wegen, welche diese Bildungen mit narbentragenden Griffeln zeigen, war diese Annahme leicht begreiflich. Es ist auch wahrscheinlich, dass jenen Fortsätzen früher die Funktionen der Pollenaufnahme und der Pollenschlauchleitung wirklich zukamen und erst später auf den Scheibenrand übertragen wurden. Doch ist hierüber nichts sicheres bekannt, und auch sonst lässt die ganze Morphologie der Columna genitalis und des merkwürdigen Fruchtknotens noch eine ganze Anzahl ungelöster Rätsel zurück. Mit dem Bau der Antheren und der Samenanlagen werden wir uns in den folgenden Kapiteln eingehend zu beschäftigen haben.

Das Aufblühen der Knospen scheint in den letzten Stadien sehr rasch zu erfolgen und die Blütezeit nur kurz zu dauern. Die meisten Angaben hierüber stützen sich allerdings auf die Aussagen der sammelnden Eingeborenen, direkte Beobachtungen von Naturforschern liegen, wenigstens für *Rafflesia*, nur wenige vor. HAAK (Zit. nach Solms-Laubach 1891, S. 232 und 1898, S. 16) berichtet, dass er bei seinen wiederholten Besuchen der Fundorte von *R. Patma* auf Noesa Kambangan nur zwei offene Blüten, dagegen viele verfaulte Blumen und Knospen gefunden hätte. Im gleichen Sinne lauten auch die Mitteilungen über *Brugmansia*. Nach den von HEINRICHER (1905) mitgeteilten Beobachtungen des Herrn BARTHELS dauert die Blütezeit durchschnittlich $1\frac{1}{2}$ bis 2 Tage, je nach der herrschenden Witterung. Wir hatten ebenfalls keine Gelegenheit, hierüber Beobachtungen zu machen, doch sind wir in der Lage, eine sicher verbürgte Beobachtung über den zeitlichen Verlauf des Aufblühens von *Rafflesia Hasseltii* mitteilen zu können. Etwa ein Jahr vor dem Aufenthalt des Erstzeichnenden in Padang Pandjang war in der Nähe der Eisenbahnstation Ajer mantjoer in der Anechschlucht von einem Bahnarbeiter eine grosse Knospe dieser *Rafflesia*-art gefunden worden. Er überbrachte sie, von der Liane abgeschnitten, Herrn J. ROSEL, Bahnhofsvorstand in Padang Pandjang. An demselben Tage wurde die sich öffnende Blüte von dem in Padang Pandjang wohnenden Adjunkt-Chef der Staatseisenbahnen

Sumatras, Herrn L. K. LINDHOUT, zweimal photographiert. Zur Zeit der ersten Aufnahme, 10 Uhr morgens, waren erst zwei der fünf Perigonlappen horizontal auswärts gerichtet, während die drei anderen, fast noch in ursprünglicher Knospelage, über den Schlund der Blüte geneigt waren. Die um 3 Uhr nachmittags hergestellte zweite Aufnahme dagegen zeigt alle fünf Perigonblätter gleichmässig ausgebreitet. Ueber den weiteren Verlauf der Anthese dieser Blüte waren leider keine Beobachtungen gemacht worden, da die Blüte noch gleichen Tages verpackt und nach Buitenzorg abgeschickt wurde, wo sie in ganz verdorbenem Zustande anlangte. Genaue Masse dieser Blüte liegen ebenfalls nicht vor, doch muss es sich um ein sehr grosses Exemplar gehandelt haben, dessen Durchmesser im offenen Stadium, in der Photographie nach den Grössenverhältnissen des die Blüte haltenden Herrn J. ROSEL abgeschätzt, ca. 85 cm betragen haben wird.

Besondere Aufmerksamkeit wurde bei der Präparation und Fixierung unseres *Rafflesiamaterials* der Feststellung des Geschlechtes gewidmet. Auch hierüber sind in der Literatur noch nicht genügend Angaben vorhanden und neue Beiträge umso erwünschter, als die bisherigen Befunde für die beiden Gattungen *Brugmansia* und *Rafflesia* verschieden lauten. *Brugmansia*, speziell die auf Java verbreitete *Brugmansia Zippelii*, ist von BLUME (1828) als zwitterig beschrieben worden. SOLMS-LAUBACH stellte das Vorkommen rein männlicher Blüten fest und deutete diesen Fund dahin (1876, S. 470), dass die *Brugmansia*-blüten im Allgemeinen zwitterig, in Ausnahmefällen durch Verkümmern männlich seien. Nach HEINRICHER (1906, S. 71) sollen sogar neben zwitterigen nicht nur rein männliche, sondern auch rein weibliche Blüten vorkommen. Für *Brugmansia Lowii* Becc. schliesslich wurde von BECCARI (1869, S. 87) das Vorkommen männlicher und weiblicher Blüten angegeben, so dass also die Geschlechtsverhältnisse bei *Brugmansia* sehr verschieden zu liegen scheinen. Auch für *Rafflesia* sind die Geschlechtsverhältnisse durchaus noch nicht aufgeklärt. Sicher ist, dass hier männliche und weibliche Blüten vorkommen, dagegen ist das Vor-

kommen von zwittrigen Blüten fraglich. Nach SOLMS-LAUBACH (1891, S. 201) sollen die Angaben Blumes über das Vorkommen zwittriger Blüten bei *Rafflesia Patma* auf Irrtum beruhen. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass, wie auch SOLMS-LAUBACH zugibt, gelegentlich eine Zwitterblüte, gleichsam als Rückschlag auf einen früheren Zustand, wieder auftritt. Die von uns geöffneten Blütenknospen der drei genannten *Rafflesia*-arten waren alle, soweit die Grössenverhältnisse dies festzustellen erlaubten, eingeschlechtig. Unter den in Tjilatjap gesammelten Blütenknospen der *R. Patma* waren die männlichen in Mehrzahl. Schwieriger noch als die Frage über das Geschlecht der einzelnen Blüte ist, wie bei *Brymansia*, diejenige zu beantworten, ob die einzelne *Rafflesia*-pflanze monözisch oder diözisch ist. Eine Entscheidung hierüber ist aus den gleichen Gründen, die HEINRICHER für *Brymansia* anführt, (1906, S. 71) nach den Befunden an den Standorten allein völlig ausgeschlossen. Ein gelegentliches Vorkommen beider Blütenformen auf derselben Wirtspflanze, wie es z. B. von ENDRISS für *Pilostyles ingae* (1902, S. 227) einmal gefunden worden ist, kann keineswegs als Beweis für Monözie gelten. Es ist ja nicht ausgeschlossen, dass auf derselben Cissuswurzel zwei oder noch mehr *Rafflesia*-samen keimen und Pflanzen verschiedenen Geschlechtes erzeugen, deren Abgrenzung im Wurzelgewebe der Wirtspflanze ein Ding der Unmöglichkeit ist. Eine Entscheidung wird also auch in dieser Frage nur das Experiment bringen können.

II. Das Androeceum.

Das Androeceum von *Rafflesia* besteht aus kugeligen Antheren. Sie sitzen in halbkugeligen Vertiefungen, die voneinander durch gratähnliche Gewebepartien getrennt sind, auf der Unterseite des Scheibenrandes der Columna genitalis. Die trennenden Gräte sind nicht alle von gleicher Breite, hie und da fehlt einer ganz, sodass zwei Antheren unmittelbar nebeneinander liegen. In solchen Fällen kommt es auch etwa zu einer Ver-

wachung der Antheren. Die Antherenzahl ist nicht völlig konstant, sondern mit der Grösse der Blüte etwas verschieden. BLUME (1828, S. 11) gibt die Antherenzahl von *R. Patma* zu 30—38 an. In einer auf einer Cissuswurzel von 8 mm Durchmesser gewachsenen Blütenknospe von *Rafflesia Patma* zählten wir deren 27, in einer zweiten auf einer Wurzel mit 2 cm Durchmesser sitzenden und daher offenbar reichlicher ernährten und besser entwickelten Knospe der gleichen Art dagegen 31 Antheren. Für *R. Arnoldii* ist die Antherenzahl schon von R. BROWN zu annähernd 35 festgestellt worden: für eine Blüte von *R. Schadenbergiana* berechnete SOLMS-LAUBACH deren 38. Es scheint also bei allen *Rafflesia*-arten die Antherenzahl ziemlich gleich gross und durchgängig kleiner zu sein als bei *Brugmansia Zippellii*. Schon BLUME (1828, *Rhizanthear* S. 21) hat für diese eine Antherenzahl von 33—50 angegeben. Diese Zahlen scheinen gut zu stimmen, denn von HEINRICHER sind in einer Blüte 39 gefunden worden, während wir in der von uns untersuchten offenen Blüte 48 Antheren gezählt haben. Dass trotz der geringeren Blütengrösse am Scheibenrande von *Brugmansia* eine grössere Anzahl Antheren stehen als bei *Rafflesia*, beruht darauf, dass die Antheren nicht nur kleiner, sondern auch so dicht gedrängt sind, dass nicht nur keine Zwischengewebe zur Ausbildung gelangen, sondern alle Antheren direkt aneinanderstossen und sich gegenseitig stark abplatteln.

Die Antheren von *Rafflesia Patma* haben einen Durchmesser von ca. 7 mm, ihre Höhe beträgt 4.5—5 mm. Sie sitzen dem Scheibenrande mit breiter Basis auf. Am Scheitel sind sie abgeflacht und in der Mitte vertieft. An reifenden Antheren hat das flache Scheitelfeld eine helle, fast durchsichtige Färbung; das 0.7—1 mm im Durchmesser messende zentrale Grübchen erscheint dunkel. Das Innere der Antheren birgt eine grosse Zahl langgestreckter, zylindrischer Pollensäcke (Fig. 1, Taf. I), die sich vom Scheitel gegen die Basis erstrecken. Viele derselben verzweigen sich im oberen Drittel und die Gabeläste laufen ungefähr parallel weiter. So erscheint auf Querschnitten durch die basale Antherenregion die Zahl der Pollensäcke erheblich

grösser, als unter dem Scheitel. Zahl und Grösse der Pollensäcke scheinen übrigens auch in den einzelnen Antheren verschieden zu sein. Von einer Vereinigung ihrer oberen Enden zu einem gemeinsamen Ausführungskanal, wie dies SOLMS-LAUBACH in ENGLERS „Pflanzenreich“ (IV, 75. S. 4 Fig. 4 B) für *Rafflesia Arnoldii* nach R. BROWN darstellt, kann dagegen bei *Rafflesia Patma* nicht die Rede sein. Die Pollensäcke münden später getrennt nach aussen. Es verhält sich hierin *R. Patma* gleich wie *Brugmansia* und stimmt auch mit den *Balanophoraceen* überein, bei welchen nach VAN THIEGHEM (1896, S. 295) jeder einzelne Pollensack sich durch eine Spalte öffnet, wie verschieden auch bei den einzelnen Gattungen und Arten Zahl und Anordnung der Pollensäcke sein mögen.

Die Wandung der Antheren ist stärker entwickelt als am Typus der Angiospermen-Anthere. Unter der aus tafelförmigen Zellen bestehenden Epidermis (Fig. 4, Taf. I) folgen ca. 7—12 Lagen dünnwandiger, plasmaarmer Zellen. Gegen die Pollensäcke hin nimmt in diesen Zellschichten die Zellgrösse allmählig ab und die in den peripherischen Schichten quergestreckten Zellen gehen in den inneren Schichten in eine mehr parallel zur Längsrichtung der Pollenfächer gestreckte Form über. Zwischen den einzelnen Pollenfächern ist das Gewebe verschieden mächtig, zeigt aber eine der Antherenwand ähnliche Beschaffenheit. Weder in dieser, noch in den die einzelnen Pollensäcke trennenden Gewebelamellen sind irgend welche nach Art fibröser Zellen ausgebildete und funktionierende Elemente vorhanden. Dadurch unterscheidet sich übrigens *Rafflesia* stark von *Brugmansia*, deren Antheren auch in anderen Punkten grössere Uebereinstimmung mit *Sapria* und *Richthofenia* (HOSSEUS, 1908, S. 58) als mit *Rafflesia* zeigen. Wie bei diesen beiden Gattungen sind bei *Brugmansia* die Antheren nicht viel-, sondern nur zweifächerig und zwar derart, dass ein oberer, kleiner und ein unterer, grösserer Pollensack vorhanden ist. An der freien Oberfläche beider Pollensäcke findet sich subepidermal eine Schicht sehr hoher, radial gestreckter Zellen, die nach ihrer Lage vollkommen mit der fibrösen Schicht der gewöhnlichen

Antheren übereinstimmen. Ein Bild des Antherenquerschnittes, auf dem diese Zellen deutlich sichtbar sind, ist schon von BLUME (1828, I. Tab. 6 Fig. 14) gezeichnet worden. Dagegen konnten an denselben die typischen fibrösen Zellen entsprechenden Membranverdickungen nicht festgestellt werden. Ihre Membranen sind allerdings von denjenigen der übrigen Wandzellen verschieden, bedeutend dicker und offenbar sehr spröde, da sie beim Schneiden mehr als die übrigen Gewebe zerrissen werden. Jeder Pollensack der *Brugmansia*-anthere öffnet sich durch einen Porus median nach aussen. Gegen diesen hin nimmt die subepidermale Zellschicht, unter der noch 4—5 weitere Zellschichten aus viel kleineren Zellen liegen, an Höhe stark ab und fehlt in dieser Zone vollständig.

Ein besonderer Bau kommt bei *Rafflesia* den Geweben am flachen Scheitel, speziell unter dem zentralen Grübchen der Anthere zu. An Medianschnitten durch fast reife Antheren sind in dieser Zone ca. 15 Zellschichten sichtbar, von denen die innersten den Scheitel der Pollensäcke bogenartig umfassen und nach unten in das Gewebe zwischen den Pollenfächern übergehen, während die äusseren 6—8 Schichten der Deckfläche der Anthere parallel laufen. Einzelne dieser oberflächlichen Schichten sind eigentümlich zwischen einander verkeilt (Fig. 5 u. 6, Taf. I), sodass sich die Vermutung aufdrängt, es möchte diese Anordnung mit dem Öffnen der Antheren in Beziehung stehen. Die Epidermis des zentralen Grübchens und seiner Umgebung zeigt zerstreut stehende Papillen. An jungen Antheren ragen dieselben erst wenig über das Niveau der übrigen Zellen empor (Fig. 5 u. 6, Taf. I), in späteren Stadien sind sie zu längsgestreckten Gebilden ausgewachsen (Fig. 7 u. 8, Taf. I).

Schon in sehr jungen Blütenknospen enthalten die Pollensäcke ein vielzelliges, sporogenes Gewebe, das sich deutlich vom umgebenden vegetativen Gewebe abhebt. Seine Zellen zeichnen sich durch Plasmareichtum aus; die Kerne sind gross, chromatinreich und mit einem ansehnlichen Nucleolus versehen (Fig. 9, Taf. I). Das Chromatin ist in Form grosser Körner hauptsächlich unter der Kernwand angehäuft.

III. Die Entwicklung des Pollens.

Ueber die Entwicklung des Pollens von Rafflesiaceen und speziell der Gattung *Rafflesia* liegen unseres Wissens bis jetzt noch gar keine Untersuchungen vor. Das uns zur Verfügung stehende reichliche und gut konservierte Material männlicher Blüten machte es möglich, die Vorgänge der Pollenentwicklung in den Antheren von *B. Patma* lückenlos zu verfolgen.

In den sich zur Synapsis vorbereitenden Pollenmutterzellen ist die chromatische Substanz in Form grösserer und kleinerer Körner über das weitmaschige Liningerüst des Kernes zerstreut (Fig. 1, Taf. II). Im Stadium der Synapsis selbst erfolgt die Zusammenballung der Chromatinfäden auf einer Seite des Kernraumes zu einem dichten Knäuel, wobei das Kernkörperchen gewöhnlich neben den Fadknäuel zu liegen kommt. Figur 2, Tafel II zeigt einen Kern in postsynaptischem Stadium. Der Knäuel hat sich wieder gelockert und es strahlen eine Anzahl Kernschlingen nach der Peripherie des Kernes aus. Sehr klar und deutlich konnten die Diakinese (Fig. 3 u. 4, Taf. II) und die ihr folgenden Stadien der heterotypischen Teilung verfolgt werden. In dem vergrösserten Kernraum sind die Chromosomen zu Paaren angeordnet und von ganz charakteristischer Grösse und Gestalt, die sie auch während des Verlaufs der drei folgenden Kernteilungen beibehalten. Es treten 12 Chromosomenpaare auf, sodass die haploide Chromosomenzahl der nachfolgenden Teilungen zwölf beträgt. Von den zwölf Chromosomenpaaren (Gemini) der heterotypischen Teilung bestehen vier aus kurzen, fast kugeligen Chromosomen; vier Paare sind Chromosomen mittlerer Länge und die übrigen vier Paare setzen sich aus langen, nicht selten gekrümmten Stäbchen zusammen. Wie unsere Figuren (Taf. II u. III) zeigen, können dieselben Grössenverhältnisse auch während der nachfolgenden homöotypischen Teilung und der Teilung des primären Kernes im Pollenkorn beobachtet werden.

Nach der Ausbildung der Chromosomenpaare ist die gegenseitige Lage der im einzelnen Paare vereinigten Chromosomen

verschieden. Während die kleinen und mittelgrossen Paarlinge meistens parallel und nahe beisammen liegen, spreizen die Chromosomen der 4 längsten Paare weit auseinander, liegen übers Kreuz oder sind gänzlich voneinander entfernt. Im letzteren Falle sind zwischen den zusammengehörigen Chromosomen nicht selten feine, linienartige Verbindungsfäden sichtbar (Fig. 4, Taf. II). Der Nucleolus des Kerns ist auf diesem Stadium nur noch als schwach färbbarer, vacuoliger Körper vorhanden oder auch schon völlig verschwunden. Das Zytoplasma zeigt eine radial von der Kernoberfläche ausstrahlende, fibrilläre Struktur.

Während der Einordnung der Doppelchromosomen zur Kernplatte der heterotypischen Teilung findet eine Verkürzung und Verdickung der Chromosomen statt, die auch während des Auseinanderweichens nach den Polen noch fortschreiten kann (Fig. 5—9, Taf. II). Die Grössenunterschiede zwischen den Chromosomen werden dabei etwas verwischt oder kommen in diesen späteren Stadien weniger in der Länge als in der verschiedenen Breite zum Ausdruck. Bei der Bildung der Kernplatte kommen die kleinen Chromosomen in die Mitte der Kernspindel zu liegen. Als Andeutung einer bereits vollzogenen Längsspaltung der Chromosomen ist auf diesem Stadium und auch während des Auseinanderrückens nur bei den längeren Stäbchen eine feine, hellere Linie zu bemerken (Fig. 5 u. 9, Taf. II). Der ersten Kernteilung folgt sofort eine Zellteilung nach, während sonst bei den Dikotylen im allgemeinen die zweite Kernteilung der Zellteilung vorausgeht und dann eine simultane Vierteilung der Pollenmutterzellen stattfindet.

Zu Beginn der homöotypischen Kernteilung treten die Tochterchromosomenpaare häufig in U-Form, die grösseren mit korkzieherartig gedrehten Schenkeln auf (Fig. 10 u. 11, Taf. II). Noch deutlicher und stärker als im Diakinesestadium des ersten Teilungsschrittes, wird gleichzeitig um den Kern ein Strahlenkranz feiner Zytoplasmafasern sichtbar. Im Stadium der Kernplatte fallen wieder die Grössenunterschiede der Chromosomen (Fig. 12, Taf. II, Fig. 1 u. 2, Taf. III) und die zentrale Lagerung der kleinen Chromosomen auf. Ähnliches haben z. B.

STRASBURGER und MIYAKE (1905, S. 108) an den Kernplatten von *Funkia* und *Galtonia*, C. MÜLLER (1909, S. 103 und 1912, S. 15) bei *Yucca* und *Najas* beobachtet. Während der bipolaren Wanderung sind die Chromosomen dieses Teilungsschrittes länger und dünner als diejenigen der ersten Teilung. Die homöotypische Spindel ist daher von der heterotypischen stets leicht zu unterscheiden.

Sind die Chromosomen an den Polen angelangt, so beginnt alsbald die Formation der Enkelkerne, wobei ein eigentliches Spirem nicht gebildet zu werden scheint. Schon zu einer Zeit, da erst die Zellplatten angelegt und die Spindelfiguren noch vollständig erhalten sind (Fig. 4, Taf. III), ist die chromatische Substanz schon über den ganzen Kernraum verteilt. Man erkennt jedoch noch deutlich zusammengehörende Gruppen, die wie Flocken aussehen und durch feine Fäden untereinander netzartig verbunden sind. Im Verlauf der weiteren Entwicklung ändert sich dieses Aussehen der Kerne bald. Die chromatische Substanz zieht sich zu kompakten Körnern zusammen, die regelmässig über den Kern verteilt und in dünne Fäden eingebettet liegen (Fig. 6, Taf. III). Zugleich tritt auch der Nucleolus wieder auf. Das Zytoplasma zeigt auf diesem Stadium von der Kernoberfläche bis gegen die Peripherie hin einen feinfädigen Bau. Die Lagerung der aus einer Pollenmutterzelle hervorgehenden vier Pollenkörner ist verschieden. In den Figuren 3 u. 4, Taf. III verlaufen die Teilungswände in beiden Tochterzellen gleichsinnig, die vier Pollenkörner kommen daher kreuzweise nebeneinander zu liegen. In Figur 5, Taf. III stehen hingegen die Teilungsebenen in den beiden Tochterzellen senkrecht aufeinander, und es entsteht eine typische Pollentetrade (Fig. 6, Taf. III). Auffallend ist, dass in den verschiedenen Fächern derselben Anthere die Teilung der Pollenmutterzellen sehr ungleich weit fortgeschritten ist. So konnten z. B. in den verschiedenen Pollensäcken einer Anthere sowohl das Synapsis-stadium des Mutterkerns, als auch Stadien aus dem Verlauf der ersten und zweiten Teilung der Pollenmutterzellen beobachtet werden. In jedem Pollenfach allerdings waren lauter gleiche oder doch nur wenig differierende Stadien enthalten.

Die in den Pollenmutterzellen entstandenen Enkelzellen runden sich ab, bleiben aber noch längere Zeit innerhalb der Mutterzellmembran eingeschlossen. Deren Auflösung erfolgt zuerst an den im Innern der Pollensäcke liegenden Tetraden, während die der Pollensackwandung benachbarten Tetraden noch länger bestehen bleiben (Fig. 10, Taf. I). Der Isolierung der Pollenkörner folgt bald die Teilung ihres Kernes nach. Er liegt vor Beginn der Teilung gewöhnlich an einem Pole des ellipsoidischen Kernes (Fig. 7, Taf. III). Auf die in der Metaphase dieser Teilung ebenfalls deutlich sichtbaren Grössenunterschiede der Chromosomen (Fig. 8 u. 9, Taf. III) wurde schon hingewiesen. Die Kernspindel erstreckt sich häufig über die ganze Längsachse des Pollenkorns (Fig. 10, Taf. III) und ist mit einem oder beiden Polen in der Hautschicht der Zelle befestigt. Zu Beginn der Anaphasen liegen die beiden Spireme an den Polen der Spindel, also in beträchtlichem Abstand voneinander. Später wird dieser verringert. Es erfolgt eine rückläufige Bewegung des einen Kernes und zwar des zukünftigen vegetativen Kernes, während der andere, der generative, sich der Zellwand dicht anschmiegt (Fig. 11—13, Taf. III). Während dieser Lagenveränderung des vegetativen Kernes, die oft zu einer förmlichen Berührung mit dem generativen Kern führt, wird in der Spindelfigur eine undeutliche Zellplatte sichtbar. Ihr zeitliches Auftreten ist sehr verschieden. So fanden wir sie in solchen Körnern vor, in welchen der vegetative Kern sich kaum von seinem Pol entfernt hatte und die Spindelfasern noch von Pol zu Pol verliefen. In anderen Pollenkörnern, deren vegetativer Kern ungefähr in der Mitte des Kernes lag und deren Spindelfigur schon Tonnengestalt besass, war anderseits keine Spur einer Zellplatte zu sehen. Mit der fortschreitenden Annäherung des vegetativen Kernes an den generativen ist aber in der Regel eine Verkürzung der Spindelfasern, eine allmähliche Verbreiterung der Zellplatte und ein Umbiegen derselben gegen die Aussenwand des Pollenkornes hin zu beobachten, auf welcher sie schliesslich annähernd senkrecht steht. Auch in diesem Falle bleibt die Zellplatte äusserst schwach ausgebildet und

ist, wenigstens in unseren Präparaten, nicht leicht zu erkennen. Nur in einigen wenigen Pollenkörnern konnte zwischen generativem und vegetativem Kern eine deutliche Wand wahrgenommen werden, welche eine generative Zelle von der grösseren Restzelle abtrennt. In Grösse und Verhalten gegenüber den Farbstoffen sind die beiden Kerne, wie bei der Mehrzahl der Angiospermen, recht verschieden. Oft sieht man schon kurz nach der bipolaren Wanderung der Chromosomen, dass sich diejenigen des zukünftigen generativen Kernes viel dichter zusammenschliessen und der entstehende Kern näher an die Wand rückt als es am andern Pol der Fall ist. Auch während der weiteren Ausbildung der beiden Kerne bleibt der generative Kern kleiner und weist einen dichteren Bau auf als der vegetative Kern. Dieser enthält auch einen grösseren Nucleolus. Die peripherische Lagerung der beiden Kerne ist nicht von langer Dauer. Sie rücken beide mehr und mehr in die Mitte des Pollenkorns. Weder während noch nach dieser Verschiebung ist eine deutlich abgegrenzte generative Zelle sichtbar (Fig. 14, Taf. III).

Es war uns daher auch nicht möglich, ähnliche Gestalts- und Lageveränderungen während der Einwanderung des generativen Kernes in das Innere des Pollenkorns festzustellen, wie sie zuerst von GAGER (1902, S. 137) für *Asclepias cornuti*, später von STRASBURGER (1908) für *Lilium*, von FRIEMANN (1910) hernach für eine ganze Reihe von Monokotyledonen und von WEFELSCHIED (1911) für verschiedene Dikotylen nachgewiesen worden sind. Wahrscheinlich wird die Teilungswand zwischen generativem und vegetativem Kern, sofern sie überhaupt gebildet worden ist, kurz nach ihrer Entstehung wieder aufgelöst. *Brugmansia Zippelii* dagegen schliesst sich in der Art der Pollenentwicklung dem typischen Verhalten näher an, wenigstens liess sich in den reifen Pollenkörnern derselben (Fig. 5, Taf. VIII) ganz deutlich die neben dem vegetativen Kern liegende spindelförmige generative Zelle wahrnehmen.

Die ausgewachsenen Pollenkörner von *Rafflesia Patma* sind von ellipsoidischer Gestalt. Ihre Länge beträgt 19—21 μ , ihre

Breite 15—17 μ . Ihre Exine ist auch auf der Aussenseite glatt, ohne irgend welche Skulpturen und Austrittsporen für die Pollenschläuche. Dasselbe wird von HEINRICHER (1906, S. 79) für die Pollenkörner von *Brugmansia* angegeben und kann von uns auf Grund der Untersuchung des Pollens der in unserer Sammlung enthaltenen offenen Blüte bestätigt werden. Auffallenderweise sind die Pollenkörner dieser Art ziemlich grösser als diejenigen von *Rafflesia*. Wir bestimmten den Längsdurchmesser der ebenfalls ellipsoidischen, aber häufig einseitig abgeplatteten Körner zu 23—34 μ , ihren Querdurchmesser zu 18—23 μ .

Während der Entwicklung der Pollenkörner aus den inneren Zellen des sporogenen Gewebes bleiben an der Oberfläche der Pollensäcke zwei bis drei Schichten grosser, inhaltsreicher Zellen unverbraucht. Sie bilden ein Tapetum, das nach Lage und Beschaffenheit des Inhaltes seiner Zellen den von GOEBEL (1901, S. 768) und HANNIG (1911, S. 336) gegebenen Definitionen vollkommen entspricht. Seine Zellen sind allerdings nicht nach Art der meisten Tapeten radial, sondern quer gestreckt. Sie enthalten in dichtem Zytoplasma einen im Vergleich zu den übrigen Wandzellen grossen Kern. Seine chromatische Substanz ist schon auf frühen Stadien in Form weniger, grosser Körner vorhanden, die hauptsächlich unter der Kernwand liegen. Die Teilung der Tapetenzellkerne unterbleibt, im Gegensatz zu vielen anderen Angiospermen, und ebenso fällt während des Verlaufs der Pollenentwicklung die Lösung der Tapetenmembranen und damit die Bildung des nach HANNIG (1911, S. 358) bei den meisten Angiospermen entstehenden Periplasmodiums durch Vereinigung der freien Tapetenprotoplasten aus. Nach unserer Beobachtung erfolgt während der Pollenentwicklung von *Rafflesia* nur eine allmähliche Degeneration der Tapetenzellen, die nur teilweise und erst unmittelbar vor der Entleerung der reifen Pollenkörner zu einem völligen Zerfall führt.

Rafflesia weicht also nicht nur in Lage und Bau der Antheren, sondern auch in der Gestaltung der Pollensäcke und des Tapetums von der Mehrzahl der Angiospermen ab. Ähnliche Verhältnisse liegen bemerkenswerter Weise bei den ebenfalls parasitischen

Balanophoraceen vor. So zeigt z. B. *Rhopalocnemis phalloides* Junghuhn nach der Untersuchung von LORSY (1901, S. 92) in der Ausbildung der Pollensäcke und des Tapetums grosse Uebereinstimmung mit *Rafflesia*. Zwar finden sich bei *Rhopalocnemis* die Pollensäcke in zwei bis mehreren Etagen übereinander. Unter sich sind sie aber ebenfalls nur durch schmale Gewebepartien getrennt, Faserschichten fehlen wiederum vollständig und das Tapetum bleibt bei der Pollenbildung (siehe LORSY l.c. Taf. XIV, Fig. 80) bis nach Fertigstellung der Tetraden erhalten.

IV. Gynoeceum und erste Entwicklung der Samenanlage.

Am Gynoeceum von *Rafflesia* können bekanntlich weder eigentliche Karpelle noch eine einheitliche Fruchtknotenhöhle unterschieden werden. Im Gewebe der Columnabasis, und zwar in einer Querzone, die über der Ansatzstelle der Perigonblätter liegt, also in oberständiger Stellung, entstehen in grösserer Anzahl spaltenförmige Hohlräume, an deren Wänden die Samenanlagen ihren Ursprung nehmen.

Wenn man diesen eigenartigen Fruchtknoten mit demjenigen anderer Angiospermen vergleichen will, so kann dies, wie SOLMS-LAUBACH (1901, S. 5) sagt, nur so geschehen, „dass man das tertium comparationis in vergangener Zeit sucht und annimmt, er sei durch Rückbildung eines aus normalen Carpiden gebildeten Germen entstanden.“

Hiefür spricht auch der Vergleich mit dem Fruchtknoten anderer Rafflesiaceengattungen. Bei *Cytinus Hypocystis* lässt sich z. B. nach LUTZ (1899, S. 299) an Querschnitten durch junge Fruchtknoten ganz deutlich erkennen, wie die Plazentalamellen sich im Zentrum vereinigen. Die ganze Anordnung zeigt bei dieser Gattung noch deutlich, dass ein ursprünglich mehrfächeriger, im Verlauf der späteren Entwicklung aber modifizierter Fruchtknoten vorliegt. Die Samenanlagen sitzen auf seitlichen Fortsätzen zu beiden Seiten der Scheidewände; durch

Verschleimung der zentralen Achse und der keine Samenanlagen tragenden inneren Teile der Scheidewände kommt später eine scheinbar wandständige Plazentation zu stande.

Da die Entstehung der Fruchtknotenspalten von *Rafflesia* schon von SOLMS-LAUBACH (1898, S. 12) verfolgt worden ist, beschränkten wir uns auf die Untersuchung der Entwicklung der Samenanlagen. Was hierüber schon bekannt ist, wird mitgeteilt in der 1898 erschienenen Arbeit von SOLMS-LAUBACH über die „Entwicklung des Ovulums und des Samens bei *Rafflesia* und *Brugmansia*“. Seine Untersuchung ergab, dass in älteren Knospen und selbst in offenen Blüten erst die allerjüngsten Entwicklungsstadien der Samenanlagen vorhanden sind und deren weitere Entwicklung erst nach der Bestäubung der Blüten stattfindet. Zu seiner Untersuchung waren SOLMS-LAUBACH, dem ersten Kenner der Rafflesiaceen, die Materialien aller bedeutenden Sammlungen Europas zugänglich gewesen. Es standen ihm Blütenknospen verschiedenen Alters in grosser Zahl, auch mehrere offene Blüten verschiedener *Rafflesia*arten zur Verfügung. Sehr spärlich war dagegen sein Material an älteren Stadien, waren doch damals nach seiner Aufzählung erst fünf Früchte von *Rafflesia*arten in den europäischen Sammlungen vorhanden: zwei völlig reife Früchte von *Rafflesia Arnoldii* R. Br., und eine reife, sowie zwei jüngere Früchte von *Rafflesia Rochussenii* T. et B. Von diesen fünf Früchten erhielt er Teilstücke zur Untersuchung. Früchte von *Brugmansia* waren damals noch nicht bekannt, die erste Frucht der *Brugmansia Zippelii* Bl. ist erst 1905 von HEINRICHER beschrieben worden. Nur die beiden jüngeren Früchte von *R. Rochussenii* enthielten Entwicklungsstadien der Samenanlagen zwischen den jüngsten, in den Blütenknospen enthaltenen Stadien und den ausgewachsenen Samen. Da diese Früchte, wie alles damals vorhandene Sammlungsmaterial, entweder ganz oder halbiert in gewöhnlichem Spiritus fixiert und aufbewahrt worden waren, liess sein Material nicht nur in Bezug auf Vollständigkeit, sondern auch nach dem Erhaltungszustande sehr zu wünschen übrig.

Die ersten Entwicklungsstadien der Samenanlage von *R. Patma*

stimmen vollständig mit denjenigen überein, die SOLMS-LAUBACH (1898, S. 13) für *Rafflesia Rochussenii* und *Brugmansia Zippelii* beschrieben hat. Sie erscheinen als kleine, halbkugelige Höcker an den Wänden der Fruchtknotenhöhlen und bestehen aus einer subepidermalen Zelle und einer Schicht Oberflächenzellen (Fig. 1, Taf. IV). Durch Querteilung seiner Zellen verlängert sich der Höcker allmählig zu einem gerade gestreckten, schlanken Kegel, der im Innern eine axile Reihe von anfangs zwei, dann drei, vier u. s. w. bis schliesslich ca. 9 Zellen enthält (Fig. 2—7, Taf. IV). Schon früh können indessen an der Basis der axilen Zellreihe gelegentlich auch schief oder längs verlaufende Teilungswände auftreten, sodass an Stelle der einen Zellreihe deren mehrere entstehen. Die stärkere Teilungstätigkeit der Epidermiszellen auf der einen Seite des Kegels leitet den Beginn der anatropen Krümmung der jungen Samenanlagen (Fig. 8—11, Taf. IV) ein. Ungefähr gleichzeitig wird etwa in halber Höhe des Kegels die Bildung des Integumentes vorbereitet. Der über den ringwallförmigen Integumentansatz hinausragende Teil des ursprünglichen Kegels wird zum *Nucellus*, seine basalwärts liegende Partie bildet den Funiculus der Samenanlage. Diese selbst wird bis zur Erreichung des befruchtungsreifen Zustandes halb bis ganz anatrop (Fig. 12 u. 13, Taf. IV). Der endgültige Grad der Krümmung scheint für die einzelne Samenanlage durch die Raumverhältnisse bedingt zu werden.

An der Convexseite der Umbiegungszone bildet sich unterhalb der Integumentbasis, bei den einzelnen Samenanlagen allerdings in verschiedener Stärke, durch vermehrte Zellbildung eine weitere, zunächst wulstförmige, später fast knopfförmige Anschwellung (Fig. 12 u. 13, Taf. IV). Ausser bei den von uns untersuchten *R. Patma* und *R. Hasseltii* sind ähnliche Bildungen auch schon bei den früher untersuchten *Rafflesia*-arten und anderen Rafflesiaceen festgestellt worden. Schon R. BROWN (1842, S. 226) hat diese Bildung bei *R. Arnoldii* beobachtet und als unvollständig entwickeltes äusseres Integument bezeichnet. SOLMS-LAUBACH hat später dieser Auffassung zugestimmt (1898, S. 14), ebenso HEINRICHER, der eine gleiche Anschwellung an

den Samenanlagen und Samen von *Brugmansia Zippelii* gefunden hat (1906, S. 77). Bei anderen Rafflesiaceen ist die Reduktion des äusseren Integumentes nicht so weit vorgeschritten. An den Samenanlagen von *Cytinus Hypocystis* ist es nach CH. BERNARD (1903, Taf. VI, Fig. 6 u. 10) noch als niedriger Ringwall entwickelt und bei *Pilostyles* findet sich ein noch vollständiger entwickeltes Integument vor. Seine Ausbildung soll allerdings starken Schwankungen unterliegen, indem es nach SOLMS-LAUBACH (1874, S. 354) „einmal bis zur Eispitze reicht, ein andermal die ganze Vorderhälfte des Eies oder noch mehr frei lässt und dann wie ein unvollkommener, glockenförmiger, von der Chalaza entspringender Kragen erscheint“. Bei *Pilostyles ingae* bildet es sich nach ENDRISS (1902, S. 220) auch nur auf der dem Funiculus abgewendeten Seite der Samenanlage aus und bleibt stets einschichtig.

Das sich normal entwickelnde innere Integument von *Rafflesia* wächst, wie bei zahlreichen anderen Angiospermen, über den Nuzellusscheitel hinaus und schliesst über demselben so dicht zusammen, dass nur ein sehr enger Mikropylkanal frei bleibt. Seine den Nuzellus bedeckenden Partien haben zwei bis drei Zellschichten Mächtigkeit. Die äusserste Zellschicht besteht aus ziemlich grossen Zellen. Die mittlere Schicht ist nicht ringsherum entwickelt, sondern umgibt, wie auf Querschnitten leicht festzustellen ist, den Nuzellus nur etwa zu zwei Dritteln. Der Funiculus ist in der Regel kürzer als der übrige Teil der Samenanlage. Seine dünnste Partie liegt nahe der Ansatzstelle an der Plazenta. Gegen die Chalaza hin nimmt er an Dicke zu und geht dort in die obengenannte Anschwellung über (Fig. 12 u. 13, Taf. IV).

Zur Zeit der anatropen Krümmung und der Integumentbildung sind alle Zellen der axilen Reihe noch durchaus gleichartig. Erst wenn das Integument als Ringwall nach vorn wächst, wird die vorderste subepidermale Zelle unter starkem Wachstum zur Embryosackmutterzelle. Gleichzeitig erfolgt in ihrer Umgebung eine Streckung der Oberflächenzellen. Sie werden keilförmig und bilden eine auffällige Knospenwarze. Mit dem

Wachstum dieser Zellen nehmen auch ihre Kerne an Grösse zu (Fig. 1, Taf. V) und sind, wie überhaupt alle Kerne der Nuzellus- und Integumentzellen, im Vergleich zu den meisten Dikotyledonen überaus gross und chromatinreich. Von noch bedeutenderer Grösse ist der Kern der Embryosackmutterzelle, der in wechselnder Lage, bald in der Mitte, bald am basalen oder apikalen Ende der Zelle, zu finden ist.

Beim Aufsuchen der nächstfolgenden Entwicklungsstadien hatten wir Gelegenheit, eine schon von SOLMS-LAUBACH gemachte Erfahrung vollauf zu bestätigen: Auch in den ältesten Blütenknospen, nicht nur von *Rafflesia Patma*, sondern auch von *R. Rochussenii* und *R. Hasseltii* waren die Samenanlagen nur wenig über das beschriebene Entwicklungsstadium vorgeschritten. Offene weibliche Blüten, die nach den Erfahrungen von SOLMS-LAUBACH übrigens auch keinen weiteren Aufschluss geben, standen uns nicht zur Verfügung. Es ist uns dagegen gelungen, alle weiteren Stadien in den jungen Früchten aufzufinden. Dieser Erfolg ist dem günstigen Umstande zuzuschreiben, dass, wie schon von SOLMS-LAUBACH für das eine der von ihm untersuchten Exemplare erwähnt wird, die Samenanlagen junger Früchte sehr ungleich weit entwickelt sind. Wir fanden in der einen jungen Frucht neben einer grossen Anzahl von Samenanlagen, in welchen eben die Befruchtung stattfand oder die Entwicklung von Endosperm und Embryo vor kurzem begonnen hatte, auch noch andere, mit viel jüngeren Stadien der Embryosackentwicklung vor. Diese Beobachtungen sprechen wieder für die Richtigkeit der Annahme von SOLMS-LAUBACH (1898, S. 15), dass bei *Rafflesia*, ähnlich wie bei den Orchideen, die Ausbildung der zur Blütezeit noch wenig entwickelten Samenanlagen vom Eintreten der Bestäubung abhängig ist und bei deren Ausbleiben ebenfalls wegfällt. Da der Fruchtknoten von *Rafflesia* sehr gross ist und die Samenanlagen an den Wänden unregelmässig verlaufender Spalträume sitzen, ist auch verständlich, dass der von den Pollenschläuchen ausgehende und die Frucht- und Samenbildung auslösende Reiz sich nicht auf alle Samenanlagen gleichzeitig geltend macht

und diese daher später auf verschiedenen Entwicklungsstadien getroffen werden.

Die Vergleichung der aufgefundenen Entwicklungsstadien ergibt für die Tetradenteilung und die Embryosackentwicklung den im folgenden Abschnitt dargestellten Verlauf.

V. Teilung der Embryosackmutterzelle und Entwicklung des Embryosackes.

Die erste Teilung der Embryosackmutterzelle erfolgt erst, nachdem sich das Integument über dem Nuzellusscheitel geschlossen hat. Sie zerlegt die Embryosackmutterzelle in zwei gleich grosse Tochterzellen (Fig. 2, Taf. V), von denen die obere verdrängt wird. Die vergrösserte untere Tochterzelle erfährt eine nochmalige Teilung, so dass im ganzen drei Zellen aus der Mutterzelle hervorgehen, von denen die unterste zur Embryosackzelle wird. Die beiden vorderen Zellen werden mehr und mehr zusammengedrückt, sind aber in Gestalt schmaler Kapfen, die dem oberen Ende des Embryosackes dicht anliegen, noch sehr lange, meistens auch noch zur Zeit der Befruchtung, ja der späteren Embryobildung, sichtbar. Auch SOLMS-LAUBACH fiel bei der Untersuchung von *Rafflesia Rochussenii* an der Spitze der Embryosackwandung eine in Profilsansicht dreieckige Verdickung auf, die sehr lichtbrechend war und an eine zerquetschte und verkommene Zelle erinnerte, also wohl die verdrängte Schwesterzelle des Embryosackes war.

In Wirklichkeit haben also zwei Teilungsschritte stattgefunden, von denen allerdings der zweite in der Regel auf die untere Tochterzelle beschränkt ist. Ausnahmsweise scheint auch in der oberen Tochterzelle noch eine Kernteilung zu erfolgen, die Zellteilung aber auszubleiben, so dass diese Zelle zwei Kerne enthält (Fig. 3, Taf. V.) Die zum Embryosack werdende Zelle ist aber stets die erst durch den zweiten Teilungsschritt erzeugte unterste Zelle der Reihe. Aus dem Vorkommen grösserer und kleinerer Vacuolen in den in Fig. 1, 2 u. 4, Taf. V dargestellten Stadien

ist wahrscheinlich der Schluss zu ziehen, dass diese aus irgend welchen Ursachen in der Entwicklung zurückgeblieben sind und statt der weiteren Teilungen nur noch eine Vergrösserung der schon vorhandenen Zellen und Kerne erfolgt ist. Hinsichtlich des Verhältnisses von Kerngrösse und Plasmagehalt zur Grösse des Zellraumes stellen also diese vier Figuren nicht etwa Stadien dar, welche vom Embryosack jeder Samenanlage in dieser Form durchlaufen werden, dagegen geben sie uns doch über die Entstehung des Embryosackes völlig genügenden Aufschluss.

In gleicher Weise wie bei *Rafflesia Patma* vollziehen sich die Teilungen der Mutterzelle auch bei *R. Hasseltii* und *Brugmansia Zippelii* (Fig. 4—6, Taf. VIII). Bei *Ptilostyles ingae* werden nach ENDRISS (1902, S. 220) vom vorderen Ende der Embryosackmutterzelle ebenfalls zwei kleine Zellen abgetrennt, die nachher unterdrückt werden. Eine vollständige Tetradenteilung findet dagegen nach CH. BERNARD (1903, S. 45) bei *Cytinus Hypocistis* L. statt. Er gibt weiter an, dass von den vier regelmässig in einer Reihe liegenden Zellen nicht die unterste, sondern die oberste als Embryosack weiterwächst.

Viel verschiedenartiger als für diese Rafflesiaceen lauten die Befunde über den Verlauf der Tetradenteilung bei den bis jetzt untersuchten Balanophoraceen. Ähnlich wie bei *Rafflesia* könnte nach der Darstellung von PIROTTA und LONGO (1900, S. 151) die Tetradenteilung bei *Cynomorium* verlaufen, wo sie ebenfalls eine unvollständige Tetrade von 3 Zellen vorfanden. Doch scheint dieses Verhalten für *Cynomorium* nicht strenge Regel zu sein, gibt doch JUEL, der gerade diesen Punkt der Entwicklungsgeschichte der Pflanze eingehend studierte (1903, S. 197) an, in ca. 20 Präparaten folgenden Verlauf festgestellt zu haben: Die Embryosackmutterzelle teilt sich beim ersten Teilungsschritt in eine grössere basale und eine kleinere apikale Zelle; bei der nachfolgenden zweiten Teilung entstehen aus der unteren Tochterzelle eine grössere, basale, zum Embryosack werdende Zelle und eine darüber liegende kleinere, scheibenförmige Zelle; die obere Tochterzelle dagegen wird durch eine Längswand in zwei kleine nebeneinander liegende Enkelzellen geteilt. Es würde also in

diesem Falle eine vollständige Tetradenbildung, mit einer allerdings selteneren, an die Pollentetraden erinnernden Anordnung der Tetradenzellen vorliegen. Bei den von TREUB (1898) und LOTSY (1899) untersuchten Balanophoraarten, bei *Rhopalocnemis* (LOTSY, 1901) und auch bei *Helosis guyanensis* nach CHODAT und BERNARD (1900) findet die Entwicklung des Embryosackes ohne vorhergehende Teilung aus der Mutterzelle selbst, oder nach einer einzigen Teilung derselben aus der einen Tochterzelle statt. Es verhalten sich also hinsichtlich der Tetradenteilung die parasitischen Rafflesiaceen und Balanophoraceen recht verschieden, und es wird daher kaum von irgend welchen gesetzmässigen Beziehungen zwischen Parasitismus und Reduktion der Tetradenteilung die Rede sein können.

Die Entwicklung der Embryosackzelle bis zum befruchtungsreifen Stadium vollzieht sich in der für die meisten Angiospermen üblichen Weise. Im zweikernigen Embryosack bildet sich zwischen den beiden Kernen, welche an die Schmalseiten der stark in die Länge und Breite wachsenden Zelle gedrängt werden, ein grosser Safttraum aus (Fig. 5, Taf. V). Durch den zweiten Teilungsschritt werden auf jeder Seite zwei (Fig. 6, Taf. V), durch den dritten vier Kerne erzeugt und dann die Zellen des Eiapparates und die Antipoden gebildet (Fig. 7, Taf. V). Der fertige Embryosack ist durchaus normal ausgebildet, wie dies auch für *Rafflesia Rochussenii* von SOLMS-LAUBACH und für *Pilostyles ingae* von ENDRISS beschrieben worden ist.

Der Eiapparat zeigt nach den Grössenverhältnissen seiner drei Zellen und der Lagerung ihrer Kerne keinerlei Besonderheiten. Alle drei Zellen hängen mit breiter Basis am oberen Ende des Embryosackes. Die Synergiden enthalten an ihrem Scheitel statt einer einzigen Vacuole oft einige kleinere (Fig. 8, Taf. V). Die voluminösere Eizelle unterscheidet sich von ihnen durch den grösseren, regelmässig mit einem Nucleolus versehenen Kern, der zudem mit der Hauptmasse des Cytoplasmas den Scheitel der Zelle einnimmt. Daneben fehlt es allerdings auch nicht an Eiapparaten, in welchen die Unterschiede in der Grösse der Zellen und in den Lagerungsverhältnissen des

Zellinhalt gering sind, alle drei Kerne Kernkörperchen führen und die Eizelle kaum sicher von den Synergiden zu unterscheiden ist.

Die Gruppe der Antipoden setzt sich ebenfalls aus drei Zellen zusammen, die meist nebeneinander am basalen Ende des Embryosackes liegen (Fig. 7, 9 u. 11, Taf. V). Ist dieser nach unten zugespitzt, so können auch eine oder zwei Antipodenzellen etwas tiefer zu liegen kommen als die zwei anderen, resp. die dritte (Fig. 12, Taf. VI).

Immer aber sind die Antipodenzellen von normaler Grösse, nicht nur „drei kleine in das Schmalende des Embryosackes eingeklemmte Zellchen“ wie von SOLMS-LAUBACH (1898, S. 18) für *Rafflesia Rochussenii* angegeben wird. Auch bei *Rafflesia Hasseltii*, wo der Embryosack denselben normalen Bau zeigt, konnten wir drei wohl entwickelte Antipodenzellen nachweisen (Fig. 7, Taf. VIII). Nach der Befruchtung gehen sie bald zu Grunde; sie können aber auch schon vorher Zeichen der Degeneration aufweisen. CH. BERNARD (1903, S. 178) erwähnt dass am Basalende des Sackes von *Cytinus Hypocistis* an Stelle deutlich umschriebener Zellen nur freie Kerne vorhanden seien, die bald zu Grunde gehen. Er zieht aus diesem Befunde, dem vollständigen Fehlen der Antipoden bei *Helosis guyanensis* (R. CHODAT et CH. BERNARD, 1900, S. 76) und dem mehr oder weniger raschen Verschwinden derselben bei *Lathraea*, *Orobanche* etc. den Schluss, dass die Rückbildung der Antipoden mit dem Parasitismus in Beziehung stehe. Dagegen spricht nun das Verhalten der von uns untersuchten *Rafflesia*-arten, bei denen trotz des weitergehenden Parasitismus und stärkster Reduktion aller vegetativen Organe die Antipoden noch wohl ausgebildet sind. Im selben Sinne würde auch das von PIROTTA und LONGO (1900, S. 151) bei *Cynomorium* beobachtete Verhalten sprechen, wo die Antipoden nicht nur erhalten bleiben, sondern gleichzeitig mit den Endospermkernteilungen ebenfalls in Teilung treten und an Zahl beträchtlich zunehmen sollen. VON JUEL (1903, S. 199) ist allerdings die Richtigkeit dieser Angabe in Frage gestellt worden; allein auch er gibt an, dass

die Antipoden von *Cynomorium* in Dreizahl und guter Ausbildung während der Embryo- und Endospermentwicklung noch lange an der Basis des Embryosackes vorhanden sind.

Die beiden freibleibenden Kerne der Vierergruppen des Embryosackes, die Polkerne, verhalten sich nicht in allen Samenanlagen gleich. Ihre Vereinigung zum sekundären Embryosackkern findet gewöhnlich im oberen Teil des Embryosackes in dem die Eizelle umhüllenden Wandbelege statt. Meistens kommt es schon vor der Befruchtung zu dieser Verschmelzung, deren verschiedene Stadien mit Leichtigkeit festgestellt werden konnten. Die von den beiden Polkernen stammenden Nukleolen sind oft noch längere Zeit im sekundären Embryosackkern (primären Endospermkern) getrennt sichtbar (Fig. 8 u. 9, Taf. VIII). Letzterer selbst übertrifft an Grösse alle anderen Kerne der Embryosäcke dieses Stadiums. Gelegentlich kann die Verschmelzung der beiden Polkerne auch in der Mitte oder im unteren Teil des Embryosackes stattfinden, und in einer Anzahl von Fällen wurde festgestellt, dass es vor der Befruchtung überhaupt nicht zur Verschmelzung der beiden Polkerne kommt. Sie liegen dann bis zur Verschmelzung mit einem Spermakern getrennt in der Nähe der Eizelle.

Unsere Darstellung der Embryosackentwicklung von *Rafflesia* wäre unvollständig, wenn nicht noch auf das nicht gerade seltene Auftreten von Abnormitäten hingewiesen würde. So wurde z.B. häufig beobachtet, dass statt der zwei Polkerne drei Kerne miteinander verschmolzen (Fig. 10, Taf. V und Fig. 10, Taf. VIII). Solche Embryosäcke enthielten nur zwei Antipoden. Viel seltener zeigte sich eine Vereinigung von vier Kernen in der Mitte oder am oberen Ende des Embryosackes (Fig. 10, Taf. V), mit der eine Reduktion von Eiapparat und Antipodengruppe auf je zwei Zellen einherging. In einem Embryosacke, dem der Eiapparat vollkommen fehlte, dagegen alle drei Antipoden angelegt waren, lagen 5 miteinander verschmelzende Kerne in der Mitte der Zelle. In allen diesen Fällen hat also offenbar die der Zellbildung und der Vereinigung einer grösseren Anzahl von Kernen vorausgegangene Embryosack-

entwicklung zur normalen Achtzahl der Kerne geführt, von denen dann mehr als zwei „beweglich“ blieben und sich mit den eigentlichen Polkernen vereinigten. Ähnliches ist ja auch schon mehrfach bei anderen Angiospermen beschrieben worden.

VI. Bestäubung und Befruchtung.

Ueber die Bestäubungs- und Befruchtungsvorgänge der Rafflesiaceen ist noch sehr wenig Sicheres bekannt. Die in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen sprechen fast alle für Fremdbestäubung durch Insekten. Als Anpassung an die Anlockung der Insekten kommen die ungewöhnliche Grösse der Blüten, ihre intensive Färbung vor allem in Betracht. Über den Geruch der Blüten gehen die Ansichten auseinander. R. BROWN (1821, S. 203) berichtet, dass die von Dr. ARNOLD aufgefundene männliche Blüte einen ausgeprägten Aasgeruch verbreitete und sich beim Nähertreten zahlreiche Fliegenschwärme aus derselben erhoben. Aehnliches ist von HAAK und SCHIMPER (1898, S. 365) für *Rafflesia Patma* angegeben worden. BLUME hat die Eiablage von Fliegen in den offenen Blüten beobachtet und nach dem Aufblühen der Blütenknospen ebenfalls einen betäubenden Aasgeruch festgestellt (1828, S. 9). Nach KNUTH (1904, S. 270), der Gelegenheit hatte, zwei frisch vom Salak nach Buitenzorg verbrachte Blüten von *R. Rochussenii* zu untersuchen, verbreiteten diese einen nur ganz schwachen Geruch, „etwa wie gährendes Braunbier“. Auch über den Geruch der *Brugmansia*blüten lauten die Ansichten verschieden. Während BLUME (1828, S. 16) der Blüte von *Brugmansia Zippelii* nach der Aussage der Eingeborenen einen unangenehmen Geruch zuschreibt und FAWCETT (1886, S. 245) nach der Mitteilung von FORBES dasselbe für eine in Sumatra gesammelte Art (*Brugmansia Lowii* Becc?) angibt, kann BECCARI selbst über seine *Brugmansia Lowii* in dieser Hinsicht keine bestimmten Angaben machen. KNUTH (1904, S. 271) teilt mit, dass die von ihm untersuchten, allerdings erst im Laboratorium zur Anthese gekommenen Blüten von *Br. Zippelii* völlig geruchlos gewesen seien.

Auch HEINRICHER vertritt auf Grund eigener Beobachtungen und gestützt auf Mitteilungen des Herrn BARTHELS die Ansicht, „dass die frische Blume der *Brugmansia* keinen Aasgeruch oder sonstigen unangenehmen Geruch verbreite, dass sich ein solcher aber mit vorgeschrittenem Abblühen einstellt“. (1905, S. 78). Ferner konstatierten er und Herr BARTHELS die Anwesenheit kleiner Mücken in den Blüten, die aller Wahrscheinlichkeit nach die Pollenübertragung vermitteln sollen. HOSSEUS (1908, S. 57) konnte an den Blüten der von ihm entdeckten und beschriebenen Rafflesiacee *Richthofenia siamensis* weder einen Geruch, noch bestäubende Insekten beobachten.

Unsere eigenen Beobachtungen genügen ebenfalls nicht, um die Frage nach der Geruchbildung bei *Rafflesia* und *Brugmansia* definitiv zu lösen. Die uns von Noesa Kambangan nach Tjilatjap überbrachte offene Blüte von *Rafflesia Patma* verbreitete weder am ersten noch am zweiten Tage der Anthese einen auffälligen Geruch. Ebenso wenig nahm der Erstzeichnende von uns an der am Standorte selbst darauf hin untersuchten offenen Blüte von *Brugmansia Zippelii* einen besonderen Geruch wahr. Wir würden uns daher am ehesten der Ansicht anschließen, dass die Anlockung der die Bestäubung vermittelnden Insekten, weniger durch den Geruch als die sonstigen auffallenden Eigenschaften der Blüte erfolgt.

Über die Beschaffenheit des aus den Antheren der offenen Blüten entleerten Pollens haben wir eine Beobachtung mitzuteilen, die unseres Wissens für *Rafflesia* neu ist. Bei der Fixierung von Antheren aus älteren Blütenknospen wurde zu verschiedenen Malen die Wahrnehmung gemacht, dass schon bei ganz leichtem Drucke aus dem dunkeln Grübchen des Antherenscheitels eine gelbbraune, klebrige Masse hervorquillt, in der die Pollenkörner enthalten sind. Unsere offene männliche Blüte von *Rafflesia Patma* wies in Entleerung begriffene Antheren auf. Die schleimige Pollenmasse erfüllte das zentrale Grübchen und bedeckte auch Teile der übrigen Scheitelfläche der Antheren. Bei *Rafflesia* stäubt also der Pollen nicht trocken aus, sondern wird in dickflüssiger Masse entleert. Damit

ist nun auch das für eine insektenblütige Pflanze auffällige Fehlen aller Skulpturen an der Exine der Pollenkörner erklärt. Am Körper der über die Antheren hinkriechenden Insekten bleibt der klebrige Pollenbrei haften und beim Besuche der weiblichen Blüten wird beim Ueberkriechen der Narbenzone ein Teil des Pollens an deren Papillen abgestrichen.

In ähnlicher Weise wird die Bestäubung auch bei *Brugmansia* vollzogen werden. Auch in der offenen Blüte dieser Pflanze fanden wir den aus dem Porus der Pollensäcke ausgetretenen Pollen in Form eines dickflüssigen Schleimes vor. Schon HEINRICHER (1906, S. 79) sah den Pollen von *Brugmansia Zippelii* „in einer erstarrten, granulösen Masse eingebettet“ von der er annahm, dass ihr im frischen Zustande eine schleimige Konsistenz zukomme. Aus dieser Einbettung der Pollenkörner, sowie aus deren Verteilung über die Antheren, die zwischen denselben befindlichen Furchen und die über den Antheren befindliche Region der Columna schloss er, „dass der Pollen von *Brugmansia* nicht stäubt, sondern in einer schleimigen Grundmasse, zu deren Bildung vielleicht die obliterierenden Pollenkörner herangezogen werden, ausgestossen wird“. Nach seiner Ansicht stammen die auf der Narbe der von ihm untersuchten Zwitterblüte gefundenen Pollenkörner aus dem Antherenring derselben Blüte und sind nicht durch Bestäubungsvermittler dorthin übertragen worden. Es könnte also nach HEINRICHER bei *Brugmansia* neben Fremdbestäubung, wenigstens in den zwitterigen Blüten, auch Selbstbestäubung stattfinden. Für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht auch eine in der älteren Literatur angeführte, von HEINRICHER nicht erwähnte Beobachtung. Bei der Besprechung des Öffnungsvorganges der blühreifen Knospe erwähnt SOLMS-LAUBACH (1876, S. 468), dass die fest in den Columnascheitel hineinversenkten, zusammen einen Zapfen bildenden Perigonzipfel hie und da nicht gelöst werden, dass dann das Öffnen der Blüte unterbleibe und es in solchen Fällen, nach einer brieflichen Mitteilung von SCHEFFER, dennoch zu einer normalen Ausbildung von Frucht und Same komme. Für *Rafflesia* ist natürlich, da bis jetzt ausschliesslich eingeschlech-

tige Blüten gefunden worden sind, eine Uebertragung des Pollens durchaus notwendig.

Auch über den Mechanismus des Öffnens der *Brugmansia*- und *Rafflesia*-antheren liegen bis jetzt noch keine Angaben vor. Wir haben darüber an den frischen Blüten ebenfalls keine Untersuchungen angestellt und müssen uns auf die Mitteilung unserer Befunde am fixierten Materiale beschränken. Bei beiden Gattungen erfolgt das Öffnen der Antheren durch Porenbildung.

Für *Rafflesia* ist in der älteren Literatur die Bildung eines scheidelständigen Öffnungsporus angegeben worden, der durch das schon an jüngeren Entwicklungsstadien der Antheren sichtbare Grübchen nach aussen mündet. Die Untersuchung von reifen Antheren von *Rafflesia Patma* ergibt nun aber, dass sich diese Vertiefung des Scheitels keineswegs zu einem gemeinschaftlichen Ausführungskanal aller Pollensäcke umwandelt. Die getrennt bis gegen den Scheitel verlaufenden Pollensäcke münden auch getrennt voneinander nach aussen, allerdings alle innerhalb jenes Grübchens. Wir zählten an einem medianen Längsschnitt durch den Antherenscheitel nicht weniger als sechs von einander völlig unabhängige Austrittstellen. Dieselben entstehen als schmale, die Scheitelpartie der Pollensäcke gegen das Grübchen hin öffnende Risse. Vielfach sind sie ausschliesslich mit einer stark färbbaren, granulösen Masse oder mit solcher vermischt mit Pollenkörnern erfüllt. An einigen Stellen unserer Präparate ist auch ersichtlich, dass nach dem Entstehen der Risse dieser Schleim zunächst allein oder von Anfang an vermischt mit Pollenkörnern aus den Pollensäcken austritt. Die Entleerung des Pollens erfolgt offenbar unter Druck. Dies geht daraus hervor, dass die unter den Spalten gelegenen Wandschichten stark zusammengedrückt und ihre Zellen gegen die Rissstelle hin nach aussen gekrümmt sind. Die Natur der die Pollenkörner umgebenden granulösen Masse haben wir nicht völlig klar legen können. Abortierte Pollenkörner wurden weder bei *Rafflesia Patma* noch bei *Brugmansia Zippelii* in so grosser Zahl wahrgenommen, als dass wir dieselben mit HEINRICHER als Ursache der Schleimbildung bezeichnen möchten. Viel wahrscheinlicher scheint uns diese von

den Tapetenzellen auszugehen. Es ist schon früher darauf hingewiesen worden, dass diese in doppelter bis dreifacher Lage die Pollensäcke auskleiden und während der Pollenbildung nicht zur Bildung eines Periplasmodiums verbraucht werden. Zur Zeit der Pollenentleerung aber sind diese Wandschichten ausserordentlich reduziert und stellenweise nur noch in Form vereinzelter, gelockerter Zellgruppen vorhanden. Namentlich an den vorderen, der Austrittsstelle des Pollens genäherten Wandpartien der Säcke fehlen die Tapeten fast vollständig. An deren Stelle findet sich, hie und da noch einzelne Zellgruppen und Zellreste umschliessend, dieselbe granulöse Masse vor, welche die Austrittskanäle erfüllt und mit den bereits entleerten Pollenkörnern am Scheitel der Anthere gefunden wird. Sehr wahrscheinlich ist die eben beschriebene Art der Pollenentleerung und Pollenbeschaffenheit nicht auf *Rafflesia* und *Brugmansia* beschränkt. Nach ENDRISS (1902, S. 212) besitzen die kleinen Pollenkörner von *Pilostyles Ingae* ebenfalls eine völlig glatte Exine. Von dem die Pollenkörner verklebenden Stoff nimmt ENDRISS an, dass er von inhaltsreichen, birnförmigen Haaren ausgeschieden werde, die am unteren Rande der Columna, unmittelbar über den Antheren, sitzen. SOLMS-LAUBACH hat diesen Papillenkranz (1889, S. 281, Fig. 186 C) als Narbenrudiment bezeichnet. Soll auch die Möglichkeit der Schleimbildung durch diese Papillen nicht bestritten werden, so erschiene es doch der Nachprüfung wert, ob der Pollen von *Pilostyles* nicht, analog wie nun für *Rafflesia* und *Brugmansia* festgestellt worden ist, schon in Schleim eingebettet, aus den Antheren entlassen wird.

Pollenkörner auf der Narbe oder Pollenschläuche in den Geweben von Columna und Fruchtknoten sind schon bei verschiedenen Rafflesiaceen nachgewiesen worden. So sind von SOLMS-LAUBACH Pollenschläuche in den Spalträumen des Fruchtknotens und im Mikropylenkanal der Samenanlagen von *Rafflesia Rochussenii* (1898, S. 19), im Columnagewebe von *Rafflesia Manilana* Teschem. (1876, S. 484) und auf der Narbenfläche von *Brugmansia Zippelii* Bl. (1876, S. 470) nachgewiesen worden.

Auch HEINRICHER hat auf der Narbe der von ihm beschriebenen *Brugmansia* von Pasir Datar (1905, S. 79) keimende Pollenkörner gefunden und abgebildet (1905, Taf. III, Fig. 3 u. 4). ENDRISS (1902, S. 221) beschreibt für *Pilostyles Ingae* den Verlauf der Pollenschläuche von der Narbe durch den Griffel in die Fruchtknotenhöhle. Bei *Cytinus Hypocystis* fand CH. BERNARD (1903, S. 179) Pollenkörner auf der Narbe. Aus der geringen Zahl derselben, sowie aus der Unmöglichkeit Pollenschläuche oder gar Befruchtungsstadien aufzufinden, schloss er, dass die Entwicklung der Eizelle wahrscheinlich ohne Befruchtung vor sich gehe.

In unseren Präparaten mit Fruchtknotenschnitten von *Rafflesia Patma* finden sich Pollenschläuche zu ganzen Strängen und Büscheln vereinigt, teils leer, teils mit plasmatischem Inhalt erfüllt, an den Wänden der Fruchtknotenspalten (Fig. 1 u. 2, Taf. VI). Sie folgen hier einem Leitgewebe, das aus den Oberflächenzellen der Fruchtknotenwände besteht, die sich durch Papillenform, Plasmareichtum und dadurch bedingte starke Färbbarkeit, sowie durch die Grösse ihrer Kerne auszeichnen. Auch bei *Pilostyles Ingae* besteht nach ENDRISS (1902, S. 221) die Epidermis der Fruchtknotenhöhle aus inhaltsreichen Zellen, die überdies nach der Bestäubung eine Art Schleim ausscheiden sollen, in welchem die Pollenschläuche wachsen. Die Pollenschläuche von *Rafflesia Patma* sind ziemlich derb; die entleerten Teile derselben sind durch Callusbildungen vom fortwachsenden Scheitel abgetrennt. Ihr plasmatischer Inhalt weist drei Kerne auf, deren vorderster der vegetative sein dürfte, während die beiden weiter zurückliegenden als die Spermakerne aufzufassen sind (Fig. 3, Taf. VI). In den Samenanlagen sind die Pollenschläuche weniger leicht wahrzunehmen. Als enge zylindrische Schläuche durchwachsen sie den Mikropylkanal und durchbrechen die aus langgestreckt keilförmigen Zellen bestehende, einschichtige Knospenwarze über dem Scheitel des Embryosackes. In einzelnen Fällen wächst der Pollenschlauch an der Oberfläche der Knospenwarze entlang abwärts, um sie dann seitlich zu durchbrechen (Fig. 11, Taf. V). Nach dem

Eintritt in den Embryosack bildet er eine unregelmässige, blasenartige Erweiterung, in welcher sich der gesamte Inhalt anhäuft. Aus einer Oeffnung am Scheitel treten die beiden Spermakerne in den Embryosack über. Die Vereinigung des einen Spermakernes mit dem Eikern konnte in einer ganzen Reihe von Samenanlagen von *Rafflesia Patma* und auch von *R. Hasseltii* aufgefunden werden, ebenso in einigen Fällen diejenige des zweiten Spermakernes mit den beiden Polkernen (Fig. 11 Taf. V) resp. dem primären Endospermkern (Fig. 6, Taf. VI). Die eben aus dem Pollenschlauch ausgetretenen männlichen Kerne sind leicht gekrümmte, ziemlich gleichmässig und intensiv sich färbende Körper, in denen vorerst kein Nukleolus nachweisbar ist. Sie schmiegen sich (Fig. 4—6, Taf. VI und Fig. 12, Taf. VIII) dem Eikern auf einer Seite dicht an. Figur 7 Taf. VI zeigt ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium der Verschmelzung, in welchem der Spermakern bereits die Struktur des Eikerns angenommen hat und ebenfalls ein Kernkörperchen besitzt. Die Figuren 8 und 11 Taf. VI zeigen Keimkerne mit einheitlichem Kernraum, aber getrennt gebliebenen Nukleolen. Der Verschmelzungsprozess der beiden Geschlechtskerne in der befruchteten Eizelle nimmt offenbar längere Zeit in Anspruch, im Gegensatz zur Vereinigung des zweiten Spermakernes mit den Polkernen.

Unsere Untersuchung hat also den Nachweis erbracht, dass *Rafflesia Patma* und *R. Hasseltii* nicht nur in den Vorgängen der Tetradenteilung und der Embryosackentwicklung, sondern auch in den Befruchtungsprozessen vollkommene Uebereinstimmung mit dem Normaltypus der Angiospermen zeigen. Dieses Ergebnis ist für die Lehre von den Anpassungserscheinungen der parasitischen Phanerogamen an die heterotrophe Lebensweise wertvoll. Nicht zum wenigsten auf Grund der bisherigen, zum grossen Teil unvollständigen, entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Vertretern der parasitischen *Balanophoraceen* und *Rafflesiaceen* ist zu wiederholten Malen die Ansicht ausgesprochen worden, dass die bei gewissen Parasiten und Saprophyten beobachtete Reduktion im Bau der Sexualorgane und das Auftreten von Apogamie und Parthenogenesis, gleich wie die Reduktion

der vegetativen Organe, auf die heterotrophe Lebensweise zurückzuführen sei. Je mehr sich nun unsere Kenntnis der Fortpflanzungsvorgänge bei den genannten Familien, wie auch bei anderen Parasiten, vervollständigt, um so weniger haltbar wird diese Ansicht.

Innerhalb der Balanophoraceen finden wir neben den von TREUB (1898) und LOTSY (1899) untersuchten apogamen *Balanophora*-Arten, wenn spätere Untersuchungen die Angaben von VAN TIEGHEM (1896) bestätigen, auch eine *Balanophora* mit normaler Embryosackentwicklung und Befruchtung. Von den anderen untersuchten Vertretern der Familie (*Rhopalocnemis*, *Helosis*, *Cynomorium*) zeigt *Helosis* nach CHODAT und BERNARD (1900) eine starke Reduktion in der Embryosackentwicklung und vermutlich apogame Embryobildung. Für *Cynomorium coccineum* ist von PIROTTA und LONGO (1901) und von JUEL (1903) dagegen neben vollkommen normaler Tetradenteilung und Embryosackentwicklung auch normale Befruchtung nachgewiesen worden; auch für *Rhopalocnemis* hat LOTSY (1901) den typischen Verlauf der Embryosackentwicklung festgestellt und die Entwicklung des Embryos aus der befruchteten Eizelle wahrscheinlich gemacht.

Innerhalb der Rafflesiaceen scheinen nach allem, was bis jetzt bekannt geworden ist, die Fortpflanzungsvorgänge in auffallender Gleichmässigkeit und völlig normal zu erfolgen. Bei *Pilostyles Ingae* Karst. finden nach ENDRISS (1902) die Teilungen der Embryosackmutterzelle offenbar in derselben Weise statt, wie hier für *Rafflesia* beschrieben worden ist. Ebenso normal verläuft die Ausbildung des Embryosackes mit Eiapparat und Antipoden, und auch der Nachweis des Verlaufes von Pollenschläuchen von der Narbe durch den Griffel hinunter in die Fruchtknotenöhrlung ist erbracht worden. Der Befruchtungsvorgang selbst wurde zwar noch nicht wahrgenommen. Aus den angeführten anderen Befunden geht aber mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass Befruchtung stattfinden wird. Auch *Cytinus hypocystis* zeigt nach BERNARD (1903) Tetradenteilung und Embryosackentwicklung mit normalem Eiapparat, während

dagegen die Beobachtung der Befruchtungsvorgänge aussteht und von BERNARD angegeben wird, dass auch ungekeimter Pollen auf den Narben nur hie und da und in ganz unbedeutender Menge gefunden wurde. Von anderer Seite ist indessen (BARGAGLI, 1900, S. 203) der Insektenbesuch von *Cytinus*blüten beschrieben und damit wenigstens Bestäubung als möglich hingestellt worden. Die Ergebnisse unserer Untersuchung an *Rafflesia Patma* und an *R. Hasseltii* lassen vermuten, dass auch bei *Pilostyles* und *Cytinus* normale Befruchtung erfolgt. Da HEINRICHER (1905, S. 78) auf der Narbe von *Brugmansia Zippelii* Pollenkörner und Pollenschläuche in grosser Zahl wahrgenommen hat, werden weitere Untersuchungen wohl auch für diese Gattung ein der *Rafflesia* entsprechendes Verhalten in den Fortpflanzungsvorgängen nachweisen. Wenn nun bei den genannten Vertretern der Rafflesiaceen, also derjenigen Familie, bei welcher die Reduktion in der vegetativen Sphäre sicher am weitesten gediehen ist, sich eine vollkommen normale Entwicklung in der reproduktiven Sphäre erhalten konnte, so wird man auch bei anderen Parasiten in der Annahme von Beziehungen zwischen Reduktion der vegetativen Organe und Anomalien in der Embryosackentwicklung mit oder ohne Apogamie vorsichtig sein müssen. Dies um so mehr, als in der letzten Zeit die Beispiele für ungewöhnliche Embryosackentwicklung, Apogamie und Parthenogenesis gerade bei autotrophen Angiospermen sich stark vermehrt haben.

VII. Embryo- und Endosperm bildung.

Nach der Aufnahme eines Spermakerns beginnt ein rasches Wachstum der Keimzelle und dauert etwa solange an, bis die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne zum Zygotenkern vollständig geworden ist. Sie schwillt während dieser Zeit etwa auf doppelte Grösse an und nimmt gleichzeitig breit flaschenförmige Gestalt an. (Fig. 10–12, Taf. VI, Fig. 11, Taf. VIII). Ein Kranz von Vakuolen und faseriges Cytoplasma in strahliger Anordnung umgibt ihren Kern, in welchem mit der Differen-

zierung der Chromosomen der Beginn der ersten Kernteilung eingeleitet wird (Fig. 12, Taf. VI). Figur 13 Taf. VI zeigt den Phragmoplasten der Keimzelle, in dessen Aequator die erste Anlage einer Teilungswand, in Form der Zellplatte, vorhanden ist. Die Keimzelle wird in eine scheibenförmige Basalzelle, welche den kurzen Embryoträger liefert, und eine fast kugelige Endzelle geteilt; aus der letzteren geht der Embryokörper hervor (Fig. 1, Taf. VII, Fig. 13, Taf. VIII). Die Trägerzelle teilt sich im weiteren Verlauf der Entwicklung nur noch ein einziges Mal und zwar durch eine Längswand, sodass der Embryoträger aus einem einzigen, zweizelligen Stockwerk besteht, wie auch von SOLMS-LAUBACH (1898, S. 20) für *Rafflesia Rochussenii* angegeben wird. Ungefähr gleichzeitig teilt sich die Embryokörperzelle durch eine Querwand (Fig. 3, Taf. VII, Fig. 14, Taf. VIII). In jeder der beiden Etagen tritt bei der nächsten Teilung eine Längswand auf. Die beiden Teilungswände können parallel oder senkrecht zueinander verlaufen (Fig. 5—9, Taf. VII). Das Stadium des sechszelligen Embryos (die zwei Trägerzellen mitgezählt) wurde von uns in zahlreichen Samenanlagen aufgefunden. Da in denselben das Endosperm verschieden fortgeschritten war, scheint der Embryo einige Zeit auf dieser Entwicklungsstufe zu verharren. Sein weiteres Wachstum erfolgt in der Regel erst, wenn die Endospermzellen gebildet sind und besteht aus einer Vermehrung seiner Stockwerke und nochmaliger Teilung jeder Etage, die vorderste manchmal ausgenommen. Spätere Querschnitte durch den Embryo zeigen also fast stets vier Zellen. SOLMS-LAUBACH gibt (1898, S. 20) die Zahl der Zell-etagen im Embryo von *Rafflesia Rochussenii* zu 4—7 an, die zwei Basalzellen nicht mitgerechnet. In den reifen Samen von *Rafflesia Patma* dagegen fanden wir stets nur deren 3—5 (Fig. 1 u. 2, Taf. VIII). In manchen Embryonen kommt es übrigens nicht zu einer so regelmässigen Anordnung der Zellen in vierkammerigen Stockwerken; die Zellen erscheinen infolge abweichenden Verlaufes einzelner Wände gegen einander verschoben. Doch ist auf solche Differenzen in Form und Zellenzahl der Embryonen verschiedener Samen, wie schon SOLMS-LAUBACH be-

merkt, wenig Gewicht zu legen, da es sich um eine für homogene Embryonen allgemeine Erscheinung handelt.

Im reifen Samen wird der Embryo dicht vom Endosperm (Fig. 1—2, Taf. VIII) umschlossen. Während seine Zellen sich anfänglich durch dichteren Plasmagehalt und etwas kleinere Kerne von denjenigen des Endosperms unterscheiden, sind sie später infolge beträchtlicher Dehnung und gleichzeitiger Vergrösserung der Vakuolen jenen durchaus gleich.

Die Entwicklung des Endosperms eilt derjenigen des Embryos voraus. Die erste Teilung des sekundären Embryosackkerns findet dicht unter dem Scheitel der Keimzelle statt, und ihre Spindel ist quer zur Längsachse des Embryosackes orientiert. Die beiden ersten Endospermkerne wandern auseinander, verbleiben aber beide am Keimende des Embryosackes, wo zu dieser Zeit das meiste Zytoplasma angehäuft ist (Fig. 10—13, Taf. VI; Fig. 1, Taf. VII; Fig. 12 u. 13, Taf. VIII). Der Innenraum des nunmehr in eine zweite Wachstumsperiode tretenden Embryosackes wird von einer grossen Vakuole eingenommen, auch im seitlichen Wandbelag finden sich noch eine Anzahl kleinerer Safräume vor. Durch den zweiten Teilungsschritt, der in der Regel erst stattfindet, nachdem sich auch die Keimzelle einmal geteilt hat, entstehen vier freie Endospermkerne, welche in ziemlich weiten Abständen voneinander im Wandbelag verteilt werden (Fig. 2, Taf. VII). Durch zwei weitere Teilungen wird ihre Zahl auf acht, dann auf 16 vermehrt (Fig. 3—5, Taf. VII). In kleinen Embryosäcken von *R. Patma* geht die Zahl der freien Endospermkerne nicht über acht hinaus. Mehr als 16 freie Kerne werden auch in den grösseren Embryosäcken höchst selten gebildet. Leider fanden wir in unseren zahlreichen Präparaten keine einzige Teilungsfigur aus dem Verlauf dieser Teilungen vor. Die Endospermkerne zeichnen sich durch Grösse und starken Chromatingehalt aus. Sie sind meist von ellipsoidischer Gestalt, oft auf einer Seite etwas abgeplattet und enthalten einen grossen Nukleolus, seltener zwei kleinere.

Gleichzeitig mit der Kernvermehrung nimmt der Wandbelag des Embryosackes an Dicke zu, der Vakuolenraum wird mehr

und mehr eingeengt. Im Acht- oder Sechszehnkernstadium beginnen sich dann von den Kernen ausstrahlende, feine Fadenstrukturen im Zytoplasma zu differenzieren, deren Fäden mit kleinen Körnchen besetzt sind. Sie umgehen in bogigem Verlauf die Vakuolen und fliessen je in der Mitte zwischen zwei Kernen zu einer dichteren Ansammlung zusammen (Fig. 5, Taf. VII). Dies sind die Stellen, an denen nachher die Bildung der Teilungswände einsetzt. Sie schreitet von der Embryosackwand gegen den Saft Raum vor, wobei dieser unter gleichzeitiger Vermehrung und Vergrösserung der im Plasma selbst enthaltenen kleinen Vakuolen immer mehr schwindet. Doch kann auch nach Fertigstellung der Endospermzellen noch ein Rest der zentralen Vakuole erhalten bleiben (Fig. 6, Taf. VII). In der entstandenen Schicht grosser Endospermzellen ist der Kern jeder Zelle von einem Kranz von Vakuolen umstellt. Der Embryo zeigt auf diesem Stadium meistens erst zwei Etagen zu zwei oder vier Zellen und reicht noch nicht bis in die Mitte des Embryosackes hinunter. Die Zellenzahl der ersten Endospermzellschicht beginnt sich bald durch Teilung zu vergrössern. Da alle Teilungswände in radialer Richtung angelegt werden, bleibt das Endosperm einschichtig. Nur in wenigen Samen waren etwa von halber Höhe des Embryosackes an abwärts und an der Basis des Embryosackes zwei Schichten von Endospermzellen vorhanden. In keinem einzigen Falle aber wurde ein mehrschichtiges Endosperm gefunden, wie es für *R. Rochussenii* von SOLMS-LAUBACH angegeben wird (1898, S. 20). Eine nachträgliche Resorption von Endospermzellschichten, die bei *R. Rochussenii* ebenfalls nur eine einzige Schicht grosser Endospermzellen an der Oberfläche des Embryos übrig lassen soll, ist also bei der von uns untersuchten *Rafflesia Patma* nicht möglich. Dagegen schmiegt sich der wachsende Embryo den Zellen der einen Endospermzellschicht allmählig dicht an. Da schliesslich nur einige kleine Interzellularen zwischen Endosperm- und Embryozellen zurückbleiben und sich beiderlei Zellen nach Form und Grösse auffallend gleichen, ist die Grenze zwischen den beiden Geweben leicht zu übersehen. Es ist also begreiflich, dass einzelne der älteren Autoren (s. SOLMS-

LAUBACH, 1901, S. 6), die den Entwicklungsgang des Samens nicht verfolgen konnten, über die Deutung des Inhaltes des *Rafflesiasamens* im Unklaren waren. Immerhin hat doch schon BROWN (1845, S. 221, Taf. 22) in seiner Beschreibung der ersten Frucht von *Rafflesia Arnoldii* auch die Zusammensetzung dieses Gewebekörpers aus Endosperm und einem wenigzelligen Embryo richtig erkannt, wenn gleich seine Figur im Einzelnen etwas verzeichnet ist. Die Anzahl der Endospermzellen im reifen Samen von *Rafflesia Patma* dürfte, nach Längs- und Querschnitten zu beurteilen, etwa 30—40 betragen. Sie enthalten, wie die Zellen des Embryos, als Reservestoff hauptsächlich fettes Oel. Ihre anfänglich grossen Kerne sind im reifen Samen bedeutend kleiner geworden und zeigen Anzeichen von Degeneration.

Die geschilderte Entwicklung des Endosperms von *R. Patma* stimmt mit derjenigen von *Pilostyles Ingae* durchaus überein. Auch bei dieser Rafflesiacee bildet sich nach ENDRISS (1902, S. 224) eine einzige Schicht von Nährgewebezellen um den Embryo, die nur am basalen Ende des Samens für kurze Zeit mehrschichtig wird. Etwelche Unterschiede gegenüber *Rafflesia* zeigt dagegen der Bau des Embryos, dessen Stockwerke aus nie mehr als zwei Zellen bestehen. Dagegen herrscht in der Etagenzahl eine ebenso starke Variabilität wie von SOLMS-LAUBACH und von uns bei den *Rafflesia*arten festgestellt worden ist.

VIII. Frucht und Samen.

Ueber die Früchte von *Rafflesia* und *Brugmansia* ist noch sehr wenig bekannt. Die ersten Früchte sind zwar schon von BROWN (1842) und DE VRIESE (1853 und 1854) beschrieben worden. Die Zahl der später gefundenen und in die botanischen Sammlungen gelangten Früchte scheint aber sehr klein zu sein, denn noch 1901 schreibt SOLMS-LAUBACH (1901, S. 5), dem doch der grösste Teil des in den europäischen Sammlungen vorhandenen *Rafflesiamateriales* bekannt war: „Merkwürdig ist die Tatsache, dass die eigentlichen Rafflesieen so

überaus selten zur Ausbildung ihrer Früchte gelangen. Von *Rafflesia* kennt man wenigstens einige Früchte, aber von der am Berg Salak bei Buitenzorg so häufigen *Brugmansia Zippelii* hat trotz vieler darauf gerichteter Bemühungen noch nicht eine einzige Frucht erlangt werden können. Die Blüten verfaulen offenbar fast alle'. Nach unseren eigenen Wahrnehmungen muss hiezu eine Einschränkung in dem Sinne gemacht werden, dass *Rafflesia*früchte wahrscheinlich ziemlich häufig ausgebildet werden, von den einheimischen Sammlern aber, vielleicht infolge ungenügender Instruktion, vielleicht auch wegen der Unscheinbarkeit der Früchte selbst, ob den auffällenderen Knospen und Blüten übersehen worden sind. Während des nur fünftägigen Aufenthaltes des Erstzeichnenden in Tjilatjap wurden ihm, nachdem die beauftragten Sammler speziell über das Aussehen der Früchte orientiert worden waren, ausser der erwähnten grossen Anzahl verschieden alter Knospen und der offenen Blüte von *Rafflesia Patma* nicht weniger als fünf Früchte überbracht. In dem verhältnismässig spärlichen Material von *Rafflesia Rochussenii*, das der bekannte Pflanzensammler PAIDAN von einer Excursion in die Wälder bei Tjitjoeroek am Salak im April 1906 nach Buitenzorg brachte und welches unter die damals im Buitenzorger Fremdenlaboratorium anwesenden Botaniker verteilt wurde, befand sich ebenfalls eine schöne Frucht dieser *Rafflesia*art, und es ist schon erwähnt worden, dass an einem der beiden Fundorte der *Rafflesia Hasseltii* im Padanger-Oberland von Sumatra neben drei verschieden weit entwickelten Blütenknospen wieder eine grosse Frucht gefunden wurde.

Auch von *Brugmansia Zippelii* liegen nun einige Früchte vor. An den von zahlreichen Botanikern besuchten Standorten in der Tjiapoesschlucht am Salak wurde, wie es scheint, immer erfolglos darnach gesucht, und auch HEINRICHER, der sich speziell mit *Brugmansia* beschäftigt hat, schreibt, dass er auf der unter der Leitung PAIDANS unternommenen Excursion keine Frucht gefunden und auch an der Fundstelle bei Pasir Datar, am Fuss des Pangerango, nicht mehr Glück gehabt habe. Die

von ihm beschriebene Frucht (1906, S. 76) fand er im „tintigen Dunkel“ einer Flasche mit Alkoholmaterial von *Brugmansia Zippelii*, das ihm von Prof. TREUB zur Verfügung gestellt worden war. Unser eigenes Suchen an den Standorten in der Tjiapoesschlucht war von grösserem Glück begünstigt, indem schon auf der ersten Excursion nicht weniger als drei auf verschiedenen Entwicklungsstadien stehende Früchte gefunden wurden, die damals, da mir (A. ERNST) HEINRICHERS Publikation noch nicht bekannt war — und auch noch nicht bekannt sein konnte — für die erst entdeckten gehalten wurden. Leider haben sich diese drei Früchte für das Studium der Samenentwicklung als zu jung erwiesen, so dass wir uns auf die Beschreibung weniger Entwicklungsstadien der Samenanlagen beschränken mussten.

Im Vergleich zu den Blüten sind die Früchte von *Rafflesia* und *Brugmansia* ausserordentlich unscheinbar. Nach dem Abblühen nehmen die absterbenden Teile der Blüte einen immer dunkler werdenden Farbenton an. Perigonblätter, Diaphragma und die weniger widerstandsfähigen Teile der Hüllblätter beginnen zu vermodern und verwandeln sich allmählig in einen schwarzen Brei, der innerhalb der erhalten bleibenden Basalpartien der Hüllblätter liegen bleibt und die werdende Frucht grösstenteils einhüllt. An der Bildung der letzteren beteiligt sich ausser der samenhaltigen Querzone der Columnabasis auch die Columna selbst. Nur die oberflächlichen Gewebe der Scheibe gehen in Fäulnis über, die übrigen Partien bleiben erhalten und bilden einen abgestumpft kegelförmigen Körper, dessen Oberfläche von tiefen Spalten durchzogen wird und einer rissigen Baumrinde ähnlich sieht.

Da noch sehr wenige Maasse von *Rafflesia*früchten mitgeteilt worden sind, seien über die Dimensionen der Früchte unserer Sammlung einige Angaben gemacht. Unsere grösste Frucht von *Rafflesia Patma* sitzt auf einer Wurzel von 3 cm Durchmesser. Der Durchmesser ihrer Cupula beträgt 11 cm. An ihrem oberen Rande befindet sich der verbreiterte Ansatz der Niederblätter und Perigonlappen, von denen noch brüchige Reste vorhanden sind, während andere den Grund der Perigonröhre erfüllen.

Aus dieser erhebt sich die Frucht mit einer Gesamthöhe von 8 cm und einem oberen Durchmesser von 7.5 cm. Die samenhaltige Zone sitzt einem kuppelförmigen Zellkörper auf, ist glockenförmig gewölbt und zeigt am Scheitel eine grösste Höhe von 2.5 Zentimeter. Die Wand der Frucht ist seitlich ca. 1 cm dick und geht nach oben in das stark entwickelte Gewebe der Columna über, von deren Scheibenrand nur noch kleine Stücke vorhanden sind.

Unsere Frucht von *Rafflesia Rochussenii* ist etwas kleiner als die oben beschriebene von *R. Patma*. Ihre geringeren Dimensionen beruhen wohl auf ungünstigen Ernährungsverhältnissen, denn sie sitzt auf einer dünnen Wurzel von nur 9 mm Durchmesser, die vollkommen in die Cupulabildung einbezogen worden ist. Der untere Durchmesser dieser Frucht ist 10 cm, nach oben findet eine starke Verjüngung bis auf 5.5 cm Durchmesser statt. Die Höhe der Frucht beträgt 7.5 cm und ihre samenhaltige Schicht ist median gemessen 1.3 cm hoch. Die Frucht von *Rafflesia Hasseltii* sitzt einer Wurzel von 2,5 cm Durchmesser auf, die ebenfalls in der Cupulabildung vollständig aufgegangen ist. Der Durchmesser der Cupula ist 12,5 cm und trägt um die 10 cm hohe Frucht noch zahlreiche Reste der Niederblätter und des Perigons. Die samenhaltige Zone dieser Frucht hat eine grösste Breite von 2 cm und erscheint im medianen Längsschnitt über einem kuppelartigen Gewebekörper mondsichelförmig nach oben gewölbt. Im Gegensatz zu den Früchten der beiden anderen Arten ist an dieser Frucht von *Rafflesia Hasseltii* auch der Scheibenrand erhalten geblieben. Er ist mit seiner Unterseite an die Columna angedrückt und zeigt eine ebenso zerrissene und höckerige Aussenfläche wie diese selbst. Dagegen sind auch an dieser Frucht die griffelartigen Fortsätze der Oberseite vollkommen verschwunden.

Die Frucht von *Brugmansia* ist derjenigen von *Rafflesia* ähnlich. Was deren Grösse anbetrifft, so gibt HEINRICHER (1906, S. 76) für das in seinem Besitz befindliche Exemplar einen Durchmesser der basalen Rindencupula von 4.1 cm, eine Höhe der Frucht von 5,5 cm und eine grösste Breite von 4.4 cm an.

Die Früchte unserer Sammlung sind alle etwas kleiner. Die am besten entwickelte sitzt auf einer Wurzel von nur 5 mm Dicke. Der Durchmesser ihrer Cupula beträgt 4.6 cm, derjenige der Frucht 3.6 cm. Die Höhe derselben beträgt 3.9 cm und darüber sitzt noch die stärker als bei *Rafflesia* von unteren Teil abgesetzte Columna mit 1.5 cm Höhe.

Die Samen von *Rafflesia* sind von SOLMS-LAUBACH (1874, S. 340) schon eingehend beschrieben worden. Die eine und andere unserer Beobachtungen mag die dort gegebene Beschreibung noch ergänzen. Nach der Befruchtung setzt mit der Vergrößerung des Embryosackes und der Bildung von Endosperm und Embryo zugleich das Wachstum der ganzen Samenanlage ein. Dabei kommt es allerdings weniger zu einer Vermehrung der Zellen des Integumentes und des Nuzellus, als zu einer Streckung und Dehnung derselben. Die stärkste Vergrößerung erfahren die Zellen der äussersten Schicht des Integumentes, die später alle anderen Zellen des Samens an Grösse übertreffen. Zur Zeit der Endospermbildung beginnt in dieser Zellschicht des Integumentes die Verdickung der Membranen (Fig. 3, Taf. VIII). Sie erstreckt sich über die Innen- und Seitenwände der Zellen, während die Aussenwände dünn bleiben und oft nach innen gebogen sind. Da die starke Membranverdickung von einer Verholzung der sekundären Schichten begleitet ist, so entsteht aus dieser einzigen Zellschicht allein schon eine sehr harte, widerstandsfähige Schale, die es recht schwierig macht, brauchbare Schnitte durch reife Samen zu erhalten. Die verdickten Wände sind von zahlreichen feinen Tüpfelkanälen durchzogen. Die Zellen der inneren und, soweit eine solche vorhanden ist, auch der mittleren Integumentschicht, sowie diejenigen des Nuzellus strecken sich zunächst ebenfalls, werden später aber durch die Ausdehnung des Embryosackes stark abgeplattet und schliesslich völlig zusammengedrückt. An deren Stelle ist im reifen Samen nur noch eine ziemlich derbe, aus zusammengepressten Membranen bestehende Lamelle erhalten, die kaum noch Spuren von Zellumen erkennen lässt (Fig. 3, Taf. VIII). Ein abweichendes Verhalten zeigt nur die

unmittelbar über dem Nuzellusscheitel gelegene Partie des Integumentes, deren Zellen mit fast unverdickt und unverholzt bleibenden Wänden erhalten bleiben und zusammen einen unverdickt bleibenden Pfropf in der sonst ringsum dicken und festen Samenschale bilden. Die Zellen des basalen Wulstes erfahren eine Verdickung der Innen- und Seitenwände. Immerhin wird hier die Membranverdickung nicht so auffallend wie an den Epidermiszellen des Integumentes, und ist auch von keiner Verholzung begleitet. Die Verdickung beschränkt sich in diesen Zellen auf leistenförmige Streifen, die von der Innenwand in schräger Richtung den Seitenwänden entlang aufsteigen, Anastomosen bilden und nach aussen allmählig auslaufen. Auch die inneren Zellen des Chalazagewebes partizipieren in stärkerem oder schwächerem Masse an der Membranverdickung und erhalten teilweise Tüpfel. Eine leichte Verdickung der Wände erfolgt ferner in den an die Chalaza anschliessenden Zellen des Funiculus, die sich in dessen Längsrichtung gestreckt haben. Die Zellwände in der die Verbindung mit der Plazenta herstellenden Stielhälfte bleiben unverdickt. Die Abgrenzung gegen die Zone der dickwandigen Funiculuszellen tritt scharf hervor; wahrscheinlich erfolgt durch Reissen der dünnwandigen Funiculusstelle die Ablösung des Samens von der Fruchtknotenwand.

Die reifen Samen von *Rafflesia Patma* stimmen in ihrem Habitus mit denjenigen von *Rafflesia Arnoldii* überein, die R. BROWN (1842, Taf. XX) und SOLMS-LAUBACH (1874, Taf. VIII) abgebildet haben. Ihre Länge beträgt 0,78 bis 0,868 mm, ihre Breite 0,362—0,398 Millimeter. Sie sind, wie die ebenfalls sehr ähnlich gestalteten von *Brugmansia Zippelii*, von hell- bis dunkelbrauner Färbung. Sie werden frei, wenn die reife Frucht vermodert oder zertreten wird. Ihre Verbreitung wird in der Hauptsache durch Tiere erfolgen, an deren Füßen der samenhaltige Fruchtbrei hängen bleibt.

INHALTSÜBERSICHT UND ZUSAMMENFASSUNG DER WICHTIGSTEN ERGEBNISSE.

Einleitung: Fragestellung, Herkunft und Präparation des Untersuchungsmateriales.

I. Zur Morphologie und Biologie der Blüte von *Rafflesia* . . . S. 5

Anlage und Entwicklung der Floralpolster. Blütezeit. Dauer der Anthese der einzelnen Blüte. Bau und Grösse der *Rafflesia*blüten. Geschlechterverteilung bei *Rafflesia* und *Brugmansia*.

II. Das Androeceum S. 13

Antherenzahl in den Blüten von *Rafflesia* und *Brugmansia*. Bau der Antheren, Bau und Anordnung der Pollensäcke.

Die Pollensäcke von Rafflesia Patma öffnen sich nicht, wie bis jetzt angenommen worden ist, mit einem gemeinschaftlichen Porus, sondern münden einzeln in das zentrale Grübchen des Antherenscheitels. Eine fibröse Schicht fehlt den Antheren von *Rafflesia Patma*, während eine besonders entwickelte Zellschicht an der freien Oberfläche der Pollensäcke von *Brugmansia* noch erhalten ist. Die Pollenentleerung von *Rafflesia* wird nicht durch Auflösung vorbestimmter Gewebe vorbereitet, sondern erfolgt durch Reissen der inneren und Auseinanderweichen der äusseren Zellschichten über dem Scheitel der Pollensäcke, offenbar unter starker Druckwirkung des Pollensackinhaltes.

III. Die Entwicklung des Pollens. S. 17

Differenzierung des sporogenen Gewebes. Synapsisstadium des Kerns der Pollenmutterzellen. Tetradenteilung nach dem vorwiegend bei den Monokotyledonen verbreiteten, succedanan Teilungstypus. Ungleichzeitiger Verlauf der Tetradenteilung in den Pollensäcken einer Anthere.

Die haploide Chromosomenzahl von Rafflesia Patma beträgt zwölf. Bei der Reduktionsteilung treten je vier Paare langer, mittellanger und kurzer Chromosomen auf. Die gleichen Grössenunterschiede sind auch in den beiden folgenden Kernteilungen vorhanden, so dass wenigstens für diese drei Teilungen eine Individualität der Chromosomen ziemlich sicher steht.

Eine deutlich wahrnehmbare generative Zelle wird nur bei *Brugmansia Zippelii*, dagegen nicht bei *Rafflesia Patma* ausgebildet. Das Tapetum ist zwei-bis dreischichtig. Während der Pollenbildung wird es weder aufgebraucht, noch in ein Periplasmodium umgebildet.

IV. Gynoeceum und erste Entwicklung der Samenanlagen . S. 23

Bau des Fruchtknotens. Erste Entwicklung der Samenanlagen. Abhängigkeit der weiteren Ausbildung vom Eintreten der Bestäubung. Normale Entwicklung des inneren Integumentes, Auftreten des äusseren Integumentes in Form einer

verschieden starken, knopfförmigen Anschwellung auf der Konvexseite der Umbiegungsstelle der halb oder ganz anatropen Samenanlage.

V. Teilung der Embryosackmutterzelle und Entwicklung des Embryosackes S. 28

Unvollständige Tetradenteilung der einen Embryosackmutterzelle. Entstehung des Embryosackes von *R. Patma*, *R. Hassellii* und *Brugmansia Zippelii* aus der untersten einer Reihe von drei Zellen. Verlauf der Embryosackentwicklung und Differenzierung des achtkernigen Embryosackes völlig normal. Verschmelzung der Polkerne in der Regel vor der Befruchtung.

Störungen im Entwicklungsgang des Embryosackes äussern sich gelegentlich im „Beweglichbleiben“ von mehr als zwei Embryosackkernen; die überzähligen freien Kerne vereinigen sich mit den beiden eigentlichen Polkernen zum sekundären Embryosackkern.

VI. Bestäubung und Befruchtung. S. 33

Bei *Rafflesia* findet Fremdbestäubung statt, bei *Brugmansia* ist in den zwittrigen Blüten auch Selbstbestäubung möglich. Über den Blütengeruch bei *Brugmansia* und *Rafflesia*. Porenbildung und Pollentleerung in den männlichen Blüten von *Rafflesia Patma* und *Brugmansia Zippelii*.

Der Pollen von Rafflesia und Brugmansia stäubt nicht trocken aus, sondern wird in einen klebrigen Schleim eingebettet entleert. Dieser entsteht wahrscheinlich durch eine nachträgliche Auflösung der Wände und Verschleimung des Inhaltes der Tapetenzellen.

Lage und Ausbildung der Narbenfläche Wachstum der Pollenschläuche in den Geweben der Columna, an der Oberfläche der Fruchtknotenspalten und in den Samenanlagen. Typische Doppelbefruchtung mit rascher Verschmelzung des Spermakernes und der beiden Polkerne resp. des sekundären Embryosackkernes. Bei grösster Reduktion in der vegetativen Sphäre verlaufen also bei *Rafflesia* Tetradenteilung, Embryosackentwicklung und Befruchtung ohne besondere Abweichungen von dem bei autotrophen Angiospermen üblichen Verhalten.

VII. Embryo- und Endospermentwicklung S. 41

Wachstum der Keimzelle vor der ersten Teilung. Entwicklung und Differenzierung des Embryos; zweizelliger Embryoträger und Embryokörper aus drei bis fünf Stockwerken zu je zwei bis vier Zellen.

Einleitung der Endospermibildung durch freie Kernteilung, Bildung von 8–16 freien Kernen im Plasmabelag. Entstehung einer einzigen Schicht radial gestreckter Endospermzellen. Weitgehende Uebereinstimmung der Embryo- und Endospermzellen in Gestalt, Grösse und Inhaltsbeschaffenheit.

VIII. Frucht und Samen S. 45

Ueber die vermeintliche Seltenheit der Früchte von *Rafflesia* und *Brugmansia*. Beschreibung und Grössenverhältnisse der Früchte von *Rafflesia Patma*, *R. Rochussenii*, *R. Hassellii* und *Brugmansia Zippelii*.

Entstehung und Bau der Samenschale. Grösse der reifen Samen.

Zürich, im Oktober 1912.

VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR.

- BARGAGLI, P. (1900), Breve notizie sulla fecondazione e disseminazione nel *Cytinus Hypocystis* L. Bull. della Soc. bot. ital. 1900, S. 203.
- BECCARI, O. (1869), Illustrazione di nuove specie di piante Bornensi. Rafflesiaceae. Nuovo Giornale botanico italiano. **1**. 1869. 84—91.
- BERNARD, CH. (1903), Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. Journal de Botanique. **17**. 1903. S. 23.
- BLUME, C. L. (1828), Flora Javae. Bd. I. Rhizanteae.
- BROWN, R. (1821), An account of a new genus of plants, named *Rafflesia*. Transact. Linn. Soc. of London. **13**. 1821. 201—234.
- (1842), Description of the female flower and fruit of *Rafflesia Arnoldii*, with remarks on its affinities. Transact. Linn. Soc. of London. **19**. 1842. 221—239.
- CHODAT, R. et BERNARD, CH. (1900), Sur le sac embryonnaire d'*Helosis guyanensis*. Journal de Botanique. **14**. 1900.
- ENDRISS, W. (1902), Monographie von *Pilostyles ingae* Karst. Flora. **91**. 1902. 209—236.
- ERNST, A. und SCHMID, ED. (1909), Embryosackentwicklung und Befruchtung bei *Rafflesia Patma* Bl., Ber. d. deutsch. bot. Ges. **27**. 1909. 176—186.
- FAWCETT, W. (1886), On new species of *Balanophora* and *Thonningia*, with a note on *Brugmansia Lowii* Becc. Transact. Linn. Soc. of London. II Ser. **2**. 1881—1887. 233—247.
- FRIEMANN, W. (1910), Ueber die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss. Bonn. 1910.
- GAGER, C. St., The development of the pollinium and sperm cells in *Asclepias Cornuti* Decne. Ann. of Botany. **16**. 1902. 123—148.
- GOEBEL, K. (1898—1901), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
- HANNIG, E. (1914), Ueber die Bedeutung der Periplasmodien. III. Kritische Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung von Tapeten und Periplasmodien. Flora **102**. 1914. 335—382.
- HEINRICHER, E. (1906), Beiträge zur Kenntnis der Rafflesiaceae. Denkschriften d. k. Akademie d. Wiss. Wien. **78**. 1906. 57—81.
- HOSSEUS, C. C. (1907), Eine neue *Rafflesiacee*ngattung aus Siam. Botan. Jahrb. f. Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. **41**. 1908. 55—61.
- JUEL, H. O. (1903), Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Beihefte z. bot. Zentralblatt. **13**. 1903. 194—202.
- JUNGHUHN, F. (1852), Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Uebersetzt von J. K. Hasskarl. **1**. Abt. Leipzig 1852.
- KNUTH, P. (1904), Handbuch d. Blütenbiologie. III Bd. Bearbeitet von E. Loew und O. Appel. 1. Teil. 1904. Rafflesiaceae 269—271.
- LOTSY, J. P. (1899), *Balanophora globosa* Jungh., eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. Jardin bot. Buitenzorg. **16**. 1899. 174—184.
- (1901), *Rhopalocnemis phalloides* Jungh., a morphological-systematical study. Ann. Jardin bot. Buitenzorg. **17**. 1901. 73—101.

- LUTZ, M. L. (1899), Observations sur l'ovaire du *Cytinus Hypocystis* L. Bull. Soc. bot. France. **46**. 1899. 294—301.
- MÜLLER, CLEMENS (1909), Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*. Jahrb. f. wiss. Botanik. **47**. 1909. 99—117.
- (1912), Kernstudien an Pflanzen. I u. II. Archiv für Zellforschung. **8**. 1912. 1—51.
- PIROTTA, R. e LONGO, B. (1900), Osservazioni e ricerche sul *Cynomorium coccineum* L. Atti della r. Accademia dei Lincei. **5**. Ser. **9**. 1900. 150—152.
- (1901), Osservazioni e ricerche sulle *Cynomoriaceae* Eich. con considerazioni sul percorso del tubo pollinico nelle Angiosperme inferiori. Annuario del r. Istituto bot. di Roma. **9**. 1901. 97—115.
- SCHAAR, F. (1898), Ueber den Bau des Thallus von *Rafflesia Rochussenii* Teijsm. et Binn. Sitzgsber. Acad. Wien. **107**. Abt. 1. 1898. 1039—1056.
- SCHIMPER, A. F. W. (1898), Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- SOLMS-LAUBACH, H. (1874), Ueber den Bau der Samen in den Familien der *Rafflesiaceae* und *Hydnoraceae*. Botan. Zeitung. **32**. 1874. 337, 353, 369, 385.
- (1876), Die Entwicklung der Blüte bei *Brugmansia Zippelii* Bl. und *Aristolochia Clematitis* L. Bot. Zeitung. **34**. 1876. 449, 465, 481, 497.
- (1877), Das Haustorium der *Loranthaceen* und der Thallus der *Rafflesiaceen* und *Balanophoreen*. Abh. d. naturf. Ges. Halle. **13**. 1877. 239—276.
- (1889), *Rafflesiaceae*. Engler-Prantl „Natürliche Pflanzenfamilien“. III Teil. 1. Hälfte. 1889. 274—282.
- (1891), Ueber die Species in der Gattung *Rafflesia*, etc. Ann. Jardin bot. Buitenzorg. **9**. 1891. 184—246.
- (1898), Die Entwicklung des Ovulums und des Samens bei *Rafflesia* und *Brugmansia*. Ann. Jardin bot. Buitenzorg. Suppl. **2**. 1898. 11—22.
- (1901), *Rafflesiaceae*. Englers „Pflanzenreich“ 5. Heft (IV. 75 u. 76). 1901.
- STRASBURGER, ED. (1905), Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. **42**. 1905. 1—71.
- (1908), Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. **45**. 1908. 523—527.
- TEJSMANN, J. E. (1856—57), Nadere bijdrage tot de Kennis van de voorttelling van *Rafflesia Arnoldii* R. Br. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch-Indië. **III**. Ser. **2**. 1856—57. 277—281.
- TIEGHEM, PH. VAN (1896), Sur l'organisation florale des *Balanophoracées* etc. Bull. Soc. bot. France. **43**. 1896. 295—310.
- TREUB, M. (1898), L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* Bl. Ann. Jardin bot. Buitenzorg. **15**. 1898. 1—25.
- VRIESE, W. H. DE (1853), 1. Mémoire sur les *Rafflesias Rochussenii* et *Patma*. Leide. 1853.
- (1854), Illustration des *Rafflesias Rochussenii* et *Patma*. Leide et Dusseldorf 1854. (zitiert nach Solms-Laubach, 1891).
- WEFELSCHIED G. (1911), Ueber die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn 1911.

FIGURENERKLÄRUNG ZU TAFEL I—VIII.

TAFEL I.

Rafflesia Patma Bl.

(Bei der Reproduktion ist diese Tafel auf $\frac{2}{3}$ Seitenlänge reduziert worden. Die Vergrößerungsangaben für die einzelnen Figuren beziehen sich auf die Originalzeichnungen. Bei Messungen an den Figuren dieser Tafel sind die Masse mit $\frac{3}{2}$ zu vervielfachen).

- | | |
|---|---|
| Fig. 1. Längsschnitt durch eine Anthere. Lt-bdl = Leitbündel im Querschnitt. Vergr. $\frac{16}{1}$. | buchtung junger Antheren. Vergr. $\frac{450}{1}$. |
| Fig. 2 u. 3. Antherenquerschnitte. Fig. 2 unterhalb des Scheitels. Fig. 3 durch die Basalregion einer Anthere. Vergr. $\frac{16}{1}$. | Fig. 7 u. 8. Epidermispartien mit Papillen vom Scheitel reifer Antheren. Vergr. $\frac{450}{1}$. |
| Fig. 4. Stück der Antherenwand im Längsschnitt (v in Fig. 1). Vergr. $\frac{70}{1}$. | Fig. 9. Sporogenes Gewebe aus einer jungen Anthere. Vergr. $\frac{450}{1}$. |
| Fig. 5 u. 6. Epidermis und angrenzende Zellschichten von der Scheitel-Ein- | Fig. 10. Partie eines peripherischen Pollensackes einer Anthere im Stadium der Tetradenteilung. p = Pollentetrade, t = Tapetenzellen, w = Wand der Anthere. Vergr. $\frac{450}{1}$. |

TAFEL II.

Rafflesia Patma Bl.

Alle Figuren dieser Tafel sind mit Zeiss hom. Imm. $\frac{1}{12}$, n. Ap. 1,3, Komp. Okular 8 und dem Abbéschen Zeichenapparat gezeichnet worden. Vergr. $\frac{1650}{1}$.

- | | |
|--|---|
| Fig. 1. Kern einer Pollenmutterzelle im frühen praesynaptischen Stadium. | Fig. 7. Heterotypische Spindel in der Anaphase. |
| Fig. 2. Kern einer Pollenmutterzelle im postsynaptischen Stadium. | Fig. 8. Anaphase der heterotypischen Teilung. Chromosomen des einen Tochterasters vom Pol aus gesehen. |
| Fig. 3 u. 4. Kerne von Pollenmutterzellen im Stadium der Diakinese. | Fig. 9. Dasselbe in halb seitlicher Ansicht. |
| Fig. 5 u. 6. Auseinanderweichen der in den Gemini vereinigten Chromosomen in der Metaphase der heterotypischen Teilung. | Fig. 10 u. 11. Prophasen der homöotypischen Teilung. |
| | Fig. 12. Kernplatte der homöotypischen Teilung. |

TAFEL III.

Rafflesia Patma L.

Sämmtliche Figuren dieser Tafel sind mit Zeiss hom. Imm. $\frac{1}{12}$, n. Ap. 4.3. Komp. Ok. 8 und dem Abbé'schen Zeichenapparat gezeichnet worden. Vergr. $1650/\frac{1}{2}$.

- | | |
|---|---|
| <p>Fig. 1 u. 2. Kernplatten der homöoty-
pischen Teilung.</p> <p>Fig. 3. Anaphasen der homöotypischen
Teilung.</p> <p>Fig. 4. Phragmoplasten der homöotypi-
schen Teilung mit Anlage der Zell-
platten.</p> <p>Fig. 5. Junge Pollentetrade vor Abrun-
dung der Pollenzellen.</p> <p>Fig. 6. Pollentetrade mit stark wachsenden
und sich abrundenden Pollenkörnern
innerhalb der Membran der Mutterzelle.</p> | <p>Fig. 7. Kern des Pollenkorns in den Pro-
phasen der Teilung.</p> <p>Fig. 8 u. 9. Kernplatten des primären
Pollenkerns.</p> <p>Fig. 10. Kernspindel (nur ein Teil der
auseinanderweichenden Chromosomen
ist eingezeichnet).</p> <p>Fig. 11 u. 12. Pollenkörner mit Phrag-
moplasten. Anlage der Zellplatte.</p> <p>Fig. 13 u. 14. Pollenkörner mit vegeta-
tivem und generativem Kern.</p> |
|---|---|

TAFEL IV.

Rafflesia Patma L.

(Bei der Reproduktion ist diese Tafel auf $\frac{2}{3}$ Seitenlänge reduziert worden. Die Vergrößerungsangaben für die einzelnen Figuren beziehen sich auf die Originalzeichnungen. Bei Messungen an den Figuren dieser Tafel sind die Masse mit $\frac{3}{2}$ zu vervielfachen).

- | | |
|--|--|
| <p>Fig. 1—7. Erste Entwicklungsstadien der
Samenanlagen. Entstehung derselben
aus Zellen der Epidermis und der sub-
epidermalen Zellschicht der Frucht-
knoten Hohlräume. Vergr. $450/\frac{1}{1}$.</p> <p>Fig. 8—11. Stadien aus dem Verlauf der</p> | <p>anotropischen Krümmung und der
Entwicklung des Integuments. Vergr.
450.</p> <p>Fig. 12 u. 13. Samenanlagen vor der
Befruchtung mit verschieden starker
Krümmung. Vergr. 220.</p> |
|--|--|

TAFEL V.

Rafflesia Patma L.

Alle Figuren dieser Tafel sind mit Leitz Obj. 7, Tub. 130 mm und dem Zeichenokular von Leitz gezeichnet worden. Vergr. $450/\frac{1}{1}$.

- | | |
|---|---|
| <p>Fig. 1. Nuzellus einer älteren Samenanlage
mit ungeteilter Embryosackmutterzelle.</p> <p>Fig. 2. Aus der ersten Teilung der Embryo-
sackmutterzelle hervorgegangene Toch-
terzellen.</p> <p>Fig. 3. Embryosackmutterzelle nach der
zweiten Teilung. Die untere Tochter-
zelle hat eine Teilung in zwei Enkel-
zellen erfahren, in der oberen ist nur
die Teilung des Kerns erfolgt.</p> | <p>Fig. 4. Embryosackzelle; an ihrem Schei-
tel, schon zu schmalen Kappen redu-
ziert, die zwei anderen aus der Mutter-
zelle noch entstandenen Zellen.</p> <p>Fig. 5 u. 6. Zwei- und vierkerniger Embryo-
sack mit grosser zentraler Vakuole. Am
Scheitel des Sackes Reste der verdräng-
ten Makrosporenzellen.</p> <p>Fig. 7. Embryosack mit Eiapparat, Anti-
poden und Polkernen Ueber dem Schei-</p> |
|---|---|

- tel des Embryosackes die Reste der zusammengedrückten Schwesterzellen.
- Fig. 8.** Synergiden eines Eiapparates mit grundständigem Kern und vakuoligem Zytoplasma.
- Fig. 9.** Antipoden und unterer Polkern.
- Fig. 10.** Abnormaler Eiapparat aus nur zwei synergidenähnlichen Zellen, darunter vier verschmelzende Kerne.

Fig. 11. Embryosack zur Zeit der Befruchtung. Der Pollenschlauch hat die Kernwarze seitlich durchbrochen. Aus der im Embryosacke gebildeten blasenartigen Endanschwellung sind die beiden Spermkerne schon ausgetreten. Der eine derselben liegt dem Eikern, der andere den beiden Polkernen an.

TAFEL VI.

Rafflesia Patma L.

Alle Figuren dieser Tafel sind mit Leitz Objektiv 7, Tub. 130 mm und dem Zeichenokular von Leitz gezeichnet worden. Vergr. $450/1$.

- Fig. 1 u. 2.** Leitungsgewebe mit zahlreichen Pollenschläuchen an der Wand einer Fruchtknotenhöhle.
- Fig. 3.** Pollenschlauch mit drei Kernen im kontrahierten Plasma.
- Fig. 4—8.** Verschiedene Stadien der Verschmelzung von Eikern und Spermkern. In Fig. 6 auch Vereinigung des zweiten Spermkerns mit dem Verschmelzungsprodukt der Polkerne.
- Fig. 9.** Vereinigung von drei Kernen (Polkerne und Spermkern oder vielleicht drei Kerne des Embryosackes?).
- Fig. 10.** Kern der Keimzelle mit zwei Nukleolen; unter der Keimzelle im Plasma die beiden ersten Endospermkerne.
- Fig. 11.** Embryosack mit grosser Keimzelle, Pollenschlauchresten, den beiden ersten Endospermkernen und der Antipodenzellgruppe.
- Fig. 12.** Keimzelle mit Kern in den Prophasen der Teilung. Pollenschlauchrest und Endospermkern.
- Fig. 13.** Keimzelle mit Phragmoplast der ersten Teilung. Rest des Pollenschlauches, zwei Endospermkerne.

TAFEL VII.

Rafflesia Patma L.

Alle Figuren dieser Tafel sind mit Leitz Obj. 7, Tub. 130 mm und dem Zeichenokular von Leitz gezeichnet worden. Vergr. $450/1$.

- Fig. 1.** Zweizelliger Embryo, Pollenschlauchrest, zwei Endospermkerne im Wandbelag des Embryosackes.
- Fig. 2.** Embryosack mit vier freien Endospermkernen, Antipoden, Pollenschlauchrest und zweizelligem Embryo. In der Basalzelle des letzteren Kernteilung
- Fig. 3.** Embryosack mit acht freien Endospermkernen, Embryo dreizellig.
- Fig. 4.** Querschnitt durch einen Embryosack mit breitem, vakuoligem Wandbelag und freien Endospermkernen. In der Mitte Schnitt durch eine vierzellige Etage des Embryos.
- Fig. 5.** Beginnende Zellbildung im Plasmabelag des Embryosackes. Embryo mit zweizelligem Suspensor und Embryokugel aus zwei Etagen.
- Fig. 6.** Embryosack mit einer Schicht nach innen hin stark verbreiteter Endospermzellen. Embryo sechszellig.
- Fig. 7.** Querschnitt durch Endosperm und Embryo mit annähernd gleich beschaffenen Zellen. (Äussere Zellschicht = Endosperm, die vier inneren Zellen Schnitt durch eine Etage des Embryos).
- Fig. 8 u. 9.** Ähnliche Stadien der Embryoentwicklung.

TAFEL VIII.

Rafflesia Patma Bl., *R. Hasseltii* Sur. und *Brugmansia Zippelii* Bl.

- Fig. 1 u. 2.** Endosperm und Embryo aus reifen Samen von *R. Patma* Bl. Vergr. $125/1$.
- Fig. 3.** Querschnitt durch einen reifen Samen von *R. Patma* mit Samenschale, Endosperm und Embryo. Vergr. $125/1$.
- Fig. 4—7.** *Brugmansia Zippelii*.
- Fig. 4.** Längsschnitt durch eine reife Anthere. An jedem Pollensack (po = oberer, pu = unterer Pollensack) ein Öffnungsporus. Vergr. $16/1$.
- Fig. 5.** Pollenkorn aus reifer Anthere mit generativer Zelle und vegetativem Kern. Vergr. $570/1$.
- Fig. 6.** Nuzellus mit Embryosackmutterzelle. Vergr. $450/1$.
- Fig. 7.** Stadium aus der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle. Der Embryosack geht aus der untersten einer Reihe von drei Zellen hervor. Vergr. $450/1$.
- Fig. 8—16.** *Rafflesia Hasseltii*. Vergr. $450/1$.
- Fig. 8.** Zweizelliger Embryosack, darüber die beiden verdrängten Schwesterzellen.
- Fig. 9.** Embryosack mit Eiapparat, Antipoden und dem sekundären Embryosackkern.
- Fig. 10 u. 11.** Verschmelzungsstadien der beiden Polkerne.
- Fig. 12.** Verschmelzung von drei Embryosackkernen.
- Fig. 13.** Keimzelle mit grossem Kern und vakuoligem Plasma, erhalten gebliebene Synergide am Scheitel des Embryosackes.
- Fig. 14.** Keimzelle mit Verschmelzungsstadium von Eikern und Spermakern; die beiden ersten Endospermkerne.
- Fig. 15.** Zweizelliger Embryo; daneben zwei Endospermkerne.
- Fig. 16.** Vierzelliger Embryo.

THE FUSARIUMS FROM CANKERED CACAO-BARK AND NECTRIA CANCRI NOVA SPECIES

BY

A. A. L. RUTGERS.

With Plates IX—XII.

When investigating the cause of cacao-canker in Java ¹⁾, fungi have been isolated from the diseased bark of 15 different cacao-trees; all of these appeared to belong to the genus *Fusarium*.

These fungi are not the cause of cacao-canker, although always present in diseased bark; the causative fungus in Java ¹⁾ is *Phytophthora Faberi* Maubl., just as has been proved to be the case in Trinidad ²⁾ and Ceylon ³⁾.

The 15 strains of *Fusarium*, obtained in this way, were grown in pure cultures for comparison with original cultures of different *Fusarium*-species, obtained from the "Centralstelle für Pilzkulturen" in Amsterdam.

At first sight 15 strains seemed not only all *Fusariums*, but even the same species of *Fusarium*; later on it became evident, that two groups could be distinguished, different as to the form

1) RUTGERS, A. A. L., Onderzoekingen over den Cacaokanker (With a summary in English) Meded. n^o. 1 van de Afd. v. Plantenziekten, Dep. v. L. N. en H. in N. I. 1912.

2) RORER, J. B., The relation of black-rot of cacao-pods to the canker of cacao-trees. Bull. Misc. Inf. Trinidad. 9. 1910, p. 38.

3) PETCH, T., Cacao and Hevea canker. Circ. Roy. bot. Gardens, Ceylon, X, 13, 1910.

of the spores (Plate IX and X) and the colour of the cultures.

Fusarium spores. In all strains the *Fusarium* spores were dorsiventral, slightly incurvate, narrower at both ends, bottle-shaped at the top and with a distinct foot. As to that they were quite the same. The dimensions and the number of septa however showed constant differences between the two groups.

The first group, including the strains IV, VIII, IX, X, XI and XII (Plate IX, fig. 2—7) has spores measuring $60\text{--}90 \times 4\text{--}7$ mikron, with 6—9 septa. These are identical with *Fusarium* (*Spicaria*) *colorans* de Jonge (Plate IX, fig. 1)¹⁾.

The second group, including the strains I, II, III, V, VI, VII, XIII, XIV and XV (plate X, fig. 2—10) has spores measuring $30\text{--}60 \times 3\text{--}5$ mikron, with 4—6 septa. These are identical with *Fusarium theobromae* Appel et Strunk (Plate X, fig. 1)²⁾.

Colour. Growth and development of the pure cultures of both groups were the same; neither showed the mycelium any constant difference. The colour however did, but it changed also with the age of the cultures. Whenever a series of all strains was inoculated on boiled rice, taking the circumstances as equal as possible, there was a marked difference between the two groups, so that it became quite easy to distinguish the forms with the larger spores by their colour.

The 6 strains belonging to *Fusarium colorans* were always, on bread as well as on rice, yellow, pink or red, the 9 strains of *Fusarium theobromae* greyish, olive-coloured or greenish-black. The colour of *Fusarium colorans* was different in alkaline and acid mediums. On acid rice or bread, cultures of 1—4 weeks old were clear yellow, on alkaline rice or bread pink.

1) HALL-DE JONGE, MEVR. A. E. VAN, Kanker of Roodrot van den cacaoboom veroorzaakt door *Spicaria colorans* n. sp. Bull. 20 Dep v. L. Suriname 1909 English translation in: Rec. des Travaux bot. Néerl Vol. VI, 1909.

2) APPEL, O. und STRUNK, H. F., Ueber einige in Kamerun auf Theobroma Cacao beobachtete Pilze. Centralbl. f. Bakt. 2^e Abt. XI, 1904, p. 632.

APPEL, O. und WOLLENWEBER, H. W., Grundlagen einer Monographie der Gattung *Fusarium* (Link). Arb. a. d. Kais. Biol. Anstalt f. Land- und Forstwirtschaft. Berlin 1910.

Later on the difference was less distinct, partly because the alkaline rice turned acid. The faculty to produce the red colour was strongest in strain VIII and XII, which formed even red mycelium when cultivated on wood; strain IV on the other hand showed the red colour on alkaline rice only.

The 9 strains of *Fusarium theobromae* were indifferent to the reaction of the medium; a red colour was never produced; the mycelium was mostly olive-coloured, more yellowish when young and darkening, almost quite black when old.

Perithecia. Not all of the 15 strains formed perithecia. *Fusarium colorans* (strains IV, VIII, IX, X, XI, XII) never did; from the 9 strains of *Fusarium theobromae* only the strains I, II, III, IV and XIII, but these 5 always did, when cultivated on wood (twigs of cacao). On rice or agar perithecia never appeared.

The 9 strains of *Fusarium theobromae* were absolutely identical in all respects, only the 5 above-mentioned strains had the faculty to produce perithecia in pure culture, the 4 other ones not. Perhaps this observation affords an indication, that it is always advisable, to take more strains in cultivation, when trying to obtain higher fructifications of fungi in pure culture ¹⁾.

With the object of proving conclusively that the different fructifications belonged to the same species, pure cultures were made of strain II, starting with one ascospore. To this end one ascospore was isolated with the aid of the "Tuschepunktverfahren" and cultivated under microscopical control. These cultures produced the same *Fusarium*-spores and, after some weeks, the same *Nectria*-perithecia.

The perithecia with asci and ascospores, obtained in this way, are reproduced on plate XI.

1) Individual differences of this kind are by no means uncommon. I mention only *Corticium javanicum* Zimm. RANT, when inoculating Cinchona with 2 different strains of *Corticium*, obtained the *Necator*-fructification 33 times with the first one, and only once with the other one (Bull. IV. Dép. de l'Agric., de l'Ind. et du Comm. aux Indes Néerl. 1912).

The perithecia appeared to belong to the genus *Nectria*; as it could be identified with none of the existing species, the description of this new species is given below.

In their monography on the genus *Fusarium*¹⁾ APPEL and WOLLENWEBER speaking about *Fusarium theobromae* (p. 158) write: "Ein groszes Hemmnis der Erkenntnis scheint das Bestreben vieler Forscher zu sein, hinter jedem *Fusarium* die Nebenfruchtform einer *Nectria* zu vermuten". This supposition has become a certainty now as to *Fusarium theobromae*.

Lately OSTERWALDER²⁾ has given an enumeration of the *Fusariums*, of which it has been proved that they belong to a higher fungus; to the six mentioned there (*F. aquaeductum* Radlk. et Rabenh., *F. vasinfectum* Atk., *F. nivale* Sorauer, *F. rostratum* App. et Woll., *F. spec. de Jonge*, *F. Rubi* Osterw.) we can add *Fusarium theobromae* Appel et Strunk.

A pure culture of one of the *Nectria*-producing strains of *Fusarium theobromae* has been sent to the „Centralstelle für Pilzkulturen" in Amsterdam. This strain X was started from one ascospore.

NECTRIA CANCRI NOVA SPECIES.

(*Fusarium theobromae* Appel et Strunk).

Perithecia 400—500 mikron high, diameter 300—400 mikron, orangered, lighter when young, darker when old, isolated or in groups, without stroma, sessile, spherical when young, afterwards with a distinct rostrum and ostium. Without paraphyses between the asci, near the ostium with hairs.

Asci 90 × 6 mikron, obtuse at the top, narrower at the base.

1) APPEL, O., und WOLLENWEBER, H. W., Grundlagen einer Monographie der Gattung *Fusarium*. Arb. a. d. Kais. Biol. Anstalt f. Land- und Forstwirtschaft. Berlin 1910.

2) OSTERWALDER, A., Ueber eine neue auf kranken Himbeerwurzeln vorkommende *Nectria* und die dazu gehörige *Fusarium*-Generation. Ber. d. d. Bot. Ges. XXIX, 1911, p. 614.

Ascospores, 8, monostichous, $10-13 \times 3-5$ mikron, distinctly constricted at the septa.

Fusarium spores $30-60 \times 3-5$ mikron, 4-6 septate, dorsoventral, slightly incurvate, bottleshaped at the top, with a distinct foot. Spores yellow, varying in size, non-septate (Cephalosporium) in young cultures, later on in irregular clumps (pionnotes, coremia). Conidiophore much ramified, sometimes verticillate.

Colour in pure culture varying, never blue or violet; at first white, afterwards yellow, green, olive-coloured, orange, at last nearly black.

Buitenzorg, December 1912.

DESCRIPTION OF PLATES.

Plate IX. *Fusarium (Spicaria) colorans de Jonge*. Fusarium-spores of the isolated strains with spores of an original culture, obtained from the "Centralstelle für Pilzkulturen" in Amsterdam, for comparison, 600 \times .

- Fig. 1. Original cultures from Mrs. van Hall-de Jonge.
- » 2. Strain IV.
- » 3. Strain VIII.
- » 4. Strain IX.
- » 5. Strain X.
- » 6. Strain XI.
- » 7. Strain XII.

Plate X. *Fusarium theobromae Appel et Strunk*. Fusarium-spores of the isolated strains with spores of an original culture, obtained from the "Centralstelle für Pilzkulturen" in Amsterdam, for comparison. 600 \times .

- Fig. 1. Original culture from Appel and Wollenweber.
- » 2. Strain I.
- » 3. Strain II.
- » 4. Strain III.
- » 5. Strain V.
- » 6. Strain VI.
- » 7. Strain VII.
- » 8. Strain VIII.
- » 9. Strain XIV.
- » 10. Strain XV.

Plate XI. *Nectria cancri nova species (Strain II)*.

- Fig. 1. Perithecia as seen with binocular microscope. 45 \times .
- » 2. Longitudinal section of perithecium. 180 \times .
- » 3. Ostium as seen from above. 180 \times .
- » 4. Asci, ripe and unripe, and ascospores. 600 \times .

Plate XII. *Nectria cancri nova species (Strain II)*.

- Fig. 1. Cephalosporium-form in the air. 250 \times .
 - » 2. Idem in water. 250 \times .
 - » 3. Fusariumspores, germinating in hanging drops, 24 hours. 250 \times .
 - » 4. Ascospores, germinating in hanging drops, 24 hours. 250 \times .
 - » 5. Conidiophore. 600 \times .
-

Nous sommes obligés, à cause de l'abondance des matières, de prier les auteurs de limiter à environ deux feuilles d'impression l'étendue des travaux qu'ils désirent publier dans les Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Dans des cas spéciaux la longueur des travaux pourrait être plus considérable, mais la Direction des Annales devrait alors prendre une décision à ce sujet.

En outre, nous serions heureux si les auteurs voulaient bien, avant que le manuscrit qu'ils destinent aux annales soit achevé, informer la Direction du sujet qu'ils traitent, de l'étendue du travail et du nombre des figures. Ceci afin que l'Éditeur puisse être avisé dans le plus bref délai, et afin d'éviter tout retard inutile.

LA DIRECTION.

Die Menge des für die Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg zur Verfügung stehenden Stoffes zwingt uns zu der Bitte an die Herrn Verfasser, den Umfang ihrer für die Annalen bestimmten Arbeiten auf ungefähr zwei Druckbogen zu beschränken. In besonderen Fällen kann dieses Mass wohl überschritten werden, doch muss sich die Direktion die Entscheidung hierüber vorbehalten.

Die Verfasser würden uns zu Dank verpflichten, wenn sie der Redaktion schon vor der Fertigstellung ihrer für die Annalen bestimmten Aufsätze von dem Thema und dem Umfang der Arbeiten sowie der Anzahl der beizugebenden Abbildungen Mitteilung machen wollten, zu dem Zweck, die rascheste Benachrichtigung des Verlags und die Vermeidung jeder unnötigen Verzögerung zu ermöglichen.

DIE REDAKTION.


On account of the abundance of material we are obliged to request authors to limit the extent of the papers they wish to publish in the „Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg” to about two sheets in print. In special cases the length of the papers might be extended, but the Editors of the „Annales” would have the decision in such a case.

Moreover we should be thankful if authors who are preparing a paper for the „Annales”, would kindly inform the Direction of the subject they are dealing with, at the same time mentioning the probable extent and number of figures, in order that the Publisher may receive notice as soon as possible and needless delay may be prevented.

THE EDITORS.

TABLE DES MATIÈRES.

ERNST (A.) und SCHMIDT (Ed.), Über Blüte und Frucht von Rafflesia. Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungs- geschichtlich-zytologische Untersuchungen	1
Figurenverklärung zu Tafel I—VIII.	55
RUTGERS (A. A. L.), The Fusariums from cankered Cacao-bark and Nectria cancri Nova species	59
Description of Plates	64



ANNALES
DU
JARDIN BOTANIQUE
DE
BUITENZORG.

DIRIGÉES PAR

J. C. KONINGSBERGER

Directeur du Jardin

ET

CH. BERNARD

Docteur ès Sciences.

(Volume XXVII).
DEUXIÈME SÉRIE.
VOLUME XII.
2^e PARTIE.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1913.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER LEBENSWEISE EINIGER DISCHIDIA-ARTEN

VON

W. UND J. DOCTERS VAN LEEUWEN—REIJNVAAN.

Semarang-Java.

(Mit Tafel XIII—XVI).

1. Einleitung.

Die verschiedenen Representanten der Gattung *Dischidia* gehören zu den merkwürdigsten Epiphyten und doch sind unsere Kenntnisse über diese Pflanzen noch sehr lückenhaft. Zum Teil ist Ursache hiervon, dass diese Pflanzen am häufigsten vorkamen in den von reisenden Biologen wenig besuchten Djattiwäldern und anderen ziemlich pflanzenarmen Gegenden von Zentral-Java. Die von uns näher untersuchten Arten sind: *Dischidia Rafflesiana* Wall., *D. nummularia* Bl. und *D. collyris* Bl. Von *Dischidia Rafflesiana* liegen interessante Untersuchungen von TREUB ¹⁾ vor und von einigen anderen Forschern. Von den beiden anderen Arten konnten wir nur kurze Beschreibungen finden. Es ist jedoch sehr gut möglich, dass uns mehreren Literaturangaben über diese Pflanzen entgangen sind, da es uns völlig unmöglich war, die Literatur erschöpfend durch zu sehen.

Die von uns untersuchten Arten sind in Zentral-Java stellenweise sehr häufig. *D. nummularia* ist in Semarang auch im

1) M. TREUB, Sur les Urnes de *Disch. Rafflesiana*, Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg, Vol. III, 1883, S. 13.

Zentrum der Stadt an verschiedenen Stellen in reichlicher Entwicklung zu finden. In Batavia und Soerabaja fanden wir, und auch andere, keine einzige Pflanze dieser Art. Auch *Dischidia Raflesiana* ist in der direkten Umgebung von Semarang und hier und da auch in der Stadt selbst häufig. In West-Java ist diese Pflanze sehr selten, nur auf den Korallen-Inseln nördlich von Batavia soll sie reichlich vorkommen. Die Exemplare im botanischen Garten zu Buitenzorg sollen früher sehr üppig entwickelt gewesen sein; als wir aber vor zwei Jahren zusammen mit dr. J. J. SMITH die Fundorte dieser Pflanze besuchten, sahen wir nur wenige, und sehr kümmerlich entwickelte Pflanzen, wenigstens im Vergleich zu dem was man in Zentral-Java von diesen Pflanzen sehen kann. Am üppigsten sind die drei von uns genannten Arten in den Djatti-Wäldern z. B. von Kedoeng Djattie und Mankang entwickelt, und es unterliegt keinem Zweifel, dass das feuchte Klima von Buitenzorg diesen Pflanzen nicht gedeihlich ist. In den Djattiwäldern kann das Licht leicht von allen Seiten hereinfallen, und doch findet man die Pflanzen am häufigsten am Rande von Wegen und Waldlichtungen, und an Stellen wo die Bäume weniger gut entwickelt sind. An derartigen Stellen und auch z. B. auf ziemlich isoliert stehenden Djatti- und Mangifera-Bäumen auf den Hügeln in der Umgebung von Semarang, sind die Pflanzen oft zu unentwirrbaren Klumpen und Netzen verflochten und fallen auch schon aus der Ferne auf. Reisende, welche mit der Bahn von Solo nach Semarang fahren, können die Pflanzen, speziell die *Dischidia Raflesiana*, zu Tausenden und aber Tausenden in den Wäldern an beiden Seiten der Eisenbahn sehen. Nur *D. collyris* wächst mehr im Innern des Waldes, und fällt auch durch seine Form weniger auf.

In einer vorläufigen Mitteilung ¹⁾ haben wir schon einiges über die Verbreitung und ersten Entwicklungsstadien dieser interessanten Pflanzen geschrieben; in dieser Arbeit wollen

1) Over de verspreiding der zaden van enkele *Dischidia*-soorten door middel van een miersoort. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 12 Juni 1913, p. 131, (dieser Artikel ist auch in Englischer Sprache erschienen).

wir uns auch weiter mit einigen anderen Besonderheiten aus dem Leben dieser Pflanzen beschäftigen. Noch vieles bleibt aber zu Entdecken übrig und wir sind gerne bereit, Forschern alle nötige Hülfe zu leisten. Mangel an Zeit und auch an Versuchsinstrumenten setzt uns selbst ausser Stande tiefer in das Leben dieser Pflanzen einzudringen.

Wenn man die Pflanzen an ihren natürlichen Standorten untersucht, macht man ohne Zweifel die Bekanntschaft eines kleinen Tieres, das in unzähligen Mengen zwischen den Stengeln und in den Blättern dieser Epiphyten wohnt, und das bei der mindesten Beunruhigung aus seinem Verstecke zum Vorschein kommt. Es ist die kleine, braunschwarze Ameise, die *Iridomyrmex myrmecodiae* Emery, welche daran kenntlich ist, dass sie, wenn sie aufgeregt ist, ihr Abdomen schräg oder senkrecht nach oben schlägt. Nicht allein zwischen den *Dischidia*-Arten aber fast überall in den Djattiwäldern, kann man diese Ameisen finden. Auch in den Knollen von *Hydnophytum* und *Myrmecodia* kann man diese Tiere in grosser Zahl finden. Neuerdings hat MIEHE ¹⁾ letztere Pflanze untersucht und nach ihm sollen die Tiere den Menschen wohl irritieren, sondern aber nicht beissen. Auch uns ist es aufgefallen, dass die Ameise aus Knollen von *Hydnophytum*, welche wir aus Buitenzorg bekamen, nicht bissen, aber die Tiere aus den Djattiwäldern und aus der Nähe von Semarang tun es, und oft sehr schmerzhaft. Die Möglichkeit besteht natürlich, dass die Tiere, welche in den Knollen von *Myrmecodia* leben zu einer anderen Art, oder zu einer anderen Rasse gehören, als die aus hiesiger Umgebung.

2. Über die Verbreitung der Samen dieser Pflanzen durch Ameisen.

Diesen Teil der Untersuchung haben wir schon früher veröffentlicht. Wir haben die verschiedenen Tatsachen auch im

1) H. MIEHE, Javan. Studien. Unters. üb. *Myrmecodia*. Abh. Math. Phys. Klasse d. K. Sachs. Ges. d. Wiss., Bd. XXXII, 1911. S. 299.

vergangenen Jahre kontrolliert und wir fanden das damals mitgeteilte nur bestätigt. Viel neues haben wir hierüber denn auch nicht mitzuteilen. Übersichtlichkeitshalber wollen wir diesen Teil der Untersuchung doch noch einmal kurz besprechen. Schon am Anfang unserer Untersuchungen stand bei uns fest, dass diese Ameise in irgend einem Verhältnisse zu der *Dischidia* stand, aber in welchem blieb uns ein Rätsel, bis wir die Keimpflanzen entdeckt hatten.

Die Ameisen wandern über die ganze Stammoberfläche der Bäume hin und her, aber sie bauen auch bisweilen überdeckte Gänge. Die Überdeckung geschieht mit Hülfe von abgebissenen Pflanzentrümmern, meistens von Rindenteilen. Auch leben sie in Löchern und Rissen von modernden Stellen im Bäume und besonders in den Bechern von *D. Rafjlesiana*, zwischen den Wurzeln dieser Pflanzen, und hinter den Blättern von *D. collyris*.

Die Samen sind, wie auch die von anderen *Asclepiadaceae*, im Besitz eines Pappus, welcher aus unverzweigten weissen Haaren besteht. Dieser Pappus befindet sich am einen Ende des Samens. In den Früchten liegen die Pappushaare einander parallel, aber sobald die Frucht aufgesprungen ist, breiten die Haare sich aus und ziehen die Samen aus der Frucht heraus. In losen Massen zusammenhangend, werden sie vom Winde ergriffen und zerstreut.

Bei *Dischidia nummularia* sind die Früchte sehr zahlreich, und man kann die Samen dann auch in grosser Zahl zwischen den Bäumen herumschweben sehen. Die Früchte von *D. Rafjlesiana* scheinen sich nicht so leicht zu entwickeln, und kann man die Samen denn auch nur nach längerem Suchen finden. Die Samen von *D. collyris* sind uns noch gänzlich unbekannt, und obschon die Pflanze reichlich blüht, haben wir noch keine Früchte daran gesehen. Eine Abbildung des Samens dieser Pflanze findet man bei SCHIMPER¹⁾. Die schwebenden Samen

1) A. F. W. SCHIMPER, Die epiphyt. Vegetation Amerikas. Bot. Mitt. a. d. Tropen. Jena, 1888. Tafel 6, Figur 6.

bleiben sehr leicht an verschiedenartigen Gegenständen haften, besonders wenn diese feucht sind.

SCHIMPER sagt, dass die Samen tief in die Risse der Rinde geraten, aber wie das möglich sein könnte fügt er nicht hinzu. Von selbst geht dies freilich wohl nicht, denn die Haare des Pappus kleben an der Oberfläche der Rinde und sind gerade Ursache, dass die Samen selbst nicht in die Risse kommen können, wie man das leicht im Freien konstatieren kann, wenn man einige Samen an die Rinde eines Baumes klebt. Es würde natürlich möglich sein, dass die Samen zuerst in die Risse der Rinde hineindrängen, und erst dann die Befestigung mittels des Pappus stattfände, aber das ist doch nicht viel weniger als zufällig. Doch ist die Mitteilung von SCHIMPER in so ferne richtig, dass man die keimenden Pflanzen fast nur aus den Rindenspalten herausstecken sieht, aber dies ist eine Folge der Arbeit der Ameisen.

Wir haben nun schon drei Jahre lang jedesmal zu Anfang der Regenzeit Samen dieser Pflanzen auf verschiedene Baumarten geklebt. Die Samen keimen sehr leicht und sehr bald, und nach einem oder zwei Tagen ist das Hypocotyl schon an der Rinde angeheftet. Hierbei würde es möglich sein, dass das Hypocotyl in die Risse hinein wüchse, aber auch dieses ist nur Zufall. Die ausgesäten Keimpflanzen wurden nun regelmässig nass gehalten, bis sie ihre zwei ersten Blätter gebildet hatten und dann weiter sich selbst überlassen. Obschon wir Hunderte von Keimpflanzen auf diese Weise behandelt haben, ist doch kein einziges Exemplar am Leben geblieben, selbst nicht in dem sehr feuchten Regenmonsun 1911—1912.

Natürlich bleibt die Möglichkeit bestehen, dass im Freien einzelne Samen, welche an sehr günstigen Stellen gekeimt sind, doch zu Pflanzen aufwachsen, aber dies kann für die Verbreitung dieses überall vorkommenden Epiphyten die Regel nicht sein.

Es zog schon bald unsere Aufmerksamkeit, dass die Keimpflanzen entweder einzeln in Reihen übereinander wuchsen, oder in kleinen Anhäufungen dicht auf einander gedrängt (siehe Figur 8 und 9) und bald wurde uns deutlich dass dies die Gänge

oder primitiven Nester der *Iridomyrmex* waren. In Figur 10 und 11 kann man den Ameisengang überdeckt von den Pflanzendetritus leicht sehen. Der Gang ist etwas ausgetrocknet und dadurch entstanden kleine Querrisse und Löcher. Auch in Figur 8 bei A sieht man diesen Ameisengang an der rechten Seite von unten nach oben gehen, während die Tiere an der Oberseite unter einem Seitenzweig eine etwas grössere Anhäufung von Pflanzendetritus gebildet haben. Gerade an diesen Stellen leben die Ameisen zu Hunderten, und auch Brut findet man in diesen primitiven Nestern. Ganz unten sitzt eine sehr junge Keimpflanze und an der Oberseite ungefähr 10 Exemplare. Auch in Figur 10 bei K und in Figur 11 befindet sich eine junge Keimpflanze und eine etwas ältere *Dischidia Raflesiana*-Pflanze. An den Keimpflanzen kann man meistens nicht mit Sicherheit konstatieren ob es eine *D. nummularia* oder *D. Raflesiana* ist. In Figur 9 ist etwas ähnliches zu sehen, aber hier sind die Pflanzen schon etwas älter geworden. Das Ameisennest ist an der Unterseite deutlich zu sehen, und von hieraus liefen mehrere Gänge nach oben. Am merkwürdigsten zeigt dieses aber Figur 6. Diese Figur stellt einen alten Becher von *D. Raflesiana* vor, welchen wir im Djattiwald von Tempoeran fanden. Im Innern lebte eine Ameisenkolonie und nun kam eine Keimpflanze von *D. nummularia* aus einem Spalte heraus (Fig. 6, K). Das Hypocotyl war abnormal lang und tief in dem Gange des Ameisennestes versteckt. Dasz dieser Same vom Regenwasser nach Innen mitgeschleppt worden wäre, ist schon darum unmöglich, da dieser Becher mit seiner Öffnung nach unten gekehrt war.

Es ist uns nicht gelungen weder die Ameisen in unserem Garten, noch in dem sehr schönen und pflanzenreichen Garten der Realschule einzubürgern. Obschon wir die Tiere zusammen mit den *Dischidia*-Pflanzen wiederholt auf die alten *Mangifera*-Bäume gebracht haben, wurden die Ameisen fortwährend von anderen Ameisen und namentlich durch die häufige *Dolichoderus bituberculatus* Fabr. vertrieben. Letztgenannte Ameisen siedeln sich wohl in den Bechern von *D. Raflesiana* und unter

den Blättern von *D. collyris* an, aber um diese Pflanze kümmern sie sich gar nicht. Es ist eben sehr merkwürdig, dass letztere Ameise im Freien gerade nicht an denselben Stellen lebt wie die *Iridomyrmex*, denn man findet die Tiere fast überall. Nur einmal haben wir dieses gefunden, und das war an einem allein stehenden Manga-Baume, worauf die *Iridomyrmex* nicht vorkam.

Die *Iridomyrmex* schleppen die Samen eifrig weg. Man kann dies leicht konstatieren, wenn man einige Samen in der Nähe dieser Ameisen bringt, ohne sie zu stören. Sobald die Samen bemerkt worden sind, fangen die kleinen Tiere, welche nicht viel grösser sind, als die Samen selbst, an an den Haaren zu ziehen. Die meisten Haare brechen ab und jetzt wird der Same auf gewohnte Ameisenart in den Gang und in das Nest hineingeschleppt. Man sieht sie alsbald zwischen den Wurzeln und zwischen den Blättern der erwachsenen *Dischidia*-Pflanzen verschwinden.

Obschon, soweit wir das gesehen haben an allen von uns untersuchten Stellen, Samen von den *Iridomyrmex myrmecodiae* verbreitet wurden, besteht die Möglichkeit natürlich, dass diese Arbeit an anderen Orten von anderen Ameisenarten übernommen wird. Aus der Untersuchung von KERR ¹⁾ folgt aber, dass diese Ameisen auch in Siam vorkommen, und für die Verbreitung der *Dischidia* Samen sorgetragen.

3. Die Keimung und die ersten Entwicklungsstadien.

Die trocknen Samen sind seitlich zusammengedrückt. Sie nehmen sehr leicht Wasser auf und schwellen dann ausserordentlich schnell an bis sie auf Querschnitt fast rund geworden sind. Legt man die Samen in sehr feuchter Umgebung z. B. auf feuchtem Loschpapier und überdeckt man sie ausserdem noch mit einem Becherglase, dann entsteht bald in der Samenschale an der Seite des Pappus eine Spalte, durch

1) KERR, Notes on *Disch. Raflesiana*. Scient. Proceed. of the Royal Society. Vol. XIII, 1912, S. 293.

welche ein kleines, weisses Stielchen heraustritt. Dies ist nichts anders als die Spitze des Hypokotyls. Der Keim besteht nämlich nur aus einem Hypokotyl und zwei sehr kleinen Keimblättern. Dieses Hypokotyl wächst ausserordentlich schnell weiter, und nach 2—3 Stunden steckt er schon $\frac{1}{2}$ mm. aus der Samenschale heraus. Bald darauf entsteht am Rande des Hypokotyls ein Kranz von feinen, weissen Härchen (Figur 15 und 16), welche von GOEBEL ¹⁾ auch bei den Keimpflanzen von *Aeschynanthes pulchra* beschrieben worden ist. Auch bei *Dischidia* dienen diese Haare zur Befestigung an das Substrat. Bald nachdem das Hypokotyl eine Länge von ungefähr 2 oder 3 mm. erreicht hat, fängt er an sich zu krümmen und nach zirka 24 Stunden sind fast alle Samen mit der Spitze des Hypokotyls an das Substrat angeedrückt. Die Haare wachsen nun etwas weiter, und befestigen die Keimpflanze sehr solide. Das Hypokotyl wird noch etwas länger und nach wenigen Stunden fängt es wieder an sich zu strecken, sodass die Samen von der Unterlage abgehoben werden. Nach 3—4 Tagen stehen die meisten Keimlinge aufrecht, und fangen die Samenschalen an ab zu fallen. Diese Veränderungen kann man in den Figuren 14—21 sehen.

Unterdessen ist die Basis des Hypokotyls stark angeschwollen, sodass eine kleine, wasserreiche Knolle entsteht, dergleiche, auch schon bei den Keimpflanzen von anderen Epiphyten beschrieben worden ist. WENT ²⁾ hat sie z. B. abgebildet bei den Keimpflanzen von epiphytisch wachsenden *Ficus*-Arten. Dass diese Knolle wirklich ein Wasserspeicherorgan ist, kann man leicht sehen, wenn man die Keimpflanzen einige Zeit ganz trocken hält. Die beiden Keimblätter bleiben noch ungefähr eine Woche, oft noch länger, frisch, während die Knolle runzelig wird. Benetzt man die Pflanze, so saugen sie sich bald wieder voll, und selbst wenn die ganze junge Pflanze schon völlig welk ist, kann sie wieder aufleben.

1) K. GOEBEL, Pflanzenbiol. Schilderungen, erster Teil. Marburg, 1889, S. 155, Fig. 63.

2) F. WENT, Üb. Haft- und Naehrwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten, Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg, Vol. XII, S. 1.

Es ist darum sehr merkwürdig, dass diese Keimpflanzen im Freien nicht am Leben bleiben, wenn sie nicht in einem Ameisengang gekeimt sind. Diese Knollen entwickeln sich am stärksten, wenn die Keimpflanzen im vollen Lichte, und auf nicht zu feuchter Unterlage stehen. Fast keine Knolle entwickelt sich, wenn die Pflanzen etwas dunkler und in feuchter Umgebung wachsen. Das Hypokotyl wird dann ausserdem sehr lang und dünn. Wir beobachteten solche Keimpflanzen auch im Freien, als die Samen tief im Innern eines Ameisennestes gekeimt waren, deren Hypokotyl bis zu 30 mm. lang geworden waren, Figur 6.

Sobald das Hypokotyl an das Substrat angeheftet worden ist, und sich zu strecken anfängt, entsteht auch die eigentliche Wurzel dieser Keimpflanze. Es ist eine weisse, fadendünne Wurzel am Ende des Hypokotyls, welche dicht an das Substrat geschmiegt weiter wächst und bald zahlreiche Wurzelhaare bildet. Diese Haare entstehen anfangs nur an beiden Seiten der Wurzel, aber sie können auch an der Oberseite entstehen, wenn man die Umgebung sehr feucht hält. Die Wurzel ist nicht nur durch ihr fadenähnliches Aussehen von dem Hypokotyl zu unterscheiden, sondern auch durch ihre Farbe, da das Hypokotyl schon deutlich grün geworden ist. Siehe Figur 17—21. Die von KERR auf Tafel XXV, Figur 9 abgebildete Keimpflanze ist etwas anders ausgebildet; bei dieser geht das Hypokotyl allmählig in die Hauptwurzel über, was wir niemals gesehen haben.

Nach 5 bis 6 Tagen sind die beiden Keimblätter flach ausgebreitet und werden immer grösser. Siehe Figur 19—21. Die Haare am Rande des Hypokotyls verschwinden und die Wurzel wächst immer weiter. Einige Wochen später entsteht ein neues Blatt, das erste von dem zweiten Blattpaare, welche zwei Blätter nicht zu gleicher Zeit entstehen. Erst wenn dieses Blatt schon ziemlich gross geworden ist, entsteht auch das zweite Blatt, Figur 20 und 21. Unterdessen haben sich an der Unterseite des Hypokotyls neue Wurzeln gebildet sodass die junge Pflanze immer fester an das Substrat befestigt wird. Die

vier ersten Blätter entwickeln sich nun weiter, und stehen ziemlich dicht zusammen. Ist die Pflanze zu Anfang der Regenzeit gekeimt, dann kann sich noch ein weiteres Blattpaar entwickeln, aber Regel ist dieses nicht. Meistens bleiben sie in diesem Zustand während der trocknen Monate verharren und wachsen erst zu Anfang des folgenden Regenmonsuns wieder auf neue aus.

Wie zu erwarten war, sind die Hypokotyle anfangs negativ heliotropisch. Wir haben um dies sicher feststellen zu können einige Versuche mit Keimpflanzen angestellt. Die Versuche waren jedoch nicht erschöpfend, da wir z. B. nicht im Besitz eines Klinostaten waren.

In Dunklen krümmt das Hypokotyl sich nicht. Es hängt dann nur von dem Zufall ab ob das Hypokotyl sich heftet oder nicht. Die Haarkrone wird aber jedenfalls sehr schön ausgebildet. Um zu beweisen, dass das Hypokotyl negativ heliotropisch war, machten wir folgenden Versuch. Ein gewöhnliches, sauberes Objektglas wurde mit einem Bindfaden umwunden, und dieses Objektglas senkrecht in ein mit Wasser gefülltes Gläschen gestellt, sodass das freie Ende des Bindfadens im Wasser hing. Zwischen der Bindfaden und das Objektglas wurden nun einige Samen eingeschoben und das Ganze mit einem Becherglase überdeckt. Dieses Becherglas wurde dann an drei Seiten mit schwarzem Papier abgedeckt, und mit der nicht bedeckten Seite vor einem Fenster gestellt. Nach einigen Tagen waren die Hypokotyle alle von dem Lichte abgewendet. Die Samen, welche an der Vorderseite des Glases angehaftet waren, erreichten das Substrat bald, aber die Samen an der anderen Seite nie. Die Hypokotyle dieser Samen wuchsen gerade nach der dunklen Seite und wurden von 10--12 mm. lang. Dann entstand die eigentliche Wurzel, und auch diese wuchs von dem Lichte ab. Man kann die Samen auch mittels feuchten Filtrierpapieres an die Objektgläser befestigen. Die Samen kleben dann leicht fest, aber bei der Entwicklung des Hypokotyles fallen sie leicht um. Das Hypokotyl und die Wurzel bleiben dann an dem feuchten

Filtrierpapier haften, und wachsen nicht mehr dem Dunkel entgegen. Dass die Hypokotyle und zumal die Wurzeln auch noch hydrotropisch sind, kann man leicht sehen, wenn man in die Nähe des frei wachsenden Hypokotyles ein Objektglas bringt, das mit feuchtem Löschpapier bedeckt ist. Nach kurzer Zeit ist die Spitze des Hypokotyles oder der Wurzel nach dem feuchten Papier zugekrümmt. Wahrscheinlich wirken also zwei Prozesse bei der Keimung zur Befestigung der jungen Pflanze an das Substrat, die negative Heliotropie und positive Hydrotropie.

Wie wir schon gesagt haben, sind die ersten Entwicklungsstadien von *Dischidia Raflesiana* und *D. nummularia* einander sehr ähnlich, bei der ersten Pflanze sind alle Teile nur um ein wenig grösser und kräftiger. Man kann jedoch beim Einsammeln nicht immer mit Sicherheit angeben, von welcher Pflanze man einen Keimling vor sich hat. Auch *Dischidia collyris*, deren jüngstes Stadium, das wir gefunden haben, in Figur 23 abgebildet worden ist, besitzt in der Jugend ganz anders ausgebildeten Blätter als später. Die jüngsten Blätter dieser Pflanze sind mehr länglich oval und an beiden Seiten zugespitzt, während die Keimblätter der beiden andere *Dischidia*-Arten mehr abgerundet sind mit einer kleinen Spitze. In den ersten Monaten ihres Lebens werden die vier jüngsten ersten Blätter nicht nur grösser, sondern sie werden auch erheblich dicker; und speziell die der Sonne exponierten Keimlinge bilden dicke, fleischige, oft fast kugelförmige Blätter.

Im folgenden Regenmonsun fangen die Pflanzen wieder zu wachsen an, gewöhnlich geschieht dieses hier in den Monaten November oder Oktober, und in dieser Zeit kann man die Pflanzen überall mit neuen austreibenden Stengeln finden. Die *Dischidia nummularia* wachsen einfach weiter, und die neuentstandenen Blätter sind im Bau denen des ersten Jahres ganz ähnlich, und auch später bleiben diese Blätter unverändert. Sie werden etwas grösser und dicker, sonst nichts. Ganz anders verhält sich die Sache jedoch bei *Dischidia collyris* und *D. Raflesiana*. Wie bekannt ist, besitzen letztere Pflanzen zwei

Arten von Blättern, nämlich flache Blätter und Becher. Es hängt jetzt von äusseren Umständen ab, ob die jungen Pflanzen nur flache Blätter, oder auch noch Becherblätter bilden werden, wie wir das ausführlich bei der Beschreibung der Pflanze selbst erörtern werden.

In den ersten drei Jahren ist das Wachstum sehr langsam, erst später geht es etwas schneller, und speziell die *Dischidia Rafflesiana* kann, wenn sie etwas älter geworden ist, schnell weiterwachsen.

Dischidia Rafflesiana Wall.

Diese Pflanze hat schon wiederholt die Aufmerksamkeit auf sich gezogen und gehört denn auch zu den merkwürdigsten Representanten der Epiphyten. TREUB ¹⁾ hat über diese Pflanze eine ausführliche Untersuchung veröffentlicht, die schon wiederholt von anderen Forschern zitiert worden ist. Ausserdem haben auch GOEBEL ²⁾, HABERLANDT ³⁾, GROOM ⁴⁾, SCOTT und SARGANT ⁵⁾ und neuerdings noch RIDLEY ⁶⁾ und auch KERR ⁷⁾ diese Pflanze besprochen, sodass wir nur wenig hinzu zu fügen haben und ihr Bau schon allgemein bekannt sein dürfte. Die ältere Literatur findet man bei TREUB. In West-Java ist, wie wir schon gesagt haben, diese Pflanze selten und in verschiedenen Gegenden kommt sie gar nicht vor. In Ost-Java haben wir sie selbst nur in einer alten Kaffee-Plantage gefunden, die auf dem Nördlichen Abhang des Kloet-Gebirges lag. Hier wuchs die Pflanze in grossen Mengen an einer bestimmten Stelle in den Gipfeln der hohen Schattenbäume, wie: *Erythrina lithosperma* Mic. und *Pithecolobium saman* Bl. In Zentral-Java ist diese

1) M. TREUB, Sur les Urnes de *Disch. Rafflesiana*. Jard. bot. d. Buitenzorg, Vol. III. 1883. S. 234.

2) K. GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen. Erster Teil. Marburg 1889. S. 234.

3) G. HABERLANDT, Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893. S. 166.

4) P. GROOM, On *Disch. Rafflesiana*. Annals of Botany. Vol. VII. 1893, S. 223.

5) SCOTT and SARGANT, On the Pitchers of *Disch. Rafflesiana*. Annals of Botany. Vol. VII. 1893. S. 244.

6) RIDLEY, Symbiosis of Ants and Plants. Annals of Botany. Vol. XXIV. 1910. S. 457.

7) KERR, Notes on *Disch. Rafflesiana* and *D. nummularia*. Scient. Proceed. of the Royal Dublin Society. Vol. XIII. 1912. S. 293.

Pflanze sehr häufig und speziell in den Djattiewäldern. Auch in der direkten Umgebung von Semarang gehört diese Pflanze zu den häufigeren Erscheinungen. Hier wächst sie am liebsten in den alten *Mangifera indica*-Bäumen, die in grosser Zahl auf den Hügeln in der Nähe der Stadt gepflanzt worden sind. Wie TREUB und andere Forscher schon ganz richtig angegeben haben, wachsen die Pflanzen am üppigsten in alten, wenig beblätterten Bäumen. Dass man sie in diesen oft halbtoten Bäumen üppig entwickelt findet, hängt vielleicht damit zusammen, dass die Ameise, die *Iridomyrmex*, den Bäumen, worauf sie lebt oft erheblichen Schaden zufügen kann. Auch KERR macht neuerdings dieselbe Bemerkung. In der von uns schon genannten Kaffeepflanzung waren die Tiere den Kaffeebäumen schädlich, da sie die Rinden der Bäume abnagten und sich ausserdem als tüchtige Schildlauszüchter herausstellten. Dass die Pflanzen am liebsten in den Gipfeln der Bäume wachsen, wird dadurch verursacht, dass sie sehr viel Licht zu ihrem Wachstum nötig haben. Im Schatten und an feuchten Stellen ist die Pflanze weniger üppig wie an trocknen, der Sonne exponierten Teilen. Darum findet man sie in den Wäldern fast nur in den Gipfeln der Bäume, und nur die jüngeren Exemplare findet man an dem Stamme und den niederen Ästen. An Wegrändern und an offenen Waldstellen können sie bis in der Nähe des Bodens vorkommen und in Figur 2 ist ein Teil einer ziemlich alten Pflanze abgebildet, welche an einer entwaldeten Stelle ungefähr 70 cm. über dem Boden wuchs. In Figur 1 ist ein typisches Habitusbild einer alten Pflanze abgebildet. Den Gipfel eines *Mangifera*-Baumes haben wir aus den Baum herunter bringen lassen, danach entblättert und dann fotografiert.

Wie bekannt ist, besitzt diese Pflanze zwei Arten von Blättern, nämlich fast kreisrunde, flache und becherförmige Blätter. TREUB u. a. haben diese Tatsache schon deutlich erörtert und die Entstehung der Becherblätter ist von TREUB beschrieben. Die flachen Blätter sind anatomisch sehr einfach gebaut, und sehen im Bau den Blättern von *Dischidia collyris* sehr ähnlich.

Auch bei dieser Pflanze findet man an beiden Seiten des Blattes die Spaltöffnungen. Ausserdem ist die Epidermis auf beiden Seiten der Blätter sowie auch an allen anderen Teile der Pflanze mit einer dichten Wachsschicht überdeckt. Auch die Anatomie der Urnenblätter ist ganz einfach und auch hier findet man merkwürdigerweise sowohl an der Aussenseite der Becher (also die morphologische Blattoberseite), wie an der Innenseite der Urnen die Spaltöffnungen. SCOTT und SARGANT fanden an der Innenseite der Becher ungefähr zwei mal so viel Stomata wie an der Aussenseite.

Das Wachstum der Pflanzen ist sehr auffallend. Die Blätter sind, wenn sie im vollen Lichte wachsen, gelb, stellt man eine Pflanze jedoch im Schatten, so werden die Blätter, sowohl die flachen wie die hohlen, sehr bald grün. Die Achsel- und Endknospen einer solchen in den Schatten gestellten Pflanze wachsen ausserordentlich schnell aus und bilden dann lange Zweige mit einer schon von RACIBORSKI¹⁾ bei anderen tropischen Windepflanzen besprochenen Vorläuferspitze. Die Internodien werden sehr lang, bis zu 15 cm., und die Blätter bleiben im Anfang rudimentär. Diese dünnen Stengel wachsen um die Zweige des Wirtes nach oben und wir konnten in unserem Garten Pflanzen beobachten, die innerhalb dreier Monate Stengel von 4—5 M. Länge gebildet hatten. Dieses schnelle Wachstum bringt die Pflanzen bald in die höheren Teile der Bäume, und die anfangs im Schatten wachsenden Teile bleiben mehr oder weniger in Entwicklung zurück, wobei die Becher in Verwesung übergehen können. Die schnell wachsenden Triebe bilden nun an mehreren Stellen Kurztriebe mit Bechern und flachen Blättern. Sind die Pflanzen im Gipfel der Bäume angelangt, dann wachsen und schlingen sie sich in allen Richtungen um die Zweige herum. Viele Zweige pendeln einfach nach unten, und bilden ganze Knäuel von Zweigen und Becherblättern. Während die Urnen, welche am Stamme und den Zweigen der Bäume sitzen, meistens mit der Öffnung nach der Rinde zugekehrt

1) M. RACIBORSKI, Über die Vorläuferspitze. Flora, Band 87, 1900.

sind, und dann horizontal oder vertikal nach oben oder unten gekehrt sind, hängen die Becher an der Knäueln meistens schief nach unten, und nur wenn die Knäuel sehr dicht werden, können die Becher auch ganz vertikal mit der Öffnung nach unten gekehrt sein. In der Regenzeit bilden diese Pflanzen kleine Kurztriebe, welche die Blüten und später die Früchte tragen. Letztere kommen aber nur selten zur Entwicklung, und die Zahl der Früchte ist dennoch verschwindend klein im Vergleich zu der Zahl der Blüten.

Die reifen Früchte sind gelblich-orange gefärbt und öffnen sich mit einem Längsrisse, durch welchen die braunen Samen heraustreten. Wir haben aber oft gesehen, dass die Ameisen diese Samen schon aus den Früchte herausholten, als diese sich gerade geöffnet hatten, und auch KERR erwähnt dieselbe Tatsache. Die Keimpflanzen kann man leicht in den Ameisengängen finden, entweder hoch in den Bäumen, zwischen den älteren Pflanzen oder sogar unten am Stamme. Im ersten Jahre bleiben die Pflanzen sehr klein, man kann sie dann, wie wir das schon gesagt haben, nur schwer von den Keimlingen von *Dischidia nummularia* unterscheiden. Sie bilden ein oder zwei Blattpaare. Im folgenden Jahre fangen sie wieder an zu wachsen und dabei kann man interessante Beobachtungen machen, indem die an verschiedenen Stellen wachsenden Pflanzen oft einen ganz anderen Habitus erlangen. Die Betrachtung der Figuren 3, 4, 5 und 22 zeigt dieses sogleich.

In Figur 3 ist eine zweijährige Pflanze abgebildet, die an der Basis eines *Tectona*-Stammes im Schatten des Waldes von unten nach oben wuchs. Die Internodien sind ziemlich lang und alle Blätter sind flach und dunkelgrün, fast kreisrund und ziemlich dünn. Die Pflanze wurde zu Anfang des trocknen Monsuns eingesammelt und hatte das Wachstum bereits eingestellt. Urnenblätter hatte sie nicht ausgebildet, und auch bei anderen im Schatten wachsenden Pflanzen haben wir solche Becher nicht gefunden. In Figur 4 und 5 sind zwei Pflanzen von ungefähr gleichem Alter abgebildet worden; wie die vorige Pflanze waren sie im zweiten Lebensjahre. Die eine Pflanze

finden wir im Gipfel eines ganz isoliert stehenden kleinen Baumes, die andere wuchs am Ende eines Zweiges desselben Stranches, worauf auch die in Figur 2 abgebildete Pflanze vorkam. Dies sind also echte Sonnenpflanzen, und man sieht einen deutlichen Unterschied, zwischen den Schatten- und Sonnenpflanzen. Bei letzteren sind die Internodien kurz geblieben, die Blätter stehen demzufolge dicht gedrängt, ausserdem sind diese nicht so gross, nicht ganz flach, sondern mehr linsenförmig. Der Durchschnitt des Blattes ist denn auch sehr viel dicker geworden, was lediglich auf Dehnung der Zellen, nicht auf Vermehrung derselben zurückzuführen ist. Ausserdem haben beide abgebildete Pflanzen einen Seitenzweig gebildet mit je einem kleinen Becher. Wiederholt kann man solche Pflanzen im Djatti-Walde antreffen, es ist jedoch selbstverständlich, dass man aber noch mehr junge Pflanzen findet, welche einen Übergang zwischen diesen extremen Fällen bilden.

Die Funktion der Becher ist schon wiederholt besprochen worden. Die Meinungen der ersten Untersucher sind schon ausführlich von TREUB besprochen worden. DELPINO meinte, dass die Becher dazu dienten, Ameisen und andere Tiere zu fangen und zu verzehren, und auch HABERLANDT schreibt in seinem bekannten Buche, „dass die Ameisen in den Bechern ertrinken und als Nahrung von den Pflanzen gebraucht werden können.“ TREUB fand in den an sonnigen Standorten wachsenden Pflanzen in den meisten Bechern keine Insekten, bei den im Schatten wachsenden Exemplaren aber wohl. TREUB giebt auch schon deutlich an, dass die Ameisen sich in den Bechern sehr wohl befinden und in grosser Zahl dort leben. Die Ameisen verlassen die Urnen ebenso leicht, wie sie hineindringen. Wiederholte Beobachtungen an zahlreichen Pflanzen, während ungefähr drei Jahre, sowohl in unserem Garten wie im Freien, haben uns genau dasselbe gelehrt. Allein fanden wir an den natürlichen Standorten fast immer Ameisen in den Bechern, sowohl in den Bechern mit nach unten gekehrter als in denen mit nach oben gekehrter Öffnung. Die Beobachtung HABERLANDTS, dass die Ameisen in dem Wasser

ertrinken, ist zweifellos nur als blosser Zufall zu betrachten. Wir haben niemals etwas derartiges gesehen. Die Ameisen bauen in den Urnen oft ihre primitiven Nester, indem sie Pflanzendetritus herbei schleppen, und damit kleine Kammern zwischen den Wurzeln bilden. Oft bauen sie auch die Öffnung ganz zu und dieses kann man namentlich dann beobachten, wenn der Becher mit seiner Öffnung gegen die Rinde des Stammes gekehrt ist. In diesem Fall kann das Regenwasser natürlich nicht in den Becher eindringen.

Auch über die Herkunft des Wassers in den Bechern, sind nicht alle Untersucher gleicher Meinung. TREUB und GOEBEL meinen, dass das Wasser nichts anders als Regenwasser sein könne, während HABERLANDT meint, dass auch Transpirationswasser in die Becher hineingelangt. Man kann jedoch leicht sehen, dass das Wasser in den Bechern Regenwasser ist. Erstens sind die Becher dafür gebaut, das Wasser aufzufangen. Die Öffnung ist etwa trichterförmig, und der Rand der Öffnung sehr stark abgerundet, und nach innen gebogen. Man kann oft sehen, dass das Wasser leicht hineinfließt, wenn man die Pflanzen mit Wasser begießt. Sogar wenn man das Wasser nur am Stamm entlang fließen lässt, sieht man es bald in die Becher eindringen. Die Form des eingebogenen Randes und die Rundung desselben ist dazu sehr geeignet. Sogar in die schief aufgehängten Becher gerät auf dieser Weise noch ein beträchtliches Quantum Wasser¹⁾. Ameisen fangen die Becher aber sicher nicht. Es kann vorkommen, dass die von Ameisen bewohnten Becher voll Wasser geraten, aber durch die eigentümliche Einrichtung der Eingangsöffnung bleibt an der Oberseite immer ein kleiner mit Luft gefüllter Raum übrig, welcher durch eine Spalte mit der Aussenwelt in Verbindung steht, da der eingebogene Rand nicht ganz

1) GROOM hat ähnliche Versuche angestellt mit Bechern aus Alkoholmaterial und kam zu denselben Resultaten. Er schreibt, dass auch Wasser in diejenigen Becher fließen kann, welche so aufgestellt sind, dass das Regenwasser nicht in die Eingangsöffnung fallen kann. Dies wird jedoch bei den Bechern im Freien mit nach oben gekehrter Öffnung wohl ausnahmsweise der Fall sein können.

gerade ist. Die Ameisen siedeln sich nun in diesem Luftraum an und leben zwischen dem Wurzelgeflecht, welches sich hier fast ausnahmslos befindet. Wir zählten in einem solchen mit Wasser gefüllten Becher noch eine Kolonie von ungefähr 30 erwachsenen Tieren und sehr viele Larven und Puppen. Dass das Wasser nicht von der Transpiration herkommen kann, geht schon daraus deutlich hervor, dass der Becher an beiden Seiten der Wand mit Spaltöffnungen versehen ist. Wenn also eine starke Transpiration stattfinden kann, dann geschieht diese zweifelsohne aus den sich an der Aussenseite befindlichen Stomata da sich im Innern des Bechers eine fast mit Wasser gesättigte Atmosphäre befindet. Ausserdem haben wir noch folgenden Versuch angestellt. Wenn man die Wurzeln durchschneidet sodass sie das Wasser nicht aufnehmen können, müsste solch ein Becher sich bald mit Wasser füllen, wenn man die Pflanze nur reichlich nass hält, und dafür sorgt, dass das Wasser nicht in die Becher fließen kann. Obschon wir mehren Male Pflanzen auf diese Weise behandelten, war doch in diesen Bechern niemals etwas Wasser zu finden. SCOTT und SARGANT haben aber gefunden dass die äusseren Stomata oft abgeschlossen werden.

Die Funktion dieser Becher ist also wohl an erster Stelle das Auffangen des Regenwassers, was dennach tatsächlich geschieht, wenn die Becher gut gestellt sind und die Ameisen die Öffnung nicht zu gebaut haben. Oft fragt man sich, wenn man die grossen Pflanzen mit ihren Wurzeln an den dünnen oberen Zweigen eines Baumes befestigt und zum grössten Teile auch noch unbefestigt nach unten hängen sieht, wovon diese Pflanze eigentlich lebt. Es ist eine Frage die man auch bei anderen Epiphyten sich wiederholt stellt. Wenn die Pflanzen unten am Stamme leben, kann das Regenwasser, das von oben nach unten fliesst verschiedene Stoffe aufnehmen und so in die Becher befördern. Aber dieses ist nicht möglich, wenn die Pflanzen im Gipfel der Zweige wachsen. Ein Teil der Pflanzen sitzt natürlich mehr nach unten festgeheftet, und kann so verschiedene Nährsalze aufnehmen. Aber in den Bechern befindet

sich, wenn darin Ameisen hausen, fast immer mehr oder weniger Pflanzendetritus, und es ist natürlich sehr wahrscheinlich, dass die in den Bechern sich befindenden Wurzeln hieraus Nahrungsstoffe aufnehmen. Das Wasser enthält aber nur Spuren derselben. Der beim Anschneiden oder Umdrehen hervorquellende Milchsaft, macht die Untersuchung etwas schwierig. Aber Nährsalze waren darin nicht zu finden, wenigstens nicht mit den Hilfsmitteln, welche uns zur Verfügung standen. Unser Freund Herr J. PH. PFEIFFER war aber so freundlich das Wasser für uns mikrochemisch zu untersuchen, aber er konnte darin nichts anders als etwas Kalium finden, sodass es wohl sicher ist, dass die Nahrungsstoffe in dem Wasser stark verdünnt sind. Die Wurzelhaare sind aber sehr schön entwickelt, und sie sind wie GROOM und auch SCOTT und SARGANT berichten fest mit Partikeln des Detritus verwachsen, sodass es wohl sicher ist, dass die Pflanzen aus den Bechern Nahrung aufnehmen.

Das Wasser aufzufangen ist aber gewisz nicht die einzige Funktion dieser merkwürdigen Bechern. Die Pflanzen wachsen am liebsten an sehr trocknen Stellen. TREUB und HABERLANDT bemerkten denn auch schon, dass im Innern der Becher die Transpiration eine geringere sein musz. Dies wird von grossem Vorteil für diese Pflanze sein, wenn diese im trocknen Monsun der kräftigen Besonnung ausgesetzt ist. In der Regenzeit kann eine reichliche Verdunstung stattfinden, da die Stomata auch an der Aussenseite des Bechers vorkommen, in den trocknen Monaten sind diese wahrscheinlich geschlossen, und findet im Innern der Becher eine sehr langsame Transpiration statt. Selbst am Ende der trocknen Zeit befindet sich aber noch Wasserdampf in den Bechern, was sich mittels eines Kobaltpapieres leicht nachweisen lässt. Man fragt sich nun wieder ab, woher kommt dieses Wasser? Wir glauben dass die Pflanzen in ihrem Milchsaft einen ausgezeichneten Wasserspeicher besitzen. In der Regenzeit ist dieser Milchsaft sehr dünn flüssig; je länger die Trockenheit angehalten hat, um so dickflüssiger wird der Saft, das Wasser verdunstet also sehr langsam daraus. Auch bei Wüstenpflanzen hat man etwas Ähnliches

wahrgenommen und auch von anderen Forschern ist der Milchsaft als Wasserspeicher beschrieben worden.

Dass die Funktion der Becher mit der Transpiration zusammenhängt, dafür sprechen die beschriebenen Unterschiede, welche zwischen jungen Schatten- und jungen Sonnenpflanzen bestehen. Sobald die Pflanzen der Gefahr des Austrocknens ausgesetzt sind, bilden sie die Becherblätter. Wachsen sie anfangs im Schatten, dann bilden sich die Becher erst nach einigen Jahren aus.

Welche Funktion aber die älteste, also die eigentliche der Becher ist, darüber ist schon wiederholt diskutiert worden. Unserer Meinung nach ist dies jetzt noch nicht gut möglich. Wir können gegenwärtig nur konstatieren, dass sie verschiedene Funktionen besitzen, diese sind:

Sie fangen Regenwasser in der Regenzeit auf, sie beschleunigen die Transpiration in den trocknen Monaten, und sie bilden eine Wohnung für die Ameisen. Diese Tiere sind den Pflanzen nützlich indem sie die Samen verbreiten und die Keimung derselben fördern, und ausserdem da sie Nahrungstoffe in den Bechern anhäufen. Sie können den Pflanzen aber auch schädlich sein, da sie oft die Eingangsöffnungen speziell derjenigen Becher, die gegen den Stamme und die Äste der Bäume angedrückt wachsen, mehr oder weniger mit ihrem Nestmaterial schliessen können, sodass das Regenwasser nicht hineinfließen kann. Dies wird wohl die Ursache davon sein, dass man Becher mit nach oben gekehrter Öffnung finden kann, worin selbst nach heftigen Regengüssen kein oder nur wenig Wasser anwesend ist.

Dischidia collyris Bl.

Diese Pflanze ist in den Djatti-Wäldern von Tempoeran, Kedoeng-Djatti und Mangkang sehr häufig, und speziell an den älteren Bäumen zu finden. Sie wächst am üppigsten im Schatten, und an der Basis der Stämme, auch wohl an der Unterseite der stärkeren Äste. Doch soll damit keineswegs gesagt werden, dass sie auch nicht an anderen Teilen vorkommen kann.

Man findet sie oft auch an jüngeren Zweigen und die Blätter sind dann ganz um die Zweige herumgebogen. An den der Sonne sehr exponierten Stellen findet man sie jedoch niemals so üppig entwickelt als an mehr beschatteten Stellen. Im tiefen Schatten können diese Pflanzen jedoch auch nicht wachsen. Am besten entwickeln sie sich, wie auch die beiden anderen *Dischidia*-Arten, wenn die Luft feucht ist. *Conchophyllum* wird diese Pflanze auch wohl genannt. Diesen Namen verdankt sie dem eigentümlichen Bau ihrer Blätter. Diese ähneln einigermaßen den Schalen der Muscheln. Die Blätter sind fast kreisrund, etwas breiter als lang, (gewöhnlich 25—27 mm breit und 20 mm lang), an der Oberseite sind sie konvex, an der Unterseite dagegen konkav, mit ihrem Rande liegen sie eng dem Substrat angeschmiegt. Nur an der Basis, an beiden Seiten des kurzen Blattstieles, befindet sich eine kleine Öffnung, die Zugang zu dem Raum giebt, der zwischen Blattunterseite und dem Substrat besteht. Es nimmt also nicht wunder, dass die Ameisen diesen äusserst geeigneten Raum bewohnen. Im Djattiewald sind es natürlich die *Iridomyrmex*. Im Garten werden diese aber sehr bald von anderen Ameisen vertrieben, und am häufigsten siedeln sich die bekannten und überall verbreiteten *Dolichoderus bituberculatus* Fahr. (semoet item, schwarze Ameise) in den Blättern an.

Eine sehr schöne und naturgetreue Abbildung dieser Pflanze findet man bei GOEBEL¹⁾. Dabei schreibt er, dass die Nerven in der Zeichnung etwas zu stark angegeben worden sind. Diese Nerven können aber oft noch deutlicher sein als in dieser Abbildung. Es ist bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden, bei der einen Pflanze sind die Nerven deutlich, bei der anderen undeutlich ausgebildet. Womit dieses zusammenhängt, haben wir nicht herausfinden können. An der Oberseite sind die Blätter grünbraun, oft ganz mit Lichenen bedeckt und dadurch graulich geworden. An der Unterseite sind die Blätter jedoch dunkelrot oder purpurn. Die Blätter stehen dicht bei zusammen,

1) K. GOEBEL, loc. cit., p. 231, Fig. 97.

paarweise einander gegenüber an einen stielrunden Stengel angeheftet, sodass die Ränder der Blätter einander berühren und oft auch zum Teil bedecken. Auf diese Weise wird ein breiter und langer Streifen der Baumrinde von den Blättern überdeckt. An den Stengeln, unter der Stelle wo der Blattstiel an den Stengel befestigt ist, hat sich eine Wurzel entwickelt, die unter den Blättern wächst und sich darunter verzweigt. Die Ameisen und zumal die *Iridomyrmex* bauen ihre primitiven Nester zwischen diesem Wurzelgeflecht und es ist wahrscheinlich, dass die Pflanzen hieraus Nahrung aufnehmen können, da alles sehr bald humusartig duftet, und die Tiere meistens Pflanzendetritus für den Bau ihrer Nester gebrauchen. Dass es sich hier nicht um eine Symbiose zwischen den Pflanzen und den Ameisen handelt, geht schon daraus hervor, dass man die Pflanzen sehr gut züchten kann ohne dass Ameisen unter den Blättern leben.

Die Blätter dieser Pflanze zeigen einen typischen xerophytischen Bau. Die kleinen Epidermiszellen sind in der Jugend von einer ungefähr 4μ dicken Kutikula überdeckt, nach einiger Zeit entsteht hierauf eine Wachsschicht, welche den Blättern eine weisse Farbe giebt. Die Stomata sind an beiden Seiten des Blattes entwickelt, an der Unterseite sind sie ungefähr zweimal so zahlreich wie an der Blattoberseite. Das Mesophyll ist sehr wenig differenziert, und besteht aus vielen abgerundeten, oft fast kugelförmigen Zellen, welche sehr wasserreich sind. Unter der Epidermis der Oberseite und über der Epidermis den Blattunterseite findet man eine kleinzellige Hypodermis. Die Zellen der untern Lage sind mit einem roten Farbstoff gefüllt. Beim Älterwerden verdicken die Blätter sich ziemlich stark, ohne dass die Zellen an der Zahl zunehmen. Sie werden nur viel wasserreicher. Die Mesophyllzellen sind dann nicht mehr isodiametrisch, sondern sie werden dann in der Richtung quer zur Blattoberfläche lang ausgezogen. Zerstreut zwischen den Mesophyllzellen liegen isodiametrische Idioblasten, welche eine nichts sehr stark verdickte Wand zeigen. In dem Milchsaft besitzen diese Pflanzen ausserdem einen sehr guten Wasserspeicher.

Die Ränder der Blätter sind eng an das Substrat angedrückt, wenigstens in der Regenzeit und zu Anfang der trocknen Monate. Hält die Trockenheit länger an, dann werden die Blätter immer dünner und rollen sich nach unten zu auf, sodass die Blätter von dem Substrat entfernt werden. Dieses geschieht oft mit solcher Kraft, dass die Wurzeln zusammen mit den Stengeln von der Rinde der Bäume abgerissen werden, sodass grössere oder kleiner Stücke dieser Pflanzen lose am Baumstamme herunterhängen oder von den Ästen herab pendeln. Die Pflanze sieht dann ganz kümmerlich aus. Im folgenden Jahr entrollen die Blätter sich nur sehr wenig, und die Pflanze bildet, neue Zweige. Diese entstehen meistens aus den Endknospen, und die jungen Stengel wachsen sehr schnell. Sie bilden dabei anfangs nur kleine Blätter aus. In der Figur ist solch eine Vorläuferspizze abgebildet worden.

Die Pflanzen blühen sehr reichlich, aber wir haben dessen ungeachtet niemals eine Frucht finden können. Jedenfalls werden Früchte gebildet, denn die Pflanzen sind an verschiedenen Stellen ziemlich allgemein und können sich nur durch Samen verbreiten. Junge Keimpflanzen haben wir nicht gefunden, oder vielmehr, wir haben diese wahrscheinlich nicht von denen der beiden anderen *Dischidia*-Arten unterscheiden können. Eine junge Pflanze, wahrscheinlich zwei Jahre alt, haben wir in Figur 23 abgebildet. Man sieht, dass die ersten Blätter gar nicht denjenigen der älteren Pflanzen ähnlich sehen. Sie sind bikonvex und ähneln den dicken saftigen Blättern der *Dischidia nummularia*. Auch diese Pflanze besitzt ein knollenförmiges Hypokotyl und wir entdeckten sie in einem Ameisennest.

Die Blätter sind mit ihren Rändern dem Substrat dicht angedrückt. GOEBEL ¹⁾ hat schon darauf hingewiesen, dass mehrere Pflanzen ihre Blätter auf dieselbe Weise ausbilden und er nennt als Beispiel die *Plantago media* und *Platyserium*-Arten, und meint, dass der Heliotropismus bei diesem Prozess eine

1) K. GOEBEL, loc. cit., p. 232.

wichtige Rolle spielt. Bei *Platynerium* ist es aber GOEBEL auf Grund gewisser Beobachtungen wahrscheinlich geworden, dass bei dem Anschmiegen der Blätter an das Substrat ein Kontaktreiz mit im Spiele ist. Dies ist bei dieser *Dischidia*-Art keineswegs der Fall, und wir haben dies einige Male experimentell feststellen können. Hebt man einen jungen Trieb dessen Blätter noch sehr klein sind von dem Substrat ab, ohne diesen Trieb von der Pflanze abzubrechen, dann kann man diesen in derselben Lage halten mittels kleiner Glasplatten von ungefähr 50 mm. Höhe. Diese werden unter den Stengel gestellt und mit einigen Stecknadeln festgesetzt. Die jungen Blätter breiten sich dann anfangs ganz normal flach aus, bis sie ungefähr die Hälfte ihrer Grösse erreicht haben. Dann krümmen sie sich allmählich nach unten um und rollen sich dabei mehr oder weniger auf. Bei diesem Versuch könnte man noch meinen, dass die Blätter in Folge negativen Heliotropismus sich nach unten krümmen. Dem ist aber nicht so, was aus folgendem Versuch deutlich hervorgeht. Die jungen stark wachsenden Triebe sind sehr biegsam. Man kann sie leicht ganz umbiegen, sodass die Unterseiten der Blätter nach oben gekehrt werden. In dieser Lage wurden sie dann wieder mittels kleiner Glasplatten und Stecknadeln fixiert. Auch in diesem Fall breiten sich die Blätter anfangs flach aus. Dann aber biegen sie sich um, sodass die Blattunterseite, welche dem Licht zugekehrt war, nach innen gerollt wird. Bei der Einrollung ist also weder ein Licht- noch ein Kontaktreiz im Spiele. Die Ursache der Einrollung ist diese, dass nachdem die Zellen des Blattes ausgebildet worden sind, diejenigen der Oberseite sich mehr strecken als die der Blattunterseite. Bei den eingerollten Blättern waren die Zellen der unteren Epidermis denn auch kleiner, als die der Epidermis der Blattoberseite. Ob auch bei den von GOEBEL genannten Pflanzen das Anlegen an das Substrat auf dieselbe Weise zu Stande kommt, muss jedenfalls näher untersucht werden.

Dischidia nummularia Bl.

Die häufigste der von uns untersuchten *Dischidia*-Arten ist

Disch. nummularia, wenigstens, wenn diese Pflanze richtig determiniert worden ist. Um dies sicher zu stellen haben wir das im Buitenzorger Herbarium sich vorfindende Material gütigst von Herrn Dr. VALETON zugeschickt bekommen. Es ist uns aber nicht möglich gewesen, das auch in diesem Herbarium aufbewahrte sehr dürftige Material richtig zu bestimmen. Die Diagnosen von BLUME sind so kurz gefasst, dass man nicht sicher damit arbeiten kann. Die von uns untersuchte Pflanze stimmt aber mit der BLUMESCHE Diagnose gut überein. Aber auch andere Arten tun dies. Diese Pflanze ist in unserer Umgebung ungemein häufig und an verschiedenen Stellen in der Stadt oder in nächster Nähe derselben findet man die Bäume oft gänzlich damit behangen. Nicht allein die der Sonne exponierten Teile sondern auch die im Schatten wachsenden Triebe werden von diesen Epiphyten bewohnt. Die Pflanzen kriechen in allen Richtungen über die Rinde der Stämme und Zweige und haften sich mit zahlreichen Haftwurzeln an. Diese Wurzeln wachsen in den Rissen der Rinde und bilden oft mit dem Detritus der Ameisennester ganze Komplexe. Sie bilden dann ein dichtes Geflecht in den Wänden der Ameisennester und Gänge. Spült man den Detritus zwischen den Wurzeln aus, dann kommt das Wurzelgeflecht deutlich zum Vorschein. Auch bei dieser Pflanze hängen die Zweige oft nach unten und so bilden sie dann ganze Vorhänge von einer graugrüner Farbe. In Figur 7 ist ein Ast von *Mangifera indica* abgebildet, woran man dies sehen kann.

In letzter Zeit ist diese Pflanze von KERR ¹⁾ beschrieben worden, und wir haben dem wenig hinzuzufügen, sodass wir nach seiner Abhandlung verweisen. Auch diese Pflanze ist ein echter Xerophyt. Speziell an den in der Sonne wachsenden Teilen findet man alle Merkmale davon: dicke, fleischige, bikonvexe, oft fast kugelförmige Blätter, eine dicke graue Wachsschicht auf Blättern und Ästen. In den trocknen Monaten sieht

1) A. KERR, Notes on *Disch. Rafflesiana* Wall. and *D. nummularia* Br. The Scient. Proceed. of the Royal Dublin Society. Vol. XIII, 1912.

man die Blätter dünn und gerunzelt werden. Zu Anfang der Regenzeit schwellen sie bald wieder auf. Die Keimung und die ersten Entwicklungsstadien sind schon in den ersten Hauptstücken beschrieben worden.

Diagnose von *Dischidia nummularia* Bl. nach BLUME:

Caule scabriusculo, foliis subrotundo-ovatis mucronulatis utrinque convexis subtus farinosis, umbellulis brevissime pedunculatis, coronae laciniis subulatis (RUMPHIUS, Herb. Amb. V, t. 176, f. 1).

ERKLÄRUNG DER FIGUREN.

TAFEL XIII.

Fig. 1. Habitusbild von *Dischidia Rafflesiana* Wall. F = Früchte. Semarang, Januar 1911.

TAFEL XIV.

Fig. 2. Eine *Disch. Rafflesiana*-Pflanze, einige cm über dem Boden wachsend auf einer *Glochidion*-Pflanze, an sehr sonnigem trockenem Standorte. Tempoeran, Februar 1911.

Fig. 3. Eine zwei Jahre alte Schattenpflanze von *Disch. Rafflesiana*, natürliche Grösse. Tempoeran, Januar 1911.

Fig. 4 und 5. Zwei Jahre alte *Disch. Rafflesiana*-Pflanzen natürliche Grös-

se. Tempoeran, Januar 1911.

Fig. 6. Ein Becher von *Disch. Rafflesiana* von Ameisen bewohnt. Aus einer Spalte kommt eine junge *Disch. nummularia*-Pflanze, K, zum Vorschein. Ungefähr $\frac{3}{4}$ verkleinert. Tempoeran, Januar 1911.

Fig. 7. Ein Ast von *Mangifera indica* L. mit *Disch. nummularia* bewachsen. Tjandi, Mai 1911.

TAFEL XV.

Fig. 8. Stamm von *Protium javanicum* Burm. mit Ameisengang, A. Unten eine junge Keimpflanze und oben einige Keimpflanzen beisammen. Tjandi, Januar 1911.

Fig. 9. Jüngere und ältere Keimpflanzen von *Disch. nummularia* in einem Ameisennest. Tjandi, März 1911.

Fig. 10. Zweig von *Erythrina lithosperma* Miq. mit Ameisengang und eine Keimpflanze von *Disch. nummularia*,

bei K; Tjandi, März 1911.

Fig. 11. Ast von *Mangifera indica* L. mit Ameisengang (schwarz) und eine zwei Jahre alte Sonnenpflanze von *Disch. Rafflesiana*. Tjandi, März 1911.

Fig. 12. Zweijährige Schattenpflanze von *Disch. nummularia*. Nat. Grösse. Tjandi, Februar 1912,

Fig. 13. Idem von *Disch. Rafflesiana*. Tjandi, Februar 1912,

TAFEL XVI.

Fig. 14—21. Auf einander folgende Stadien von Keimpflanzen von *Disch. Rafflesiana*.

Fig. 22. Zwei Jahre alte Sonnenpflanze von *Disch. Rafflesiana*. Dezember 1911.

Fig. 23. Junge Pflanze von *Disch. col-*

lyris mit zwei Arten von Blättern. Hy = Hypokotyl. Nat. Grösse. Mangkang, Dezember 1910.

Fig. 24. Vorläuferspitze von *Disch. collyris*. Nat. Grösse. Mangkang, November 1911.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA MUTATION CHEZ OENOTHERA LAMARCKIANA, EXÉCUTÉES SOUS LES TROPIQUES

PAR

LE DR. F. W. T. HUNGER.

En 1909, alors que j'étais directeur de la Station expérimentale de cultures coloniales à Salatiga (Java), j'ai eu l'occasion d'entreprendre la culture, sur une grande échelle, de l'*Oenothera Lamarckiana*. Cet essai constitue la première expérience relative à la mutation, que l'on ait exécutée sur *Oenothera* dans les Colonies Néerlandaises, depuis la publication par Hugo DE VRIES de sa Théorie de la Mutation.

Le problème que je m'étais proposé, en entreprenant ces recherches, était bien délimité; je ne cherchais, provisoirement, qu'à élucider ces deux questions: les *mutantes*, découvertes par DE VRIES, apparaîtraient-elles aussi dans mes champs de culture, exposés, sous les tropiques, à des conditions de milieu si différentes? Me serait-il donné d'observer quelques particularités nouvelles?

Pour remplir ce programme, il me fallait commencer par cultiver simplement un certain nombre d'exemplaires d'*Oenothera Lamarckiana* et déterminer ensuite, pour ceux-ci, le pourcentage des différentes mutantes ainsi que le coefficient total de mutation.

L'examen de toutes autres questions fut écarté tout naturellement par le fait que, sur 2000 plantes que comportait approximativement mon expérience, *aucune* n'arriva, en fin de

compte, à développer une tige allongée. Le but que je me proposais n'en fut pas moins atteint; j'ai pu, en effet, distinguer les diverses mutantes les unes des autres dès le stade de rosette foliaire, de façon si facile et si sûre qu'aucun doute ne peut subsister quant à leur apparition dans mes champs de culture.

J'ai eu la chance exceptionnelle de pouvoir faire photographier sur place toutes les formes aberrantes, de sorte que je possède, sous forme d'épreuves photographiques, des documents irréfutables pour l'identification de mes mutantes.

Les planches qui accompagnent le présent travail sont des reproductions de ces photographies originales; ces dernières ont été soumises préalablement à l'appréciation personnelle du professeur DE VRIES qui se déclara parfaitement d'accord avec moi sur la détermination de mes mutantes. Je suis heureux de pouvoir le remercier ici pour le grand service qu'il m'a ainsi rendu.

Je dois beaucoup aussi à mon préparateur, M. J. VRIEND pour les soins assidus qu'il a donnés à mes expériences pendant tout le cours de celles-ci; enfin, j'ai beaucoup d'obligation envers le Docteur DOCTERS VAN LEEUWEN, à cette époque assistant à la Station expérimentale, pour les photographies, très réussies, de mes plantes, qu'il a bien voulu prendre.

I. OPÉRATIONS PRÉLIMINAIRES.

L'endroit choisi pour mes cultures était situé dans le jardin d'essai de la Station expérimentale de Salatiga, à une altitude de 1600 à 1700 pieds au-dessus du niveau de la mer; j'y fis préparer un terrain excellent, à tous les points de vue, pour la culture de l'Oenothera.

A. Graines.

A ma demande, le professeur H. DE VRIES voulut bien m'envoyer deux échantillons de graines d'Oenothera, qui constituaient la récolte totale de deux plantes, fécondées avec le plus grand soin, en juillet 1907, par DE VRIES lui-même, au moyen de leur

propre pollen. Ces deux plantes avaient été trouvées, sous forme de rosettes foliaires, à l'état sauvage dans leur station naturelle près de Hilversum, en mars 1907, et transplantées dans le jardin d'essai d'Amsterdam; j'avais donc toutes les raisons d'admettre que les graines utilisées dans mes expériences de culture, provenaient bien d'exemplaires authentiques d'*Oenothera Lamarckiana*.

Je puis donc, en toute confiance, comparer les résultats de mes cultures avec ceux qu'obtint DE VRIES dans ses tout premiers essais sur l'*Oenothera Lamarckiana*, et qu'il a consignés dans son ouvrage sur la Théorie de la Mutation.

Les graines des mes deux plantes-mères, que je désignerai dorénavant par les chiffres romains I et II, furent tout d'abord vérifiées et comptées; cette opération donna 3173 graines pour l'individu I (Lam. ② Z., P. 32, 7 D, 2 cc. 18 juillet 1907)¹⁾ et 2947 graines pour l'individu II (Lam. ② Z., P. 32, 5 D, 2 cc. 18 juillet 1907).

Des graines fournies par la plante-mère I, 123 furent mises à part comme médiocres, 50 autres écartées comme franchement mauvaises; de même, pour la plante-mère II, 49 graines furent séparées des autres pour cause d'infériorité. Néanmoins, *toutes les graines* furent semées; celles qui avaient été considérées comme inférieures, furent mises à germer à part, dans des terrines spéciales; cette précaution me permit de vérifier, plus tard, que toutes ces graines étaient effectivement de mauvaise qualité.

Chaque terrine à germer reçut, autant que possible, 500 graines; la plante-mère I nécessita, en conséquence 8, la plante-mère II 7 terrines. L'ensemencement de ces 15 terrines eut lieu le 13 février 1909.

B. Plantules.

Les premières plantules apparurent le troisième jour après l'ensemencement, c'est-à-dire le 16 février; aucune germination ne se produisit plus après le 24 février.

¹⁾ Telles sont les marques authentiques inscrites sur les deux sachets d'échantillons, au moyen desquelles il sera toujours facile de retrouver les renseignements relatifs à la provenance des graines contenues jadis dans ces sachets, au traitement qu'elles ont subi, etc.

Dans quelques terrines, une maladie cryptogamique se déclara sporadiquement, qui s'attaquait à l'hypocotyle des plantules; celles-ci étaient culbutées sur le sol et pourrissaient. En touchant avec précaution au moyen d'un pinceau trempé dans l'alcool les plantules attaquées, je réussis à enrayer la propagation de la maladie et à réduire ses ravages au minimum. Du 16 au 24 février, 7 plantules de la plante-mère I périrent cependant, et 6 de la plante-mère II.

Le tableau N^o. 1 donne un aperçu de l'énergie germinative pour les différentes terrines: il montre que le nombre de graines germées s'éleva à 1029 pour la plante-mère I et à 1021 pour la plante-mère II, ce qui correspond à une moyenne de 32,4 et 34,6 % respectivement. Ces chiffres constituent des coefficients élevés d'énergie germinative, pour *Oenothera*: DE VRIES avait trouvé, pour ses graines d'*Oenothera Lamarckiana*, un coefficient moyen de 14 %.¹⁾

Tableau 1.

Terrines.	Date du semis.	Nombre de graines.	Energie germinative des graines.							Plantules mortes. 13/II—24/II	Nombre de graines germées.	Energie germinative. %.	
			16/II	17/II	18/II	19/II	20/II	22/II	24/II				
I.	A	13/II. '09.	500	56	136	157	173	175	174	175	1	176	35.2
	B	" "	500	23	116	176	182	188	191	192	—	192	38.4
	C	" "	500	7	57	117	130	131	130	131	1	132	26.4
	D	" "	500	10	48	107	129	134	139	139	—	139	27.8
	E	" "	500	12	86	150	173	175	171	176	4	180	36.—
	F	" "	500	10	89	178	190	191	191	190	1	191	38.2
	*) G	" "	123	2	10	18	18	18	18	18	—	18	14.6
	***) H	" "	50	—	—	—	1	1	1	1	—	1	2.—
			3173						1022	7	1029	32.4	
II.	A	13/II. '09.	500	10	81	144	167	168	171	173	—	173	34.6
	B	" "	398	3	52	109	124	130	130	129	1	130	32.7
	C	" "	500	1	27	130	174	190	193	194	—	194	38.8
	D	" "	500	9	66	152	171	181	178	181	3	184	36.8
	E	" "	500	3	32	142	176	180	178	180	2	182	36.4
	F	" "	500	1	28	132	152	155	156	156	—	156	31.2
	**) G	" "	49	—	2	2	2	2	2	2	—	2	4.—
			2947						1015	6	1021	34.6	

*) graines médiocres.

**) graines de mauvaise qualité.

1) Die Mutationstheorie, Bd. I. S. 185 (vol. I. p. 185).

Cette première période de mes expériences de culture fut remarquable, non seulement par la germination rapide et très abondante des graines, mais aussi par le développement extraordinaire des cotylédons. J'ai noté, de plus, la présence, dans les terrines à germer, d'un nombre total de vingt (20) plantules tricotyles, qui apparurent entre le 18 et le 20 février; le tableau N^o. 2 montre qu'au point de vue de leur origine, ces plantules se distribuaient comme suit: 5 appartenaient à la plante-mère I et 15 à la plante-mère II.

Tableau 2.

Terrines.	Plante-mère I.			Plante-mère II.		
	18/II	19/II	20/II	18/II	19/II	20/II
A					1	1
B	1			2	1	2
C					1	1
D	1		1	1	1	2
E						1
F	2					
G					1	
H						
Nombre total de plantules tricotyles.	4		1	3	5	7
	5 = 0.5 %			15 = 1.5 %		

Aucune germination ne fut observée après le 24 février; entre cette date et le moment du repiquage (9—13 mars), 11 plantules de la plante-mère I succombèrent encore à la maladie cryptogamique citée plus haut; la même cause en fit périr 14 — dont 3 tricotyles — dans les terrines de la plante-mère II.

Le transport des jeunes plantes des terrines dans les baquets à repiquer se fit avec une forte motte, de manière à endommager le moins possible le système racinaire. Chacun des baquets à repiquer pouvait contenir 84 plantules, disposées sur 12 rangées de 7 plantes.

Toutes les plantules présentes dans les terrines furent repiquées, le nombre total d'individus s'élevait, pour la plante-mère I à

1011, pour la plante-mère II à 1001; cette opération nécessita l'emploi de 24 baquets à repiquer.

Les terrines étaient remplies de terreau bien tamisé, mélangé de sable; dans les baquets à repiquer, on ajouta encore, par parties égales, de la corne en poudre et du fumier de cheval sec, afin d'obtenir un développement aussi vigoureux que possible des jeunes plantes, pendant ce stade.

Cependant, la croissance des jeunes plantes dans les baquets à repiquage ne fut pas très brillante; ce résultat doit être attribué en partie, peut-être, à la nécessité où l'on se trouva bien souvent d'abriter les baquets sous un hangar, à cause des averses fréquentes et violentes.

Le même champignon qui avait attaqué les plantules dans les terrines à germination, réapparut plus tard dans les baquets à repiquage et y fit encore périr quantité de jeunes plantes.

Dans les terrines à germination déjà, quelques plantules aberrantes avaient pu être distinguées par des marques spéciales; mais le nombre s'en accrut très notablement parmi les jeunes plantes repiquées; je pus même, dès ce moment, reconnaître avec certitude certaines mutantes.

C. Transplantation en pleine terre.

Quelque temps à l'avance, des plates-bandes avaient été préparées en vue de la transplantation en pleine terre des jeunes *Oenothères*. Ces plates-bandes mesuraient 12 mètres de long sur 1,20 mètre de large; les jeunes plantes devaient y être plantées sur 25 rangs de 3 individus; ceux-ci disposeraient ainsi, chacun, d'une surface de 40 centimètres carrés.

Le terrain sur lequel les plates-bandes étaient aménagées, avait été occupé peu de temps auparavant, par une plantation touffue de *Kratok* (*Phaseolus lunatus*, L.) que l'on enfouit ultérieurement en guise d'engrais vert. Par cette opération, le sol avait reçu, en abondance, une bonne fumure naturelle; par surcroît, on lui incorpora encore, pour chaque plate-bande, la valeur de quatre (4) bidons à pétrole de fumier de cheval sec. Par nature, le sol était meuble et facilement perméable.

La plantation des *Oenothères* fut entamée le 14 avril, c'est-à-dire exactement deux mois après le semis, et fut terminée le 27 avril: 1950 exemplaires d'*Oenothera Lamarckiana* se trouvaient plantés en pleine terre, distribués en 26 plates-bandes; 997 plants provenaient de la plante-mère I, 953 de la plante-mère II.

Dès le début, les plates-bandes 12 et 13 furent exclusivement réservées aux mutantes; on y transporta immédiatement toutes les formes déjà reconnues comme telles, ainsi que tous les individus douteux et ceux qui avaient été marqués d'un signe spécial.

Ces deux plates-bandes occupées par les mutantes — une plate-bande pour chacune des deux plantes-mères — furent entourées complètement par un treillis de fer, afin de protéger les précieuses plantes contre tout dommage possible, venant de l'extérieur.

II. CULTURE DES *OENOTHERA LAMARCKIANA*.

Immédiatement après le transport des jeunes plantes en pleine terre, celles-ci reprirent facilement et un développement vigoureux se manifesta dès le début. Les nombreux jours de pluie rendirent tout arrosage superflu.

Les soins les plus minutieux furent prodigués au bon entretien des cultures; les plates-bandes furent constamment tenues propres de toute mauvaise herbe; grâce à une surveillance de tous les instants, il fut possible de soumettre le champ d'expérience à un contrôle actif.

Au cours des premières semaines, on rencontra sur les plates-bandes d'assez nombreux individus, qui furent marqués d'étiquettes spéciales, en raison des différences qui les distinguaient — à un ou plusieurs points de vue — des *Oenothera Lamarckiana* ordinaires. Tous ces individus furent ainsi tenus en observation; on reconnut plus tard que certains d'entre eux représentaient des variétés, tandis que d'autres constituaient de vraies mutations.

Les champs de culture ne furent pas épargnés par la maladie; il convient de mentionner tout d'abord une maladie qui attaquait les parties souterraines des Oenothères et provoquait la pourriture du système racinaire. Aussi longtemps que les plantes restaient exposées, pendant le jour, à un éclairage solaire modéré, cette maladie ne se manifestait que relativement faiblement; mais dès que la transpiration devenait intense, aussitôt tous les organes aériens des plantes attaquées se flétrissaient — décelant ainsi l'existence de la maladie.

Toute tentative éventuelle pour combattre celle-ci devait être écartée a priori parce qu'elle ne se manifestait à l'extérieur qu'à un stade trop avancé de son évolution: au moment où le mal devenait apparent, la racine était déjà noire et un examen de la plante indiquait presque toujours que l'infection avait déjà atteint la base de la rosette; souvent même les nervures principales des feuilles commençaient elles-mêmes à prendre une teinte brunâtre.

Quant à la nature de cette maladie, je n'en ai pas poursuivi la recherche par le détail; cependant, au point de vue des circonstances qui auraient favorisé son apparition, je voudrais appeler l'attention sur une corrélation possible entre l'infection de mes plates-bandes, et les plantes de *Kratok* que l'on y avait cultivées précédemment, pour en faire de l'engrais vert. J'ai eu l'occasion de remarquer que la maladie sévissait avec le plus d'intensité aux places où le *Kratok* n'était pas encore complètement décomposé; là, au contraire, où il ne subsistait plus trace de *Kratok* dans le sol, ainsi que dans les quelques plates-bandes qui n'avaient pas reçu de *Kratok*, la maladie n'apparut que sporadiquement, ou pas du tout.

Je me demande si les précipitations atmosphériques, anormalement abondantes à Salatiga en 1909, n'ont pas empêché de façon sérieuse l'humification du *Kratok* enfoui dans le sol; la décomposition des matières organiques de l'engrais aurait pu, dans ces conditions, donner des produits nuisibles qui auraient provoqué dans ce sol détrempé une fermentation acide; c'est cette dernière qui aurait eu les fâcheuses conséquences que l'on sait.

Passons maintenant aux ennemis de nos Oenothères appartenant au règne animal; les dégâts les plus sensibles furent l'oeuvre des „oerits”, c'est-à-dire des larves d'insectes lamellicornes qui font tant de mal à toute une série de plantes cultivées sous les tropiques. Ces animaux voraces venaient d'habitude ronger les racines des rosettes; le lendemain matin, les plantes ainsi attaquées se flétrissaient rapidement, parfois même succombaient.

Le seul remède que je pus opposer aux dégâts commis par ces animaux consistait à mettre prudemment à nu le système radiculaire des individus attaqués, et à rechercher l'*oerit* jusqu'à ce qu'on l'eût découvert.

Un autre ennemi nocturne, un petit coléoptère phyllophage (*Serica javana*, Harold), rongeaient les toutes jeunes feuilles au centre des rosettes. En général, cependant, le point végétatif restait indemne, de sorte que de nouvelles feuilles se développaient au cours des semaines qui suivaient: il n'en résultait donc qu'un arrêt temporaire dans la croissance des plantes, et non un dommage sérieux durable.

A part ces quelques mécomptes isolés, la très grande majorité des plantes resta en parfaite santé; elles eurent bientôt formé des rosettes luxuriantes, telles qu'on n'en voit jamais en Hollande: l'état de mes cultures, considéré à ce moment, semblait promettre un franc succès à mes recherches.

Ces prévisions favorables ne devaient malheureusement pas se réaliser; après six mois entiers, *aucun individu* ne présentait encore la moindre trace de tige; les rosettes, cependant, qui atteignaient déjà $\frac{1}{2}$ à $\frac{3}{4}$ mètre de diamètre, continuaient toujours à ne former que des feuilles.

Peu à peu, néanmoins, les jeunes phyllomes qui naissaient au centre des rosettes prenaient une apparence de moins en moins normale; chez beaucoup d'individus, le point végétatif s'élargissait de plus en plus et affectait finalement la forme d'une crête; si les tiges s'étaient développées, il est certain que ma culture aurait comporté, par la suite, un fort pourcentage de tiges fasciées.

L'absence des tiges — et par conséquent des fleurs — m'empêcha, il est vrai, de poursuivre mes observations de contrôle sur mes mutantes; il m'a été donné, cependant, de constater avec certitude, la présence, dans mes cultures de Salatiga, de plusieurs des espèces nouvelles décrites par DE VRIES; bien plus, j'ai pu ajouter à ces dernières, quelques autres formes divergentes du type.

Faute d'inflorescences, il m'a naturellement été impossible, de m'assurer si ces formes nouvellement apparues sont stables ou non; j'ai dû forcément me contenter de donner une description des anomalies que présentaient les rosettes.

Quant aux mutantes véritables, elles se montraient, dès le stade de rosette, avec leurs caractères distinctifs si nettement accusés, qu'il est absolument impossible de soulever un doute à leur sujet; les photographies des mutantes, prises sur place, qui accompagnent ce travail, permettront aux lecteurs de s'en rendre compte de façon très satisfaisante.

III. MUTABILITÉ DE LA CULTURE D'ESSAI DE SALATIGA.

Les formes d'*Oenothera* de mes cultures, qui s'écartent du type de l'*Oenothera Lamarekiana*, par un ou plusieurs caractères, peuvent se classer sous les deux rubriques suivantes, que j'examinerai, chacune à son tour, de plus près:

1) Formes correspondant aux descriptions et aux figures données par DE VRIES, et reconnues par lui comme „mutantes” dans sa *Mutationstheorie*.

2) Formes dont on ne retrouve, dans la bibliographie, aucune description ni aucune figure; je les désignerai, dans la suite, comme „formes nouvelles(?)”.

A. Mutantes observées dans mes cultures de Salatiga.

1. *Oenothera nanella* (Planches XVII & XVIII, à gauche).

Cette variation naine de l'*Oenothera Lamarekiana* fut observée, au total, 11 fois: 4 (quatre) exemplaires appartiennent à

la descendance de la plante-mère I, 7 (sept) à celle de la plante-mère II, ce qui donne respectivement les proportions de 0,40 et 0,73 % ou, en moyenne 0,56 %.

Dans les bacs à repiquage, ces exemplaires nains étaient déjà facilement reconnaissables à leurs feuilles courtes et presque sessiles; au fur et à mesure que les jeunes plantes se développaient, l'insertion particulière des feuilles se manifestait de plus en plus clairement.

Pendant longtemps, la croissance des rosettes marcha de pair chez l'*Oenothera nanella* et chez l'*Oenothera Lamarckiana* — notamment jusqu'au moment où les rosettes du premier semblèrent avoir atteint leur taille maxima; dès lors celles du second continuèrent seules à s'accroître.

Les *O. nanella* de mes cultures présentèrent cette particularité digne de remarque de rester tous sans exception parfaitement sains, ce qui les différencie favorablement des *O. nanella* cultivés en Hollande; ces derniers ont très souvent montré une grande prédisposition aux maladies provoquées par certaines bactéries facultativement parasites contenues dans le sol.

2. *Oenothera lata*. (Pl. XVIII & XIX, à droite).

Cette espèce apparut en 20 (vingt) exemplaires, dont douze (12) dérivant de la plante-mère I et huit (8) de la plante-mère II; ces chiffres correspondent respectivement à 1,20 et 0,84 %, ou, en moyenne 1,02 %.

De même que les représentants de l'espèce précédente, les individus de l'*Oenothera lata* furent très distinctement reconnaissables, à partir d'un stade jeune, à la forme à peu près circulaire des feuilles des plantules.

Les rosettes étaient très touffues; les feuilles attiraient immédiatement l'attention par leur limbe remarquablement large, à pointe arrondie et à bord ondulé; elles étaient, de plus, bossuées sur leurs deux faces; enfin, la chlorophylle affectait, dans ces organes, une coloration plutôt jaunâtre que verte.

3. *Oenothera lata-nanella*. (Pl. XX, à gauche).

Cet intermédiaire entre la forme naine et la forme à larges feuilles fut représenté, pour chacune des deux plantes-mères, par trois (3) échantillons; la proportion est donc $\pm 0,30\%$.

Pendant toute la première période du développement de mes plantes, je n'ai pu distinguer cette forme des plantules de l'*Oenothera lata*; plus tard, elles passèrent pour des individus mal venus de l'*O. lata*. Ce ne fut qu'un mois après la plantation en pleine terre, que je parvins à déterminer définitivement cette espèce élémentaire du second degré.

La coloration plus foncée des feuilles, considérée tout d'abord comme un phénomène de fluctuation, se manifesta avec la même intensité, chez les six individus. Parvenues à leur complet développement, les rosettes ne mesuraient pas la moitié du contour des *Oenothera lata* typiques, dont cette forme se rapproche, du reste, par tous les autres caractères.

4. *Oenothera gigas*. (Pl. XIX, à gauche).

Cette mutante très rare, dont DE VRIES ne vit jamais apparaître qu'une fois un échantillon unique, au milieu d'une culture d'*Oenothera Lamarekiana*, se rencontra en cinq (5) exemplaires dans mes champs de culture; deux (2) provenaient de la plante-mère I, et trois (3) de la plante-mère II, ce qui correspond respectivement à une proportion de 0,20 et 0,31 %, ou en moyenne 0,25 %.

Les rosettes présentaient une structure robuste; les feuilles, au bord denté et au limbe large, reproduisaient les caractères typiques de l'*Oenothera gigas*.

5. *Oenothera oblonga*. (Pl. XVII & XX, à droite).

Cette mutante, aux feuilles allongées, apparut, en proportions très inégales parmi les descendants des deux plantes-mères: aucun individu pour la plante-mère I, neuf (9) pour la plante-mère II, ce qui fait presque 1 % de la descendance de cette dernière.

6. *Oenothera oblonga-nanella*, (Pl. XXI, à gauche).

Les représentants de cette forme furent considérés, tout au début, comme des individus typiques de l'*Oenothera oblonga*; peu à peu, de petites différences se manifestèrent: la plus grande largeur des feuilles, notamment, s'observe, chez l'hybride, à la partie inférieure du limbe, et au contraire dans la moitié supérieure de celui-ci chez *Oenothera oblonga*.

Les rosettes n'atteignirent pas plus de la moitié de la grandeur de celles de l'*Oenothera oblonga* typique; les feuilles présentaient une coloration notablement plus foncée chez *Oenothera oblonga-nanella* que chez *O. oblonga*.

Cette forme apparut en deux (2) exemplaires pour la plante-mère I et en quatre (4) exemplaires pour la plante-mère II; la proportion est donc, respectivement 0,20 et \pm 0,42 %, en moyenne 0,30 % environ.

7. *Oenothera rubrinervis*. (Pl. XXII, à gauche).

Cette variété mutante ne se manifesta qu'en deux individus appartenant à la descendance de la plante-mère I, c'est-à-dire dans la proportion de 0,20 %. Les feuilles étroites montrèrent très distinctement la forme brisée caractéristique de la nervure principale, ainsi que la grande fragilité à la rupture, typique pour cette mutante.

8. *Oenothera scintillans*. (Pl. XXIII, à gauche).

Le nombre total des individus appartenant à cette mutante se monta à cinq (5), dont quatre (4) provenant de la plante-mère I et un seul de la plante-mère II; ce qui représente, respectivement 0,40 et 0,10 % ou en moyenne 0,25 %. L'éclat spécial des feuilles, d'un vert sombre et à surface lisse, se manifesta clairement, très peu de temps après le transport des plantes en pleine terre.

9. *Oenothera elliptica*. (Pl. XXIV, à droite).

Je n'observai, en tout, que trois (3) échantillons de cette

mutante: une plante descendait de la plante-mère I, deux (2) de la plante-mère II. Ces chiffres nous fournissent les proportions 0,10 et 0,21 % respectivement.

Les limbes foliaires ne mesuraient, en largeur, que 1,5 à 2 centimètres, et présentaient une teinte jaunâtre.

10. *Oenothera subovata*. (Pl. XXV).

Cette mutante rare, que DE VRIES observa sporadiquement, ne fut représentée, dans mes cultures, que par trois (3) individus, deux pour la plante-mère I, un seul pour la plante-mère II.

Cette espèce semble devoir traverser, dans sa jeunesse, une période critique; car mes trois plantes restèrent longtemps fort retardées dans leur évolution et paraissaient ne pas devoir se développer.

Une fois transportées en pleine terre, elles regagnèrent rapidement le terrain perdu et eurent bientôt formé des rosettes, vigoureuses — pour cette espèce.

B. Formes nouvelles(?) obtenues dans mes cultures de Salatiga.

Les descriptions qui suivent se rapportent à des variations apparues dans mes cultures, qui s'éloignent par certains caractères du type *Oenothera Lamarckiana*, et qui n'ont pu être identifiées avec aucune forme décrite antérieurement, soit dans la „Mutationstheorie" soit dans quelque autre document bibliographique.

Mes plantes n'ayant pas fleuri, il ne fut, naturellement, pas question d'en récolter des graines. Il me fut donc impossible, de rechercher si, éventuellement, ces variations seraient stables. Il me fallut de même, renoncer à résoudre la question de savoir si ces types aberrants avaient la qualité et méritaient le nom de mutantes.

Deux faits sont établis: d'abord, mes échantillons d'*Oenothera Lamarckiana* descendent, à n'en pas douter, des deux plantes-mères I et II citées plus haut; ensuite les mutantes observées dans mes cultures ont manifesté très ostensiblement des types qui correspondaient parfaitement aux mutantes observées en Hollande.

Ces deux certitudes acquises, je ne crois pas que les variations, que je désigne sous le nom de „formes nouvelles” aient apparu sous l'influence du milieu tropical; je pense, toutefois, que les formes aberrantes que j'ai observées, auront pu se manifester de façon plus évidente, grâce au développement extraordinairement luxuriant des organes foliacés.

Quoi qu'il en soit, j'ai estimé devoir donner les descriptions de ces formes aberrantes; j'y ai joint des figures. Ainsi les observations que j'ai eu l'occasion de faire sur ces variations ne seront pas perdues, et ces dernières pourront éventuellement être identifiées plus tard. Provisoirement, je les distingue par le nom de leur lieu d'origine suivi de leur numéro d'ordre à la suite de la série des mutantes observées par moi à Salatiga.

Oenothera spec.? Salatiga N^o. 11.

(Pl. XXI, à droite. Pl. XXVI, à gauche).

J'ai noté plusieurs échantillons de ce type, très peu de temps après le transport des jeunes plantes en pleine terre; le nombre assez notable d'individus y appartenant me fit douter tout d'abord qu'il pût être vraiment question d'une forme nouvelle. Cependant le caractère d'uniformité du type suffisait à faire voir qu'il n'y avait pas lieu de penser à des phénomènes de fluctuation. Les jeunes plantes paraissaient toutes vigoureuses et saines, tout en atteignant des dimensions visiblement inférieures à celles des rosettes des *Oenothera Lamarckiana* transplantées en même temps et leurs feuilles étaient appliquées plus étroitement contre le sol.

Le diamètre des rosettes, mesuré chez une quarantaine d'exemplaires, comportait une moyenne de 9,4 cm., tandis que celles du type *Lamarckiana* donnaient comme chiffre moyen 16,3 cm.

La forme des feuilles présentait cette particularité qu'il n'y avait pas de transition graduelle entre le pétiole et le limbe, tout au moins chez les premières petites feuilles — contrairement à ce qui s'observe chez l'*Oenothera Lamarckiana* typique; chez mes exemplaires aberrants, le pétiole n'avait que les $\frac{2}{3}$ de la

longueur du limbe foliaire et celui-ci, arrondi à sa base, était nettement délimité du pétiole.

De plus, les feuilles avaient, pendant leur stade jeune, la surface inférieure du limbe bossuée, ce qui n'est pas le cas pour *Oenothera Lamarckiana* à cet âge; plus tard, les feuilles de ce dernier type présentent, des inégalités sur les deux faces. Le sommet des feuilles était plus arrondi, et pendant le stade jeune la coloration des ces organes était d'un vert plus foncé; comme leur système pileux était moins développé que chez le type *Lamarckiana*, les parties unies des feuilles présentaient un aspect plus brillant.

Plus tard, la pubescence de ce type nouveau arriva à être un peu plus importante que celle de l'*Oenothera Lamarckiana* et les pétioles plus courts, faisaient paraître les rosettes foliaires plus touffues.

Cette variation fut représentée, au total, par cinquante deux (52) individus: vingt-quatre (24) remontant à la plante-mère I et vingt-huit (28) à la plante-mère II, ce qui donne respectivement 2,40 et 2,94 % soit 2,67 % comme proportion moyenne.

Oenothera spec.? Salatiga N^o. 12. (Pl. XXVII).

Ce type, très homogène comme le précédent, et en même temps très différent de l'*Oenothera Lamarckiana*, formait de petites rosettes raides, dont les feuilles grisâtres se dressaient à peu près verticalement. Les feuilles, petites en comparaison du diamètre des rosettes, étaient portées par de longs pétioles. Le limbe foliaire mesurait de quatre (4) à six (6) cm. de long et, comme largeur maxima, dix (10) à quinze (15) mm. Il présentait, pour le reste, un bord parfaitement entier et une surface tout-à-fait lisse.

J'observai, au total, six (6) échantillons de cette variation, dont cinq (5) appartenant à la descendance de la plante-mère I et un seul à celui de la plante-mère II.

Oenothera spec.? Salatiga N^o 13. (Pl. XXVIII, à droite).

Ce type ne put être discerné qu' après la transplantation en

pleine terre; il différait très notablement de l'*Oenothera Lamarckiana*, surtout pendant les stades jeunes.

Les feuilles courtes et glabres avaient, en moyenne, une largeur de 32,1 mm.; celles de l'*Oenothera Lamarckiana*, mesuraient 44,5 mm. Le nombre de feuilles par rosette était également moindre chez les individus aberrants, où il s'élevait à quatorze (14); chez les *Oenothera Lamarckiana* typiques qui les entouraient, les rosettes comptaient au moins dix-neuf (19) feuilles.

Ultérieurement le limbe des feuilles abandonna quelque peu sa forme plane et une légère pubescence apparut.

Ce type se manifesta, au total, chez quatre (4) plantes se distribuant en deux groupes de deux individus respectivement entre la descendance de la plante-mère I et celle de la plante-mère II.

Oenothera spec.? Salatiya N^o. 14. (Pl. XXIX, à gauche).

Cette forme offrait une certaine ressemblance avec la précédente, mais constituait néanmoins un type distinct.

Les feuilles étaient d'un vert foncé et brillantes; le limbe se rétrécissait graduellement vers le sommet, le système des nervures foliaires dessinant des lignes obliquement convergentes.

La largeur des feuilles atteignait à peine 24 mm., alors que ces mêmes organes ont, chez l'*Oenothera Lamarckiana* typique, une largeur moyenne de 44,5 mm.

Trois échantillons seulement, de ce type furent observés, dont deux (2) appartenant à la plante-mère I et un seul à la plante-mère II.

Oenothera spec.? Salatiya N^o. 15. (Pl. XXX, à gauche).

Cette forme rappelait, à première vue, *Oenothera gigas* surtout par la structure robuste des feuilles; toutefois ces dernières étaient plus pâles et plus longuement pétiolées.

La limite entre le pétiole et le limbe des feuilles était assez nettement tranchée; tout au moins la transition de l'un à l'autre n'était pas aussi graduelle que chez le type *Lamarckiana*;

d'autre part, la longueur des pétioles faisait paraître les rosettes moins touffues, ces dernières donnant presque l'impression d'être peu fournies.

Le nombre des feuilles était lui-même plus faible chez le type nouveau: le chiffre moyen par plante s'élevait à dix (10), contre dix-sept (17) pour les individus de même âge appartenant au type *Lamarekiana*.

Les échantillons de cette variation étaient distribués de façon très inégale parmi les semis provenant des deux plantes-mères: la plante-mère I n'en fournit qu'un seul, alors que la plante-mère II en donna dix-huit (18).

Oenothera spec.? Salatiga N^o. 16. (Pl. XXXI).

Ce type ne fut représenté que par un seul exemplaire, provenant de la plante-mère II.

Par les dimensions et la structure des rosettes, ce type reproduisait presque exactement l'*Oenothera subovata*; il s'en différençait seulement par la forme du limbe foliaire qui se terminait en pointe aiguë et par la teinte vert pâle des feuilles. Le pétiole de même longueur que le limbe, était peu visible, caché par la superposition des feuilles.

Oenothera spec.? Salatiga N^o. 17. (Pl. XXXII, à gauche).

Les quatre (4) exemplaires de ce type étaient absolument identiques, et, comme le montre la figure, nettement distincts du type *Lamarekiana*.

Les feuilles, de même dimension que celles d'*Oenothera oblonga*, se terminaient en pointe aiguë, étaient recouvertes de poils grisâtres et présentaient des surfaces assez inégales. Le passage du limbe au pétiole se faisait par transition graduelle.

Ce type fut observé chez quatre (4) individus seulement, provenant tous de la plante-mère I.

La tableau qui suit donne le nombre de mutantes et de „formes nouvelles” observées dans la descendance des deux plantes-mères.

Je ne puis, à aucune de ces deux questions fournir une réponse basée sur l'expérimentation; cependant, j'essaierai d'en donner, ci-après, une explication théorique.

A. De la stérilité de mes cultures de Salatiga.

Lorsque je vis mes Oenothères atteindre trois mois, puis quatre mois, sans apercevoir le moindre signe précurseur d'un allongement des tiges, je commençai, cela se conçoit, à m'inquiéter et à me demander si, décidément aucune de mes plantes n'allait former d'organes floraux.

Divers moyens mécaniques — disons plutôt divers mauvais traitements — furent essayés pour contrarier le développement surabondant des organes végétatifs; mais toutes les tentatives restèrent vaines.

On sait que, d'après SACHS, c'est en première ligne la *qualité* des aliments qui influence l'apparition des fleurs. D'autres savants au contraire, parmi lesquels LOEW, HUGO FISCHER, MONTEMARTINI, KLEBS, ont démontré ultérieurement que c'est bien plutôt la *quantité* disponible des aliments qui intervient, c'est-à-dire la concentration des substances nutritives, plus spécialement des hydrates de carbone et avant tout, du sucre.

Un excès de substances minérales nuirait à la formation des organes floraux; au contraire une diminution des aliments azotés favoriserait la floraison.

KLEBS ¹⁾ a étudié récemment cette question dans la zone tropicale même, et est arrivé à la conclusion suivante: „L'expérience nous apprend que les conditions externes qui favorisent la floraison, sont en réalité différentes de celles qu'exige la croissance. Pour autant que l'on puisse en juger aujourd'hui, cette différence résiderait dans l'existence de relations différentes entre ces deux fonctions d'une part et les mêmes facteurs généraux externes d'autre part. Ce sont finalement des diffé-

¹⁾ KLEBS. Ueber die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsberichte der Heidelberger Akad. d. Wissenschaften, 1911, 23 Abhandlung, Mathem.-Naturwissensch. Klasse.

rences quantitatives de ceux-ci qui amèneront soit la croissance soit la floraison." (l. c. p. 55—56).

La floraison est favorisée par la sécheresse et la pénurie relative des aliments; une humidité abondante et la présence de sels nutritifs en grande quantité stimulent la croissance végétative.

KLEBS ¹⁾ conclut que „si l'on compare la formation des organes floraux à la croissance, la première de ces deux fonctions exige un excès relatif des aliments organiques, une prépondérance de l'assimilation du carbone sur l'absorption des sels minéraux tirés du sol."

Si je considère les conditions dans lesquelles se sont faites mes expériences de culture de *Salatiga* en 1909, je n'ai aucun motif de m'étonner que mes *Oenothères* n'aient pas développé leurs inflorescences :

en premier lieu les pluies ont été pendant toute la période d'avril à septembre, anormalement abondantes, à tel point que presque jamais les précipitations atmosphériques n'atteignent une pareille intensité à cette époque de l'année;

en second lieu, les sels minéraux et surtout les combinaisons azotées se trouvaient en quantités telles dans le sol que malgré les pluies fréquentes, il n'a jamais pu être question d'une disette des aliments minéraux.

en troisième lieu, l'éclairement solaire journalier qui, dans les contrées tropicales, ne dure jamais plus de douze heures, se trouva en outre notablement diminué par suite du temps presque constamment couvert.

Dans ces conditions les substances organiques produites par l'assimilation n'ont pu, à aucun moment, l'emporter en quantité sur les sels nutritifs inorganiques, très abondants.

B. Du coefficient élevé de mutabilité des cultures de *Salatiga*.

Le professeur DE VRIES, en m'envoyant les graines qui ont servi à mes expériences, me fit savoir qu'il avait fait, en 1908,

¹⁾ l. c. p. 56.

un semis provenant d'Oenothères appartenant à la même culture que mes deux plantes-mères; ces semis — issus de 2 D — avaient si mal levé qu'il n'avait pu songer à en déterminer le coefficient de mutation.

Mes cultures de Salatiga m'ont donné des résultats tout différents: le coefficient de mutation y a été extraordinairement élevé.

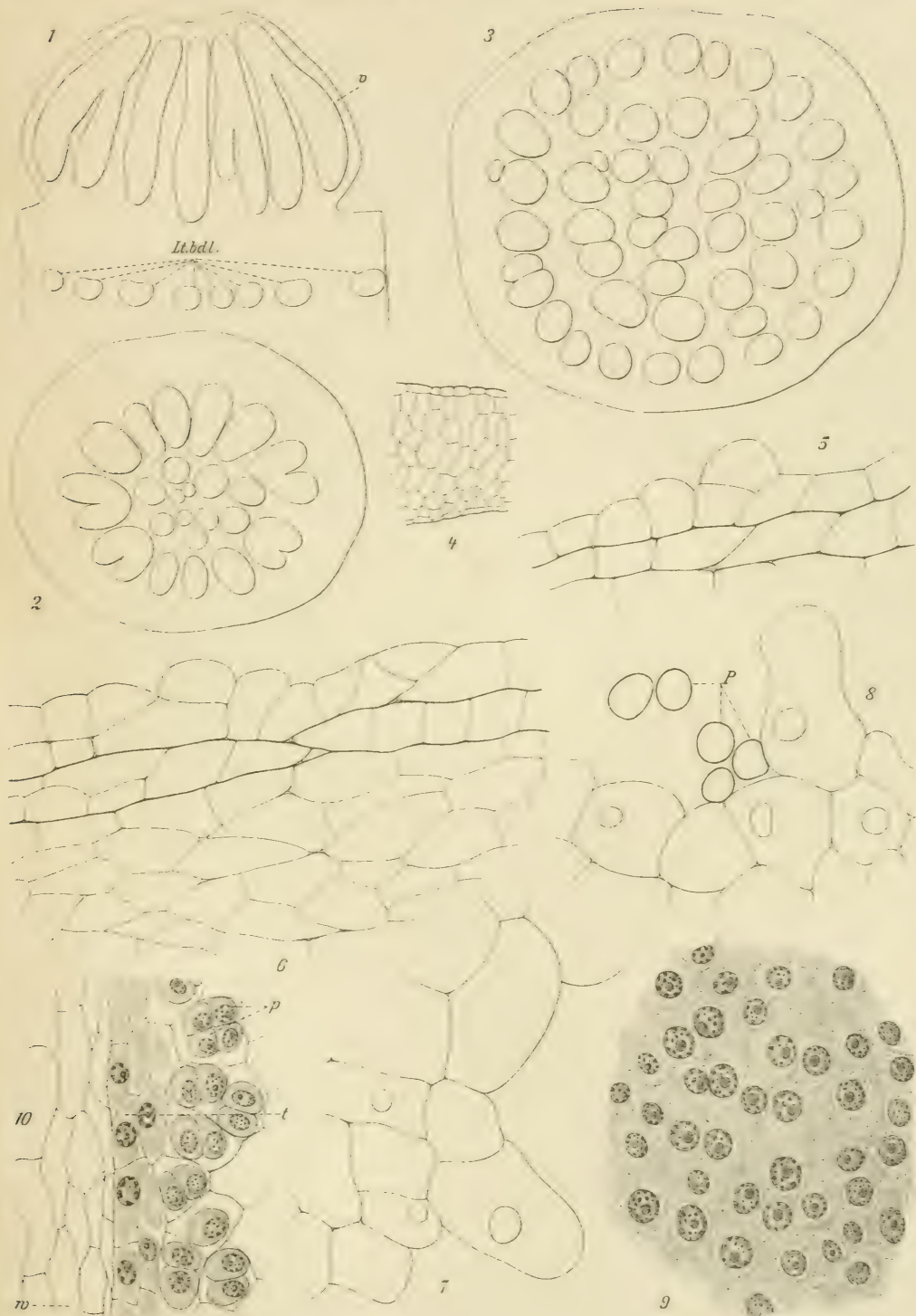
Il faut tenir compte, tout d'abord, du fait que mes graines de Salatiga m'ont fourni, au point de vue de l'énergie germinative, un pourcentage double de celui que DE VRIES a obtenu en Hollande, pour des Oenothères cultivés dans des conditions normales. Cette proportion plus forte de graines germées doit être attribuée, probablement, à l'influence des facteurs externes du climat tropical.

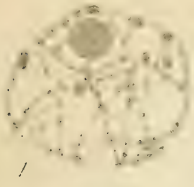
Quant à l'intensité plus grande de la mutabilité, observée à Salatiga, je voudrais attirer l'attention sur cette remarque faite par DE VRIES ¹⁾: „les graines qui donneront naissance à des mutantes, résistent en règle générale plus longtemps aux causes de destruction, ou restent tout au moins plus longtemps capables de germer, que les graines normales du type Lamarckiana.”

Mes graines d'Oenothères me furent expédiées d'Amsterdam aux Indes, enfermées dans un simple sachet de papier; d'autre part, à bord du bateau qui me les apporta, la température s'éleva dans la cabine postale jusqu'à 40°—43° C.; il n'est pas impossible que cette température ait été fatale aux graines des Lamarckiana typiques, et ait fait périr un grand nombre de celles-ci au cours de la traversée.

Amsterdam, Septembre 1913.

¹⁾ Mutationstheorie, Bd. I, S. 186. (vol. 4, p. 186).

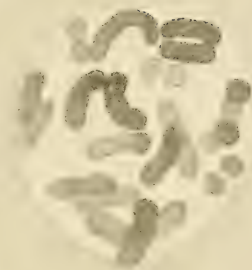




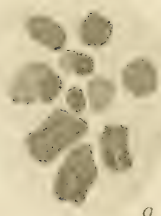
1



2



3



9

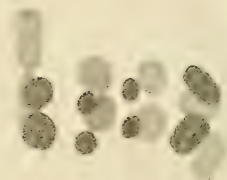


4

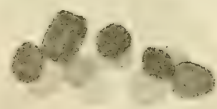
5



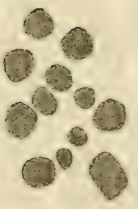
11



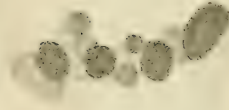
6



7



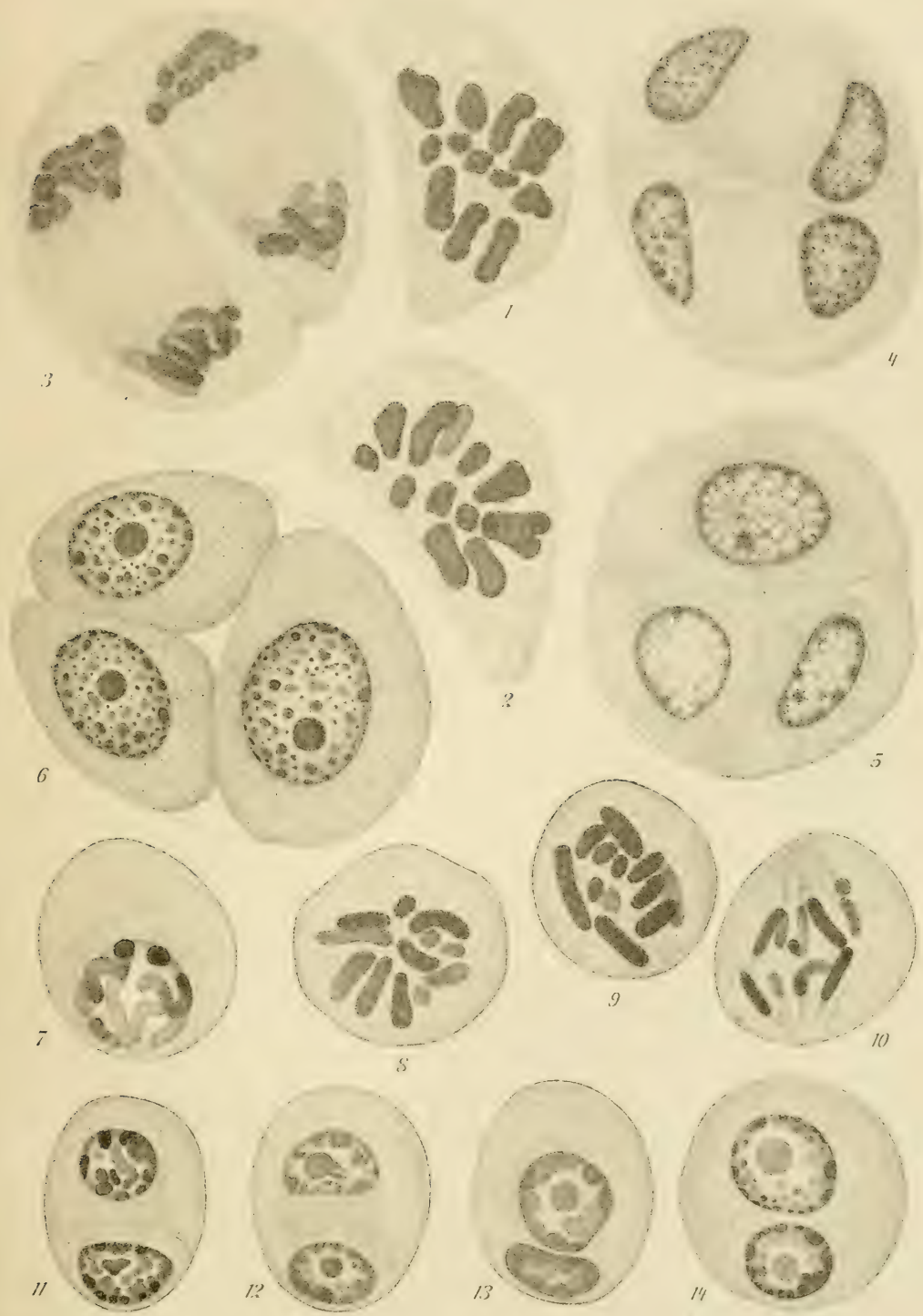
8

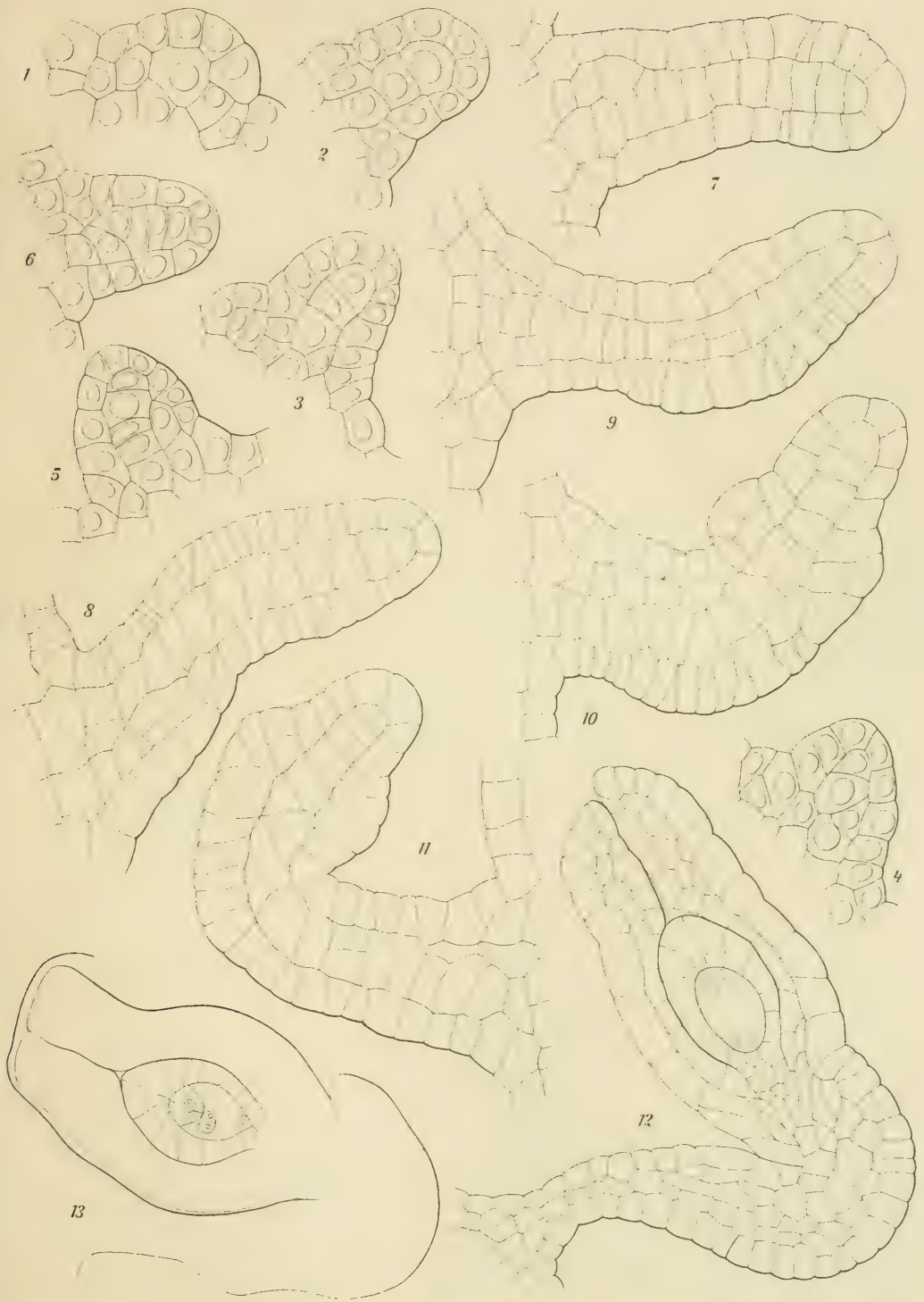


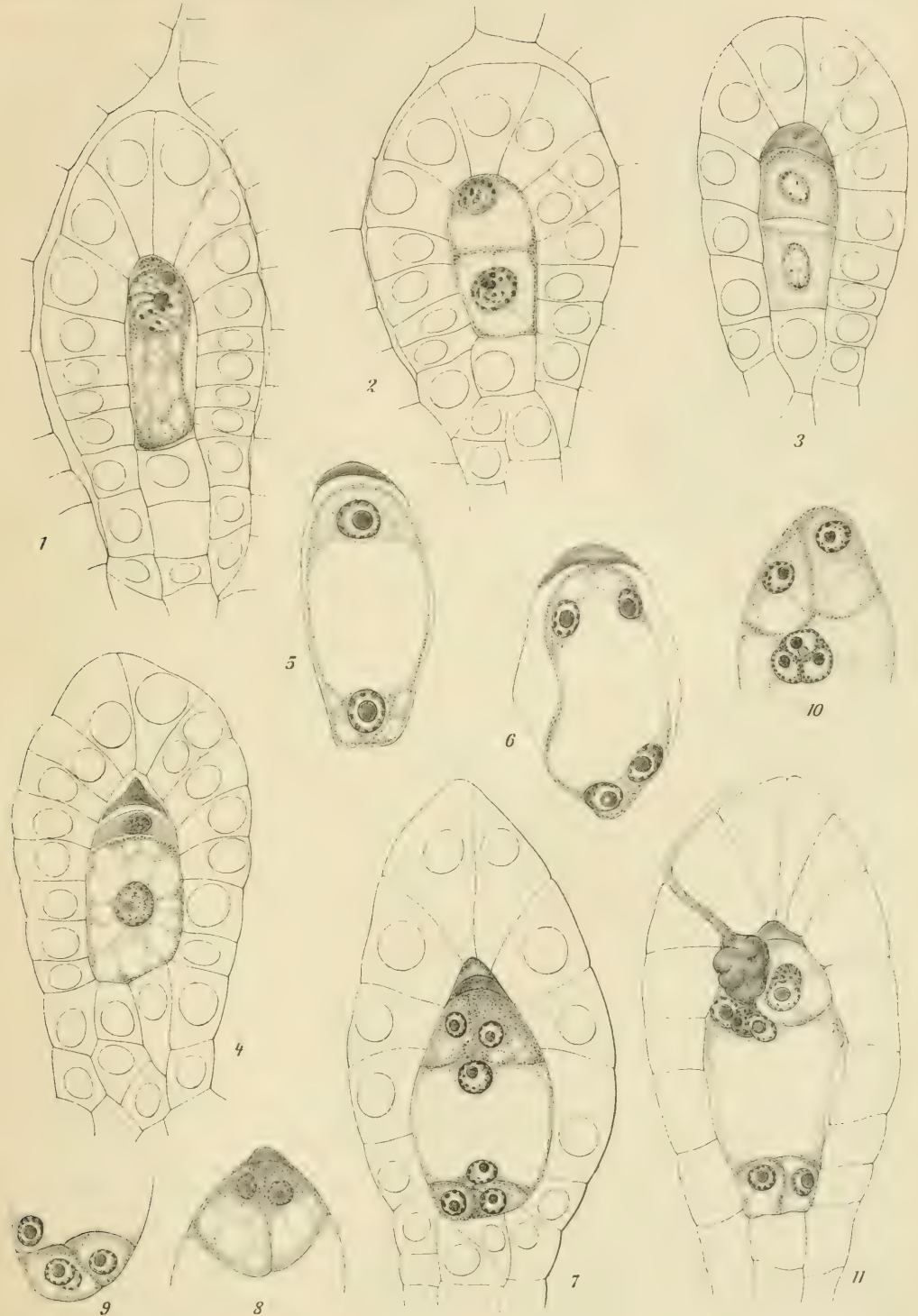
12

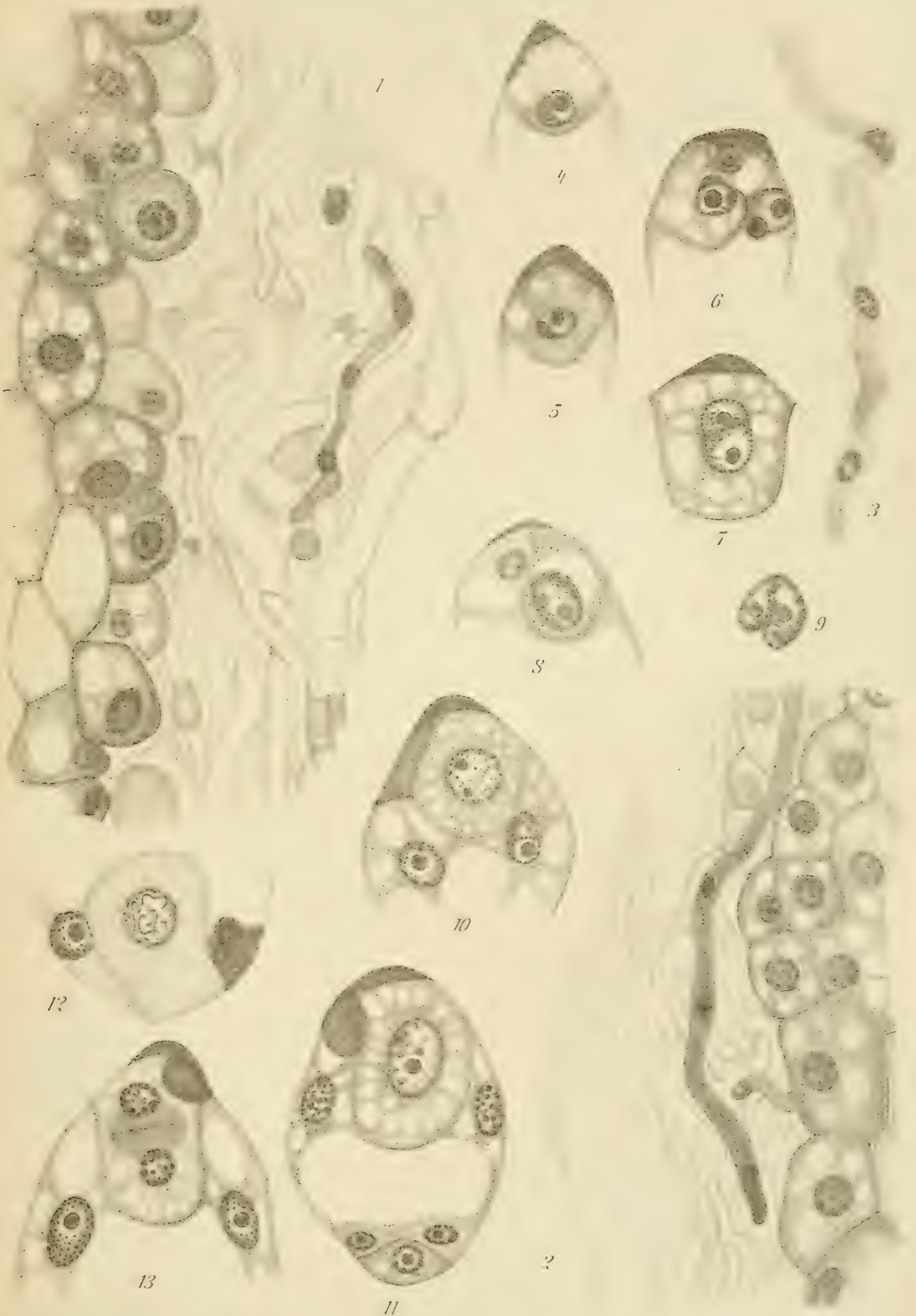


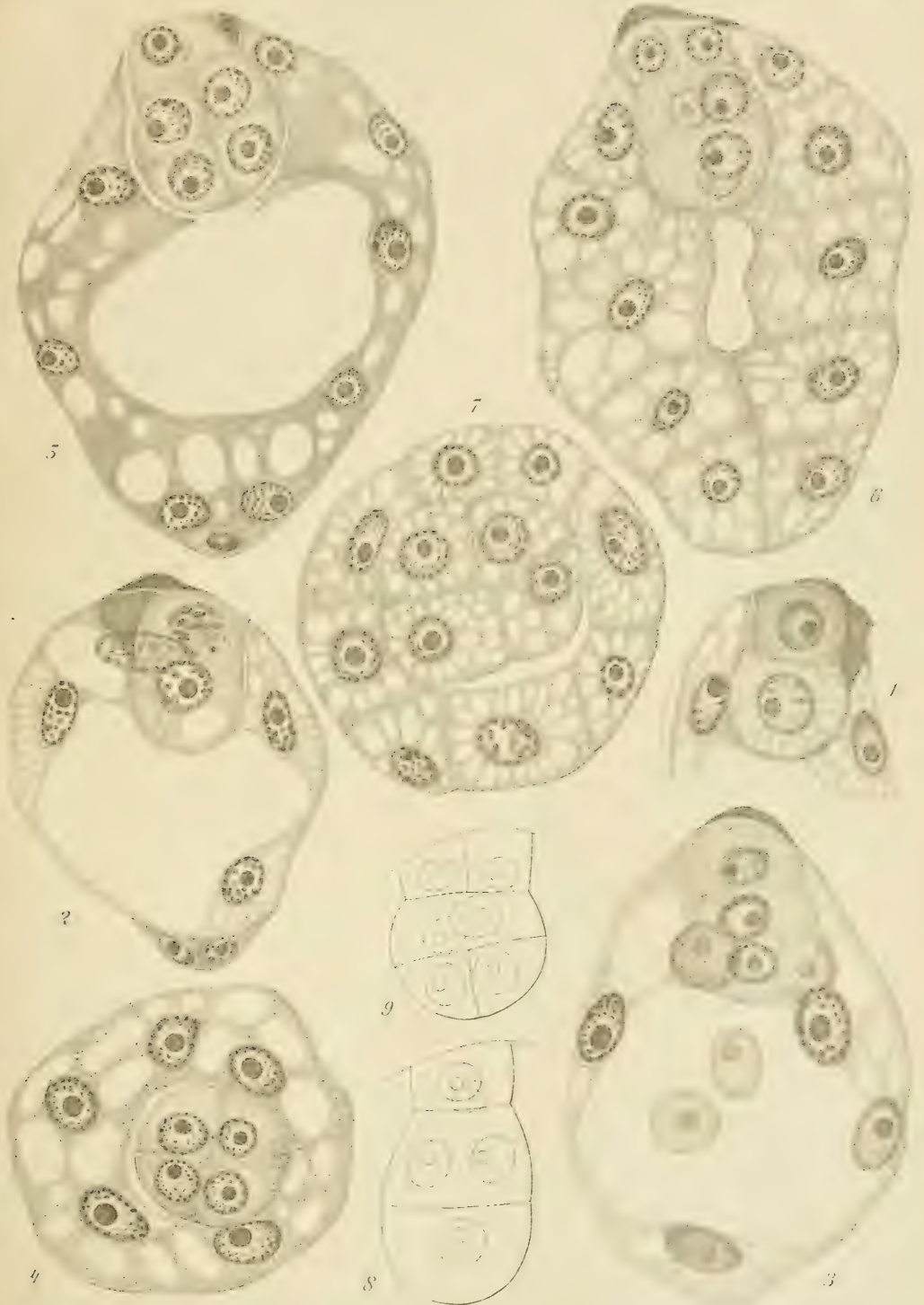
10

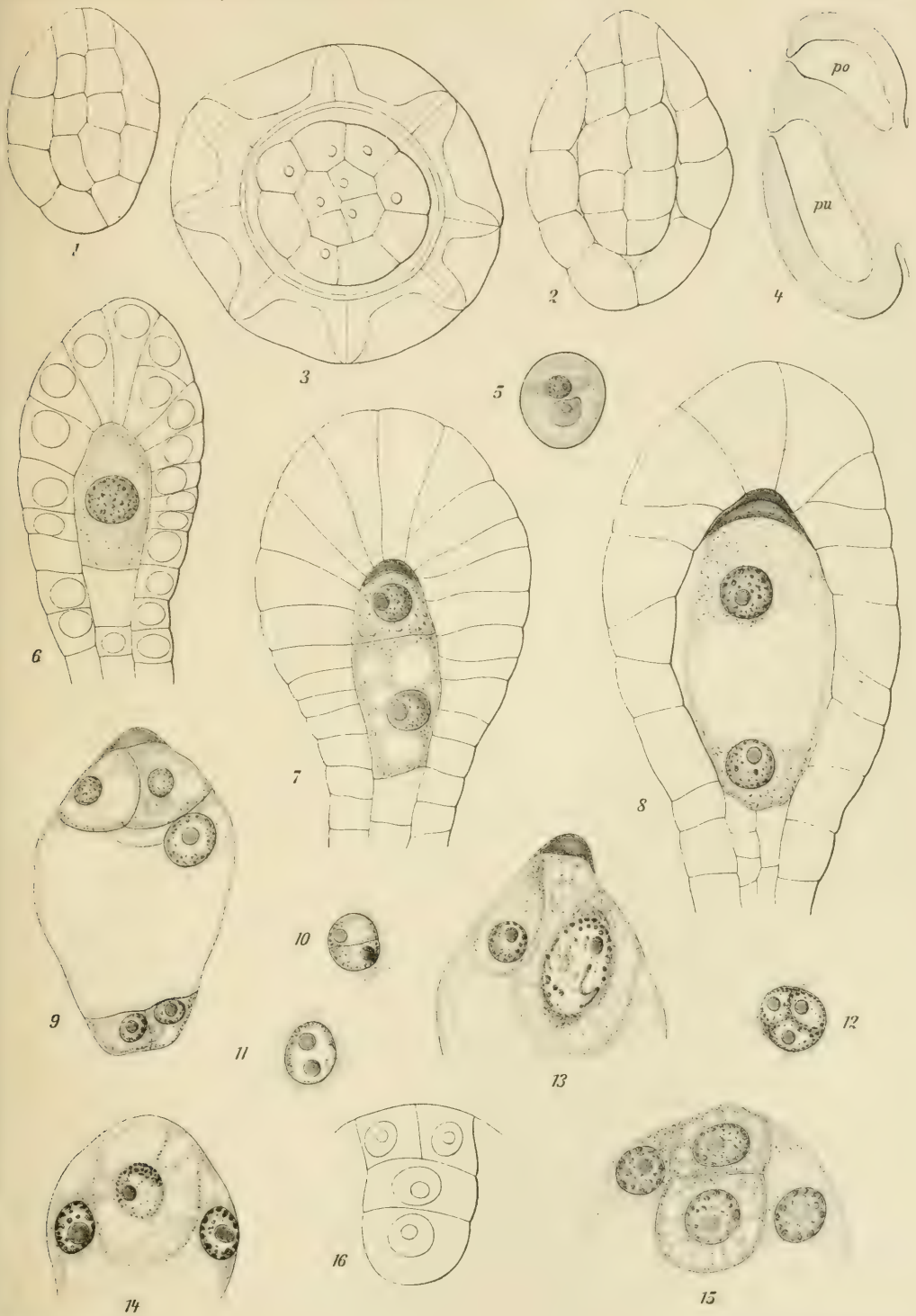


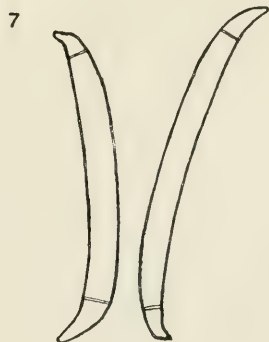
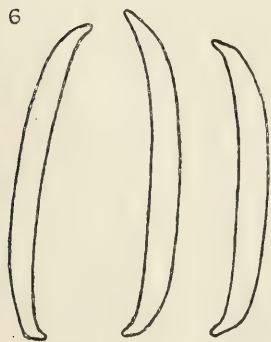
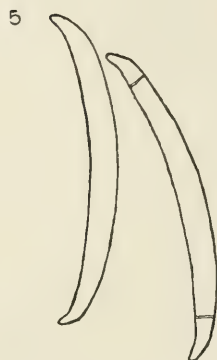
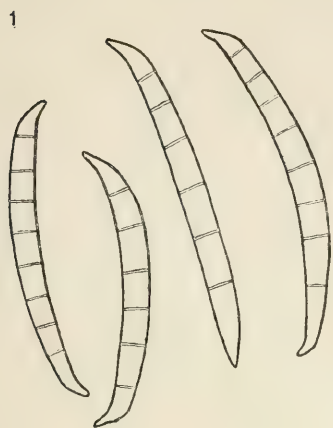


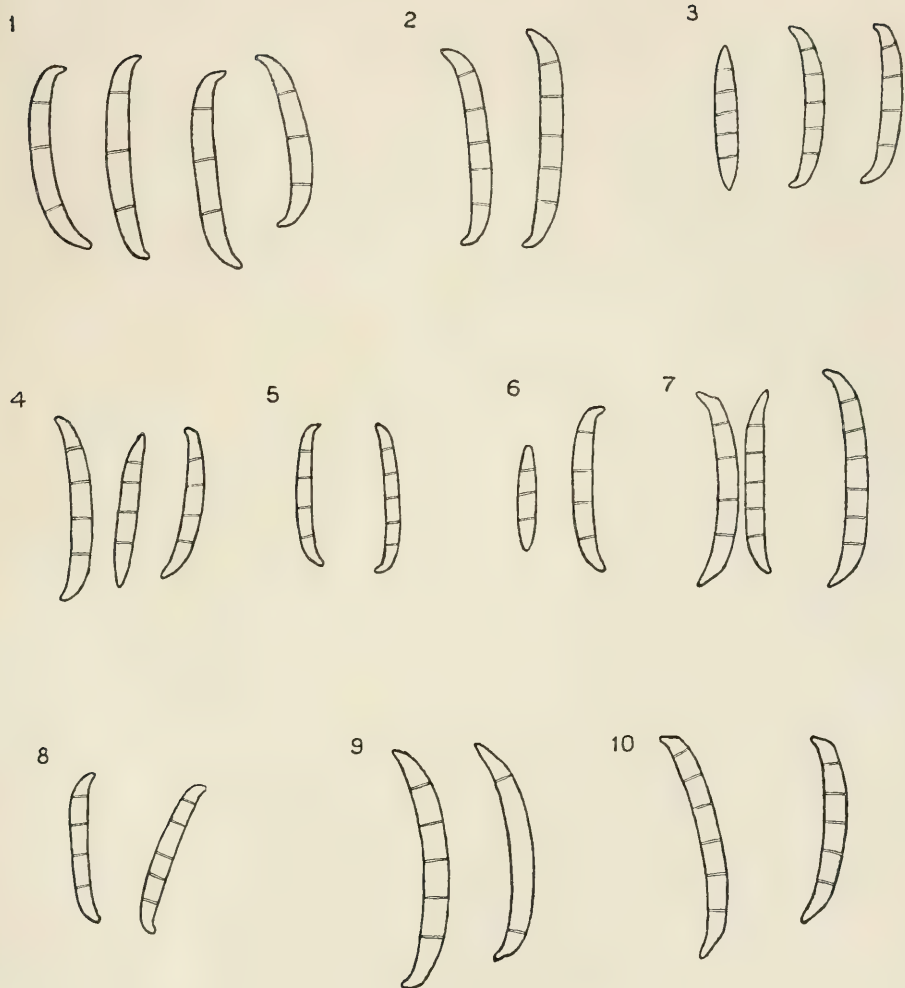


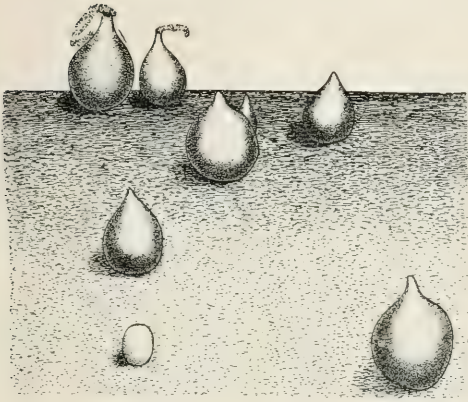




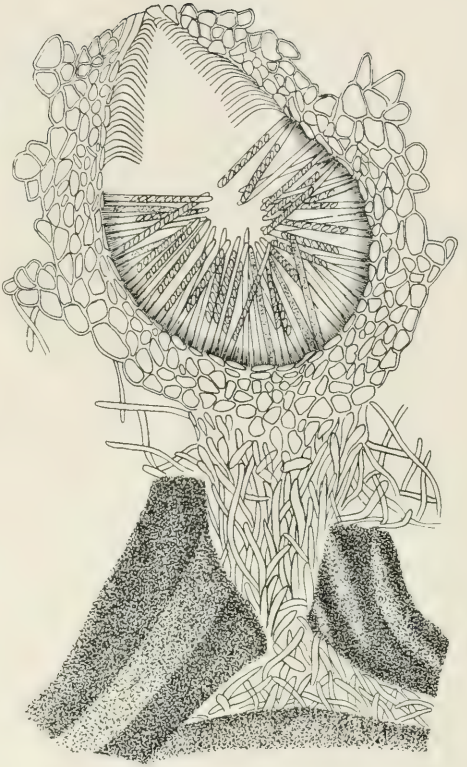




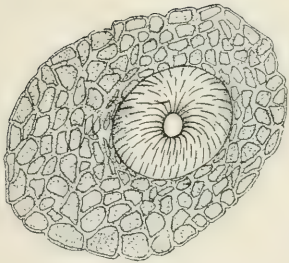




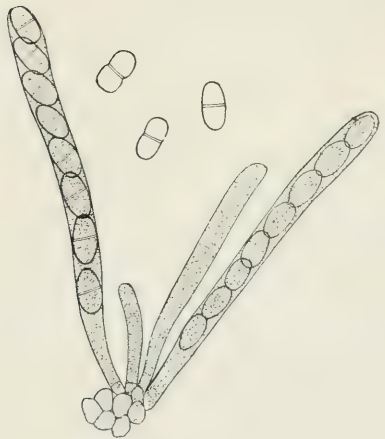
1.



2.



3.



4.



1.



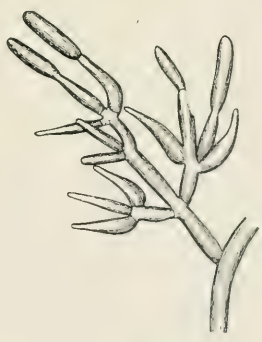
2.



3.



4.



5.

1.





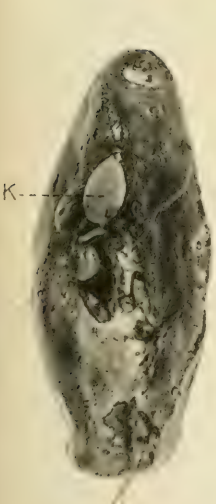
2.



3.

4.

5.



6.



7.



8.



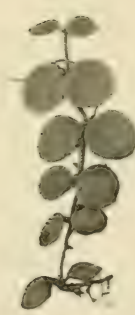
9.



10.



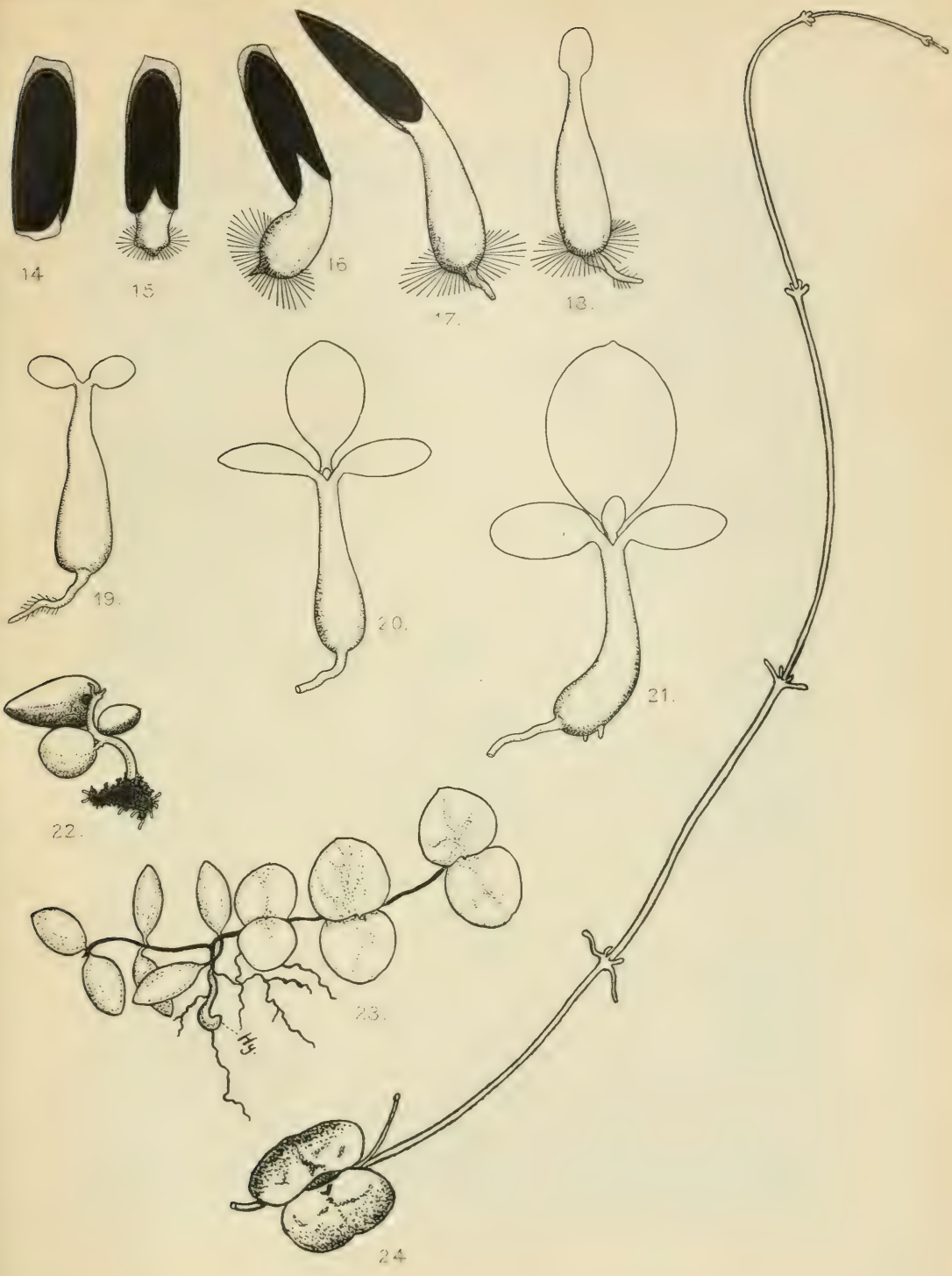
11.



12.



13.





Oenothera oblonga.

Oenothera nannella.



Oenothera nannella.

Oenothera lata.



Oenothera gigas.

Oenothera lata.



Oenothera oblonga.

Oenothera lata-nannella.



Oenothera oblonga - nannella.

Oenothera spec? Salafiga No 11.



Oenothera rubrinervis.

Oenothera Lamarckiana.



Oenothera scintillans.

Oenothera Lamarckiana.



Oenothera Lamarckiana.

Oenothera elliptica.



Oenothera subovata.



Oenothera spec? Salatiga N° 11.

Oenothera Lamarckiana.



Oenothera Lamarckiana.

Oenothera spec? Salatiga N° 13.



Oenothera speciosa N^o 14.

Oenothera Lamarckiana.



Oenothera spec? *Salafiga* № 15.

Oenothera *Lamarckiana*.



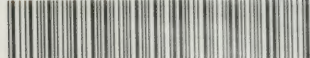
Oenothera spec? Salafuga N°16.



Oenothera spec? Salafuga N^o 17.

Oenothera Lamarckiana.

New York Botanical Garden Library



3 5185 00258 6509

